

La résistance des plantes

La protection des plantes par les méthodes chimiques est de plus en plus controversée du fait des problèmes qu'elle soulève sur deux points principaux : l'action délétère de ces molécules synthétiques sur l'environnement et la santé et la résistance permanente croissante qu'opposent les pathogènes à ces molécules. Pour mettre en œuvre des dispositifs pérennes qui permettent une protection suffisante des cultures il est nécessaire de mieux comprendre comment se défendent naturellement les plantes et d'adapter les pratiques agronomiques et culturales à ces processus physiologiques pour les utiliser. Il faut donc se situer dans une logique d'adaptation, seule possible pour projeter la production alimentaire dans le long terme, celui de la vie des écosystèmes dont font partie les parcelles agricoles.

Aborder le domaine de la résistance des plantes par la compréhension de leur fonctionnement global et en interaction avec le milieu est la façon pour l'agriculteur de se ré-approprié un domaine du savoir qui était masqué par la technologie de contrôle des pathogènes et de pouvoir ainsi être acteur et non opérateur de la protection de ses cultures. Il faudra pour cela considérer la plante non comme un individu séparé de son milieu et pris en charge pour sa croissance, sa protection et son développement par des moyens extérieurs, mais en interactions permanentes avec l'ensemble des facteurs qui conditionnent son existence (le microbiote, les conditions redox-pH, l'environnement de la parcelle, le fonctionnement optimal des sols...). La santé de la plante est aussi la santé des sols !

Attaques - défense - état des lieux

En observant les petites taches de nécroses brunes à la surface d'une feuille de légume, de céréales ou de toute autre plante, on peut penser qu'elle est malade. Pourtant si elles ne sont pas trop grandes, ces taches indiquent au contraire que la plante a contrôlé l'attaque du pathogène qui l'a agressée, en sacrifiant une petite partie de tissu pour arrêter la progression ! En effet, les végétaux, comme tous les êtres vivants, doivent répondre à des agressions de toutes sortes, au premier rang desquelles celles des micro-organismes pathogènes (champignons, oomycètes, bactéries, virus).

Parmi les organismes phytopathogènes, on dénombre ainsi plus de 10 000 espèces de

champignons et oomycètes (mildiou) qui sont à l'origine de 70% des maladies des plantes cultivées, et quelques milliers d'espèces de bactéries et de virus qui complètent le tableau des agresseurs microbiologiques des plantes.

Les modes d'attaques des pathogènes sont multiples et se développent à partir de la sécrétion d'enzymes qui vont dégrader les principaux constituants cellulaires de la plante. Les cutinases, cellulases, héli-cellulases vont ainsi permettre aux champignons de franchir la paroi et d'hydrolyser les protéines et lipides cellulaires pour prélever leurs éléments nutritifs. Il y a également libération de toxines pour tuer les cellules de l'hôte au départ. Les résultats de

ces attaques peuvent être de deux ordres :

- maintien de la cellule en vie par les pathogènes biotrophes qui sont des parasites obligatoires spécialisés sur une seule espèce végétale. Les principales familles en sont les rouilles, les oïdiums et certains mildious. Pour ces parasites, la maladie peut entraîner une senescence prématurée des organes, mais le plus souvent la plante reste vivante (affaiblie) ;
- mort de la cellule par les pathogènes nécrotrophes non spécialisés et qui s'attaquent à une large gamme de plantes. Les pathogènes les plus importants en sont les botrytis, fusarium, pythium, sclerotinia, septoria, phytophthora. Pour ces parasites, l'infection peut entraîner la mort des organes, voire de la plante.

Pourtant, à l'état naturel, on observe des plantes malades, mais plus rarement le développement simultané de la maladie sur de nombreuses plantes. Il faut souligner que la sensibilité aux attaques de pathogènes est fréquemment observée dans les conditions de cultures propices à l'infection et à l'invasion de l'organisme et sur lesquelles nous reviendrons. Les végétaux ont ainsi développé, au cours de l'évolution, des stratégies de défense contre les microorganismes pathogène.

On distingue quatre niveaux de réponse des végétaux à une attaque d'un pathogène.

- L'immunité : absence totale de symptômes qui correspond à l'impossibilité pour l'agent pathogène de traverser les barrières physiques ou chimiques constitutives de la plante.
- La résistance : faculté qu'à la plante de

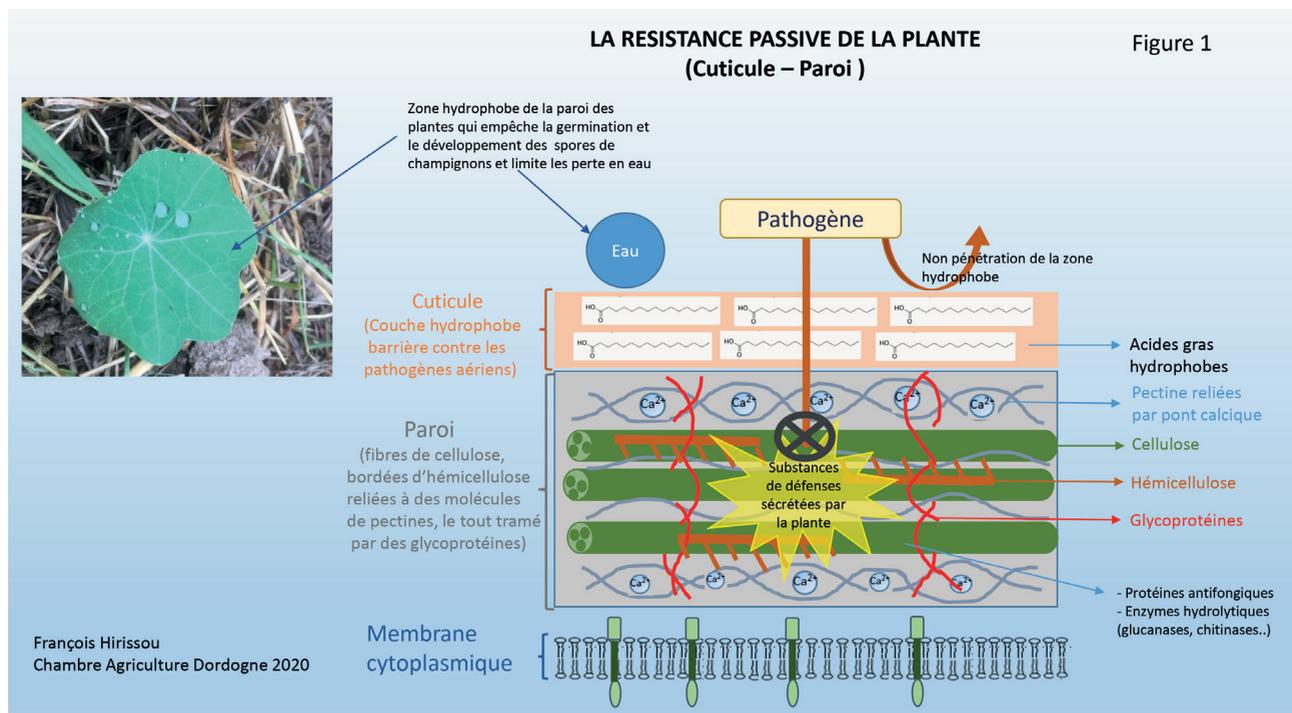
contrôler l'attaque d'un parasite lorsque les conditions sont favorables à l'infection, et de n'être que peu ou pas malade. Dans le cas de la résistance qualitative, après infection, aucune trace de maladie n'est visible et seul un très petit nombre de cellules est affecté. Ainsi, les taches évoquées en introduction sont la marque d'une résistance, ces tâches sont petites et ne grandissent pas.

- Dans le cas de la résistance quantitative, le développement de la maladie est ralenti et limité.

- La sensibilité : la plante n'a pas pu contrôler l'attaque du pathogène et développe les symptômes de la maladie.

Prévenir les attaques : la résistance passive (fig. 1)

Immobilisée dans le sol, les plantes ont dû mettre en place, au cours de l'évolution, une batterie de défenses pour se protéger (la fuite étant impossible) qui passent d'abord par des barrières physiques dont la principale est la présence d'une **paroi** qui entoure chaque cellule végétale. La paroi constitue une différence majeure entre le monde végétal et le monde animal et permet aux plantes de résister à la pression osmotique de l'eau contenue dans les cellules qui assure le port dressé. La paroi est aussi une boîte protectrice de la cellule. Elle est constituée de fibres de cellulose ensermées dans un maillage d'hé-



micellulose, de pectine et de protéines liées à des sucres et renforcée avec l'âge de la plante par de la lignine qui est un matériau très difficile à détruire par les micro-organismes. Deux types de substances sont essentielles comme barrières de protection intégrées à la surface de la paroi (cf figure 1) : la cutine, formée de chaînes d'acides gras et qui est la composante principale de la cuticule, et les cires, elles aussi à base d'acides gras et autres molécules protectrices qui forment un film superficiel à la surface de la cuticule. Ces deux couches de substances sont hydrophobes et ont un rôle majeur dans la protection des plantes d'une part en maintenant une zone pauvre en eau à la surface du végétal, qui empêche ainsi la germination et le développement des spores de champignons et d'autre part en limitant les pertes en eau et en nutriments en solution. On a pu montrer une relation directe entre l'épaisseur de la cuticule et la résistance des plantes à divers pathogènes.

Il faut également souligner le rôle majeur joué par l'ion calcium (Ca^{2+}) et ses deux charges positives dans la paroi. C'est lui qui assure le maillage des chaînes de pectines entre elles (acides organiques électronégatifs) et son absence fluidifierait la paroi et la rendrait plus fragile. On indiquera ultérieurement l'autre rôle essentiel du calcium dans la protection des plantes comme médiateur dans les processus de signalisation. **Cela souligne l'importance de maintenir un statut calcique des sols optimal pour la protection des plantes avec un pH proche de la neutralité (pH= 6.5) et une présence de 70 à 80% sur le complexe argilo-humique.**

La seconde **barrière défensive est chimique**. Les plantes produisent de nombreuses molécules toxiques pour les pathogènes qui ont une action antimicrobienne et antifongique en empêchant la germination des spores, la croissance mycélienne et la pénétration du pathogène dans la cellule. Ces composés peuvent être également répulsifs pour les organismes herbivores. Présents de manière constitutive dans la paroi ou dans les vacuoles cellulaires, ils sont libérés par l'attaque des pathogènes. On trouve dans la liste de ces composés toxiques, les polyphénols, plus connus sous l'appellation de tannins, dont la molécule de base est le benzène et qui regroupent entre autre l'acide chlorogénique, très répandu chez les plantes et qui inhibe les pectinases (enzymes de dégradation de la cuticule sécrétées par les champignons pathogènes), les quinones et les flavonoïdes aux propriétés

antifongiques. Les triterpénoïdes sont des composés de défense antifongique, antibactérienne et antivirale présents dans la cuticule et les exsudats racinaires plus connus sous le nom de saponines. L'avénacine est une saponine synthétisée par l'avoine et qui est toxique pour le champignon du piétin échaudage, protégeant cette céréale contre cette maladie à la différence des autres céréales (blé, orge) qui n'en possèdent pas. Autres molécules toxiques, les composés cyanogènes se retrouvent chez plus de 800 espèces de plantes dans les feuilles, les fleurs et les graines. Stockés dans les vacuoles à l'état inactif, ils sont libérés en cas de blessure (herbivorie) et mis au contact d'une enzyme (une glycosidase) qui libère de l'acide cyanhydrique très toxique pour l'agresseur. Le sorgho est ainsi une graminée très riche en durrrhine, un composé cyanogène qui, libéré par broutage, peut être mortel pour le bétail dans certaines conditions (stade de la plante jusqu'à 60 cm).

Réagir : la résistance active (fig. 2)

Malgré les barrières de protection constitutives de la cellule, la présence d'ouvertures nécessaire pour la plante que sont les stomates (respiration, photosynthèse) ou les blessures infligées par les insectes ou autres agressions mécaniques sont autant de portes d'entrées pour les organismes pathogènes. À partir du moment où elle les a détectés, la plante utilise une deuxième ligne de défense fondée sur la **reconnaissance de motifs moléculaires du pathogène** par des récepteurs protéiques qui enclenchent une suite de signaux aboutissant à la mise en place des mécanismes de défense (Abad et Favery, 2012).

La résistance basale non spécifique : Résistance Quantitative

Cette résistance mise en œuvre par la cellule est déclenchée par des signaux que génèrent les pathogènes à partir de **motifs moléculaires qui vont être reconnus par la plante comme agents étrangers. Ces motifs, appelés éliciteurs, sont des molécules** constitutives des agresseurs comme la chitine des parois des champignons, les chaînes de glucose ou les protéines des parois d'oomycètes, les protéines des flagelles bactériens, les acides nucléiques des virus. Elles sont d'origine polygéniques,

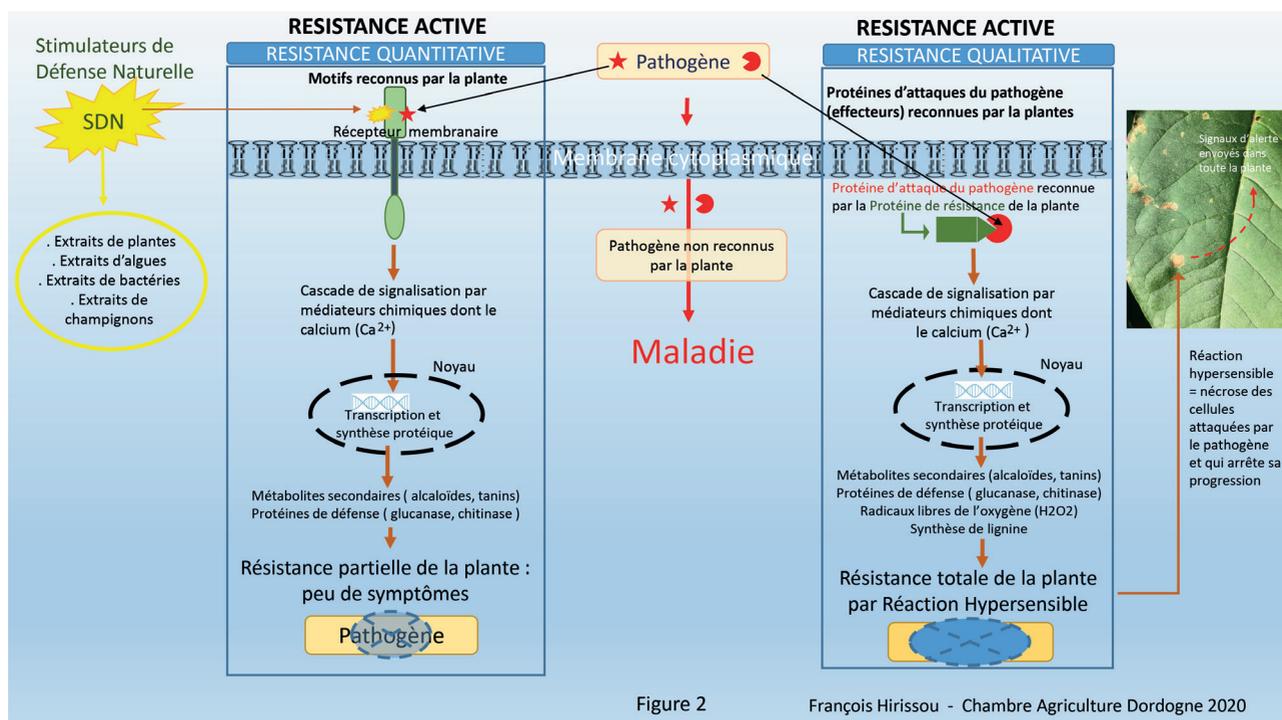


Figure 2

François Hirissou - Chambre Agriculture Dordogne 2020

toujours présentes, et ne peuvent pas être cachées par l'agresseur ou subir des mutations. La cellule de l'hôte dispose de récepteurs qui fixent et identifient ces motifs. La signalisation peut être déclenchée également par la fixation de molécules propres à la plante et provenant de sa dégradation par le pathogène. Il faut souligner enfin que des **motifs moléculaires provenant d'autres sources que les pathogènes ou la plante mais proches dans leur composition chimique** peuvent déclencher les processus de signalisation et défense. Il s'agit des substances qui forment les **Stimulateurs de Défenses Naturelles** des plantes (SDN).

La liaison de ces motifs aux récepteurs situés sur la membrane cellulaire déclenche une dépolarisation de celle-ci et l'entrée de calcium dans la cellule. Il est désormais établi que le calcium intervient en tant que messager intra-cellulaire dans le contrôle de nombreuses réponses physiologiques chez la plante. Ce sont les variations rapides et transitoires du taux de calcium qui constituent des signatures interprétées et décodées par la cellule pour activer des réponses de défenses appropriées au stimulus initial.

Un des dispositifs de défense immédiat mis en œuvre est le choc oxydatif (activation d'une enzyme oxydante par le calcium) qui va générer la production de radicaux libres de l'oxygène (eau oxygénée, oxyde nitrique) dans la partie des tissus attaqués. Ces radicaux libres sont des molécules très réactives qui ont trois rôles majeurs : participer à la destruction du

pathogène, limiter sa progression par la synthèse d'un polymère de glucose (la callose) qui agit comme une barrière dans la paroi, être des messagers secondaires par modification des équilibres d'oxydo-réduction intracellulaire. Les messagers secondaires (calcium, protéines phosphorylées, espèces réactives de l'oxygène) vont enfin activer la transcription de gènes de défense au niveau du noyau, pour agir par :

- la synthèse de métabolites toxiques appelés phytoalexines (polyphénols, alcaloïdes, triterpènes) qui s'ajoutent aux défenses chimiques passives et participe à la destruction du pathogène ;
- la synthèse de protéines d'attaques qui vont hydrolyser les parois ou des organites du pathogène par l'action de chitinases, glucanases, protéases.

Tout cet arsenal défensif mis en place est la forme de résistance la plus commune chez les plantes. Cette résistance est qualifiée de Quantitative car elle n'empêche pas la maladie mais diminue plus ou moins fortement ses symptômes. Elle est efficace contre la majorité des micro-organismes potentiellement pathogènes et, lorsqu'elle est activée, tous les génotypes de l'espèce réduisent le développement de toutes les souches de l'agent pathogène. **La robustesse de ce mode de défense tient au fait qu'il met en œuvre plusieurs gènes de défense de la plante** et qu'il est activé par des motifs moléculaires du pathogènes qui peuvent moins facilement être

modifiés pour ne pas être reconnus car ils sont essentiels à ses fonctions vitales. De plus, la robustesse de l'ensemble tient au fait que de nombreuses voies sont utilisées, et que si l'une est interrompue, d'autres peuvent prendre le relai et assurer la résistance. En effet :

- plus le nombre de facteurs de résistance à contourner est grand, plus grand sera le nombre de mutations nécessaires à l'agent pathogène pour devenir agressif et plus faible sera la probabilité de leur occurrence. Il faut toutefois noter que l'apparition d'individus dont le niveau d'agressivité est supérieur est plus lente mais qu'elle n'est pas totalement impossible : des cas d'érosion de la résistance quantitative ont été décrits ;

- la pression de sélection due aux facteurs de résistance quantitative est plus faible que celle due à la résistance spécifique présentée ci-après, ne permettant pas la sélection rapide de mutants plus agressifs à partir de la population pathogène.

La résistance quantitative a permis aux plantes de survivre et de coloniser tous les milieux au cours de l'évolution. Cependant l'expression continue et intense de cette résistance est coûteuse pour la plante et peut se traduire par une croissance plus lente ou une reproduction moins abondante. **Ceci explique que lors de la sélection de variétés hautement productives, le niveau de résistance basale ait diminué.**

La résistance spécifique totale : Résistance Qualitative

Des stratégies de contournement des défenses basales de la plante ont été acquises par les organismes pathogènes à partir de mutations génétiques. Ces organismes ont en effet sélectionnés des molécules de défense appelées **effecteurs ou facteurs de virulence**, propre à chaque couple pathogène-plante, et qui agissent au niveau de la paroi (dégradation) ou dans la cellule (arrêt de la signalisation, inhibition des molécules de défense). L'injection de ces effecteurs dans les cellules de la plante bloque ainsi les mécanismes de défense et permettent la poursuite de la maladie. Ces facteurs de virulence ont à leur tour été neutralisés par les plantes qui par les processus d'adaptation évolutive ont sélectionnées des gènes codant pour la synthèse de **protéines de résistance R**. Ces protéines neutralisent les

effecteurs et conduisent à l'arrêt du développement du pathogène. Cette forme de résistance ciblée utilise les mêmes modes de défense que la résistance non spécifique (renforcement de la paroi, phytoalexines, protéines de défense) **mais est beaucoup plus intense et active un programme génétique supplémentaire : la réaction hypersensible. Ce processus entraîne la mort des cellules qui entourent le site d'infection**, pour arrêter la progression du pathogène, et produit des nécroses ponctuelles que l'on observe à la surface des feuilles. Ce type de défense dit « gène pour gène » repose sur la reconnaissance moléculaire entre la plante-hôte et l'agent pathogène. Selon ce mécanisme, une plante exprime une résistance spécifique à un agent pathogène spécifique lorsque le produit d'un gène de résistance R chez la plante entre en contact avec un effecteur de l'agent pathogène. Cette reconnaissance spécifique de ces deux gènes « complémentaires » déclenche une cascade d'événements qui empêchent le développement de la maladie. Dans le cas contraire (non reconnaissance des deux facteurs) la maladie se développe. Autrement dit, une plante **portant un gène de résistance R donné ne sera résistante qu'à une souche de pathogène portant un gène dit d'avirulence Avr (gène de l'effecteur) correspondant, spécifique de ce gène R. Par contre cette résistance sera totale vis-à-vis des individus avirulents, mais inefficace vis-à-vis des individus virulents, et donc qualifiée de Qualitative.**

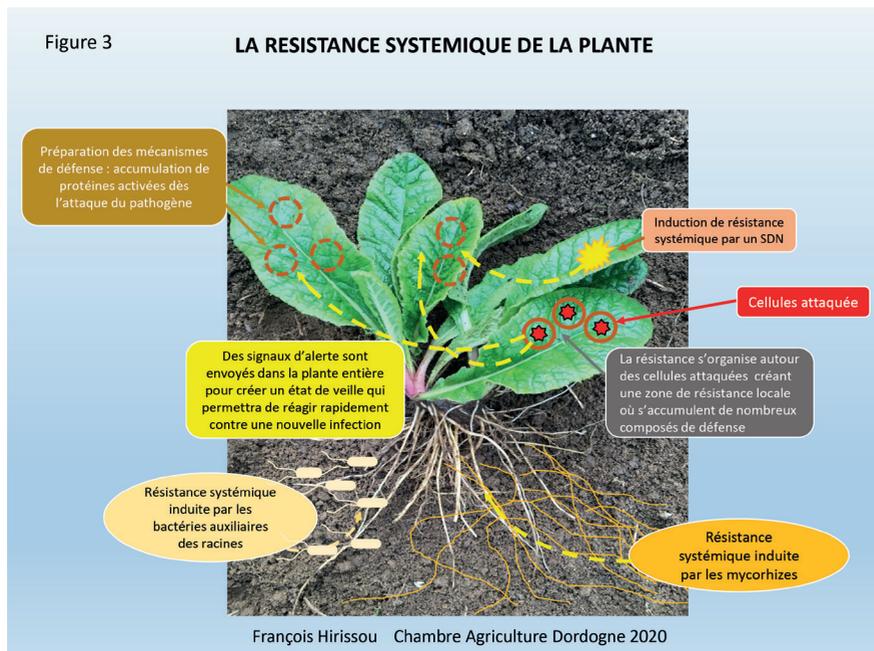
Ce modèle s'est montré extrêmement fécond et reste la base de la phytopathologie aujourd'hui par la sélection de plantes portant des gènes de résistance. Mais il a deux handicaps majeurs :

- il n'est pas efficace contre les organismes pathogènes nécrotrophes (qui se nourrissent de tissus morts) et qui constituent une majorité des maladies des cultures (botrytis, alternaria, sclerotinia, fusarium, septoria, pythium, certains mildious...) ;

- lorsqu'il est mis en œuvre pour les pathogènes biotrophes (oïdium, rouilles, tavelure du pommier bactéries, virus...) il conduit à leur adaptation plus ou moins rapide car il ne repose que sur la transcription d'un seul gène du pathogène. En effet, il préexiste dans la plupart des cas des individus virulents apparus par mutation et qui sont présents à faible fréquence dans les populations. Cette évolution inévitable est appelée « course aux armements » entre

le pathogène et l'hôte. Progressant au rythme des mutations naturelles pour la plante dans son milieu originel, l'évolution par sélection des quelques individus adaptés est beaucoup plus rapide en conditions « artificielles » de cultures et oblige à la recherche permanente de nouveaux gènes de résistances qui seront inévitablement contrés par les pathogènes.

Se protéger contre les attaques futures : la résistance systémique (fig.3)



La résistance Systémique Acquise (RSA)

En même temps que sont mis en place des processus de défense sur le site de l'attaque, (résistance basale et/ou résistance spécifique) des signaux d'alerte vont être envoyés à tout le reste de la plante pour développer une résistance accrue aux attaques suivantes. Il s'agit de la **Résistance Systémique Acquise**. Une phytohormone, l'**acide salicylique**, est synthétisée au lieu de l'attaque et va diffuser dans toute la plante pour potentialiser les mécanismes de résistance, en accumulant des transcrits de gènes de défense qui seront activés dès la première attaque. Cette course de vitesse et les réponses rapides apportées sont essentielles pour limiter voire supprimer l'infection. **Cette protection, qui peut durer plusieurs semaines, va permettre à la plante de se prémunir contre l'attaque ultérieure d'un large spectre de pathogènes.**

La Résistance Systémique Induite (RSI) par les bactéries

Certains micro-organismes de la rhizosphère des plantes peuvent assurer également sa défense pour maintenir la symbiose mutualiste qu'ils entretiennent avec elle. **Il s'agit de la résistance systémique induite**. L'interaction avec ces micro-organismes appelés PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) modifie la plante qui se trouve alors dans un état favorisant sa résistance aux attaques de pathogènes (barrières structurale dans la paroi, métabolites secondaires, protéines de défense) et lui permettent de réagir immédiatement à la première attaque. Les phytohormones impliquées dans la mise en place de cette défense sont l'**acide jasmonique et l'éthylène**.

La résistance systémique induite (RSI) par les mycorhizes

Enfin, il faut souligner que la RSI est également observée dans le cas de plantes colonisées par des mycorhizes. Par exemple, l'association de mycorhizes tels que *Glomus mosseae* aux racines de tomate confère une résistance systémique au pathogène *Pseudomonas parasitica* associée à l'accumulation significative de protéines de stress, non observée dans les plantes non mycorrhizées.

Il faut rappeler de plus que l'association symbiotique avec des champignons mycorhiziens est très efficace pour protéger la plante par les mécanismes suivants :

- Amélioration de sa nutrition minérale et hydrique lui conférant plus de robustesse.
- Compétition alimentaire et de colonisation avec les champignons pathogènes diminuant leur viabilité. Sur des champignons pathogènes des racines de culture, les chercheurs ont montré que dans 82 % des cas où les plantes sont endomycorhizées, il y a suppression de l'action (32 %) ou réduction de la croissance du pathogène (50 %). De plus, la concurrence pour le carbone diminue la sporulation du pathogène.
- Augmentation de la quantité et de la qualité des exsudats racinaires induite par la mycorrhization et qui favorisent l'abondance des micro-

organismes antagonistes des parasites.

- Prévention contre les attaques d'insectes des plantes reliées par un réseau mycélien commun. Une plante attaquée par des pucerons va émettre des molécules signal qui seront transportées vers les autres plantes via le réseau mycélien commun qui produiront à leur tour des composés répulsifs pour les pucerons et attractifs pour leur parasitoïdes.

Mettre en oeuvre des approches agronomiques sur la résistance des plantes

Les connaissances de l'immunité végétale acquises ces dernières décennies ont permis de développer des méthodes phytosanitaires alternatives à l'utilisation des produits phytopharmaceutiques. Ainsi, la stratégie consistant à sélectionner des variétés résistantes aux maladies a tiré parti de la découverte des gènes clés tels que les gènes de résistance R. Mais l'on a vu que ces gènes sont contournés plus ou moins vite par les organismes pathogènes (déterminisme monogénétique), qu'ils ne fonctionnent que pour une souche de pathogène donné, et qu'ils ne concernent que les organismes biotrophes qui ne représentent qu'une petite partie des maladies des végétaux. On sait aujourd'hui qu'un des modes de prévention des attaques de pathogènes contre les cultures **peut être basé sur la résistance quantitative** qui assure une résistance partielle mais plus durable car fondée sur une approche polygénique, modifiable moins rapidement par mutation. On parle dans ce cas d'érosion de l'efficacité. Associé à des pratiques agronomiques qui mettent la plante en conditions optimales de croissance et développement, ces options s'inscrivent dans les processus de transitions agroécologiques.

Induire une résistance systémique basale par les Stimulateurs de Défense Naturel (cf. schéma Benhamou p. 249)

Un stimulateur de défense naturelle (SDN) est une molécule capable d'être reconnue par la plante et de déclencher les événements biochimiques et cytologiques menant à l'expression de la résistance non spécifique basale. En d'autres termes, un SDN est une sorte de

« vaccin » susceptible d'activer le « système immunitaire » de la plante de telle sorte qu'une plante initialement sensible à un pathogène devienne résistante (N.Benhamou, 2010). Les SDN peuvent avoir une origine végétale, animale ou microbienne. **Le microbiote de la plante, avec les rhizobactéries promotrices de croissances des plantes et les endomycorhizes, se situe au tout premier plan de cet arsenal. Il est donc indispensable de le favoriser avec des pratiques agronomiques adéquates.** Il y a ensuite les composés analogues de motifs moléculaires déclenchant les réactions de défenses des plantes. Ce sont soit des extraits bruts, soit des composés plus ou moins purifiés, soit le résultat d'une fermentation des extraits bruts. Des produits SDN aux propriétés élictrices de résistance prouvées et contrôlées sont commercialisés. Ils sont à base de molécules constitutives d'oomycètes (glucane), de champignons ou d'insectes (chitosane), d'algues brunes (laminarine), de bactéries (harpine). Des éliciteurs susceptibles de stimuler les défenses naturelles des plantes sont également issus d'extraits fermentés d'ortie, de prêle, de consoude. Toutes ces substances jouent le rôle de potentialisateur des systèmes de défense de la plante. Leur application préalable permet à la plante de développer une réponse de défense accrue après un stress de type biotique (attaque d'un pathogène ou d'un herbivore) ou abiotique (UV, stress hydrique). L'effet potentialisateur permet une accumulation de protéines sous forme inactives. Puis, sous l'effet des stress, ces protéines sont activées et induisent des réponses de défense plus rapides et plus intenses.

Santé des sols = santé des plantes

Les plantes ne sont pas nécessairement une ressource accessible pour les bio-agresseurs, elles le sont uniquement quand elles sont déséquilibrées, en particulier sur le plan des échanges de protons (équilibre acido-basique) et d'électrons (équilibre d'oxydo-réduction). En effet, les deux paramètres les plus importants des sols, pour évaluer leur qualité « sanitaire » vis-à-vis des plantes, est leur statut acido-basique (pH) **et** d'oxydo-réduction (Eh). Ces deux indicateurs sont essentiels pour comprendre comment une plante peut être mise en condition optimale pour se développer ou **au contraire être fortement fragilisée et à la merci des attaques de pathogènes.**

Les recherches et observations de terrain en physiologie végétale montrent que les **indicateurs redox et pH** sont à la base de tous les processus de régulation du métabolisme et du développement des plantes (O. Husson, 2012). À l'image des réactions acido-basiques qui correspondent à des échanges de protons, les réactions d'oxydoréduction correspondent à des échanges d'électrons. Elles se font entre un élément oxydant qui va gagner des électrons et un élément réducteur qui va en perdre. Le potentiel d'oxydo-réduction d'un système est donc sa capacité à prendre des électrons (système oxydant) ou à en donner (système réducteur). Plus un système est oxydant (pauvre en électrons), plus il est apte à capter des électrons et plus son potentiel d'oxydo-réduction est élevé. Plus il est réducteur (riche en électrons), plus il a tendance à céder des électrons, plus son potentiel redox est bas. **Tous les mécanismes physiologiques à la base de la vie de la plante (respiration, photosynthèse, absorption minérale, fixation d'azote, mécanismes de défense, synthèse d'ADN, de protéines, d'enzymes...) dépendent du transfert d'énergie électrique assuré par les électrons.** Ainsi un système pauvre en électrons, donc oxydé, **sera beaucoup moins « énergétique » pour la plante et participera à sa fragilisation**, à l'inverse un système trop riche en électrons, donc fortement réduit, traduira un manque de circulation d'énergie électrique et sera également **source de vulnérabilité de la plante**. Tout est une question d'équilibre et les observations faites sur les conditions pH-Eh optimales de vie des plantes ont montré qu'elles se situent dans les **sols légèrement acide et réduit (pH = 6.5, Eh= 400 mv)**. **Il faut savoir qu'une plante agira en permanence pour maintenir cet environnement optimal à son développement.** Les champignons pathogènes quant à eux, se développent dans les milieux oxydés et acides. En conditions oxydantes, les plantes vont ainsi chercher à maintenir leur milieu cellulaire à Eh réduit et donc évacuer les produits oxydés dans leur paroi où se **brancheront justement les champignons pathogènes** pour respirer et infecter la plante (O. Husson, 2012). **L'oxydation des sols et de la plante est la porte d'entrée des champignons pathogènes.** Un ensemble de mécanismes physiologiques va être enclenchés par la plante pour répondre à ce déséquilibre. Elle va rediri-

ger une grande partie de son activité photosynthétique vers son système racinaire pour alimenter les micro-organismes de la rhizosphère seuls capables de rétablir les équilibres énergétiques. Tout ce processus affaiblit la plante et la fait rentrer dans un cercle vicieux, dont une des issues pratiquée en mode conventionnel est le recours aux fongicides mais qui amplifie encore ce phénomène car toutes ces molécules de synthèse sont oxydantes. Quelles pratiques doit-on mettre en œuvre pour placer la plante en conditions Eh-pH idéale pour son développement ? Pour faire simple, toutes les techniques agricoles qui favorisent **le non-retournement du sol (mais attention à assurer la bonne oxygénation, par exemple par le travail des vers de terre), la couverture végétale vivante, la diversité des cultures dans l'espace (association de plantes) et dans le temps (rotation 2x2 et longues), la restitution de fortes biomasses au sol permettant le développement d'une structure stable et des conditions d'oxydo-réduction équilibrées (S. Singla, 2019)**. À l'inverse, une faible couverture du sol, un sol nu et travaillé, une faible restitution de biomasse, les brûlis, engendrent oxydation et fortes fluctuations, très néfastes aux plantes. La plupart des pesticides sont également oxydants, ainsi que de nombreux engrais chimiques. Cette perspective « redox » permet ainsi d'envisager une gestion complémentaire et agroécologique des bioagresseurs. L'idée ici n'est pas de les contrôler mais plutôt de maintenir la plante dans un état d'équilibre (légèrement acide et réduit), qui leur est favorable.

L'approche systémique est indispensable pour gérer la santé des plantes

La production de plantes dans un agro-écosystème induit un ensemble de conditions qui peuvent favoriser les maladies et les épidémies en lien avec les modes de résistance présentés ci-dessus (L. Bousset, 2020). Pour arriver à maîtriser ces bio-agressions, il faut sans doute revoir notre façon de concevoir les systèmes de cultures à l'échelle de la parcelle mais aussi à celle du territoire. Avant de présenter les méthodes alternatives à la lutte chimique contre les bioagresseurs, il faut préciser quelques notions qui caractérisent le développement des

épidémies sur les cultures dans les agroécosystèmes.

Le fait qu'une épidémie se produise dépend de l'interaction entre la dynamique des pathogènes et celle des cultures

L'épidémie ne peut se déclencher que si l'inoculum du champignon (spores, sclérotés, mycélium) rencontre une plante hôte. Ceci n'est possible que s'il y a à la fois de l'inoculum viable, et une plante à un stade sensible. Cette rencontre dépend donc de la dispersion et de la survie de l'inoculum, mais aussi de la cinétique de croissance du couvert végétal. La sensibilité de la plante dépend de multiples facteurs comme l'âge et le stade physiologique mais également, comme on l'a précisé, de conditions agronomiques qui peuvent la fragiliser (mode de fertilisation, statut acido-basique et redox des sols, rotations simplifiées...). Ensuite, pour de nombreux champignons, l'infection n'est possible que dans une gamme de températures et d'humidité propices. Enfin, pour passer de quelques plantes malades à une épidémie, il faut que la dynamique de croissance et de sensibilité du couvert soit propice à l'infection des plantes voisines, ce qui dépend de la distance entre les plantes et du succès d'épisodes de dispersion (par exemple par la pluie en lien avec le microclimat et la structure du couvert végétal). Les actions humaines à travers le choix de l'itinéraire technique influencent ces différentes dynamiques. Ces dynamiques sont continues dans un champ pendant la saison culturale mais discontinues à l'échelle du territoire et selon la disposition des parcelles (tailles, distances de séparations).

Gestion des épidémies à l'échelle de la parcelle et du territoire

Hors utilisation de pesticides, la gestion des épidémies à l'échelle de la parcelle peut se faire en agissant sur les résistances qualitatives et quantitatives des cultures tout mettant en œuvre un ensemble de principes agronomiques et d'action de bio contrôle. Pour améliorer à la fois l'efficacité et la durabilité des résistances, il est nécessaire de réintroduire de la diversité génétique dans les agroécosystèmes et, plus précisément dans le cas qui nous concerne, de la diversité fonctionnelle, c'est-à-dire qui a un rôle de régulation biologique du risque épidé-

mique. Plusieurs approches sont possibles et peuvent se faire à trois niveaux :

- Sélection variétale :
 - Les variétés présentant un fort niveau de résistance quantitative (la plante est attaquée mais présente peu de symptômes) ;
 - Les combinaisons de résistances qualitatives (efficace mais peu durable) et quantitatives (moins efficaces mais très durables) au sein d'une même variété ;
 - Les rotations des variétés porteuses de différents gènes de résistance qualitative.

- Pratiques de bio contrôle
 - Stimulateurs de Défense Naturelle (macérations, biostimulant) ;
 - Bactéries Promotrices de Croissance des Plantes (PGPR) : meilleure alimentation des plantes et protection contre les pathogènes par antibiotiques, sidérophores... ;
 - Mycorhizes : meilleure alimentation des plantes en P, N, oligoéléments, réduction des stress hydriques, contrôle de champignons pathogènes.

- Pratiques agronomiques
 - Pratiques culturales renforçant la santé des sols et la robustesse des plantes (cf. paragraphe santé des sols = santé des plantes). Il faut souligner ici le rôle majeur joué par la matière organique dans les sols et notamment sa capacité d'intervenir au niveau des transferts d'énergie dans tous les processus métaboliques des plantes dont ceux impliqués dans les phénomènes de résistance. A ce titre, l'expérience acquise dans le cadre de l'agriculture de conservation des sols par les agriculteurs pratiquant la couverture permanente des sols associés au non travail à l'injection massive de carbone (fumure organique et compost) et aux rotations diversifiées, montre qu'ils retrouvent des taux de matière organique élevés (> 3.5%) à partir desquels l'impact des maladies est sensiblement plus faible qu'en situation où ces taux sont plus bas (< 2%) ;
 - Gestion territoriale des maladies pour éviter leur diffusion (L. Bousset, 2020). Il faut agir à ce niveau sur les connectivités spatiales des parcelles de mêmes cultures dans le territoire,

et appliquer des principes de distanciation (500 minimum entre parcelles de colza par exemple) et de barrières au flux (haies, bois...) qui limitent la diffusion des inoculum entre parcelles. Il faut également jouer sur les connectivités temporelles en évitant de faire succéder une culture sensible à une repousse portant des inoculum infectieux. Enfin le principe des rotations de cultures différentes par rapport à la sensibilité aux pathogènes est indispensable pour éviter que la même espèce revienne sur la parcelle quand une grande quantité d'inoculum est encore présente.

S'inscrire dans des niches d'innovation pour agir sur le changement de paradigme de la protection des cultures

Mais la gestion de la protection des cultures sans utilisation de produits chimiques ne doit pas se limiter aux seules approches agronomiques. Il faut prendre en compte les logiques d'actions et, pour mieux comprendre les processus en jeu, s'appuyer sur les études des économistes et sociologues des pratiques agricoles.

Il faut en premier lieu faire le constat que les systèmes agricoles actuels, hors l'agriculture biologique, sont organisés autour des outils de contrôles des maladies et des réponses immédiates à l'agression des cultures par les produits phytosanitaires. Les systèmes de production agricoles centrés sur les intrants chimiques sont totalement cohérents avec l'organisation des filières amont (semenciers), de production (organismes de conseil, agrofourniture, coopération, machinisme), aval (transformation, distribution) et avec les systèmes de diffusion de l'information. Et chaque acteur de ces filières et du conseil a une stratégie qu'il a mis en place en fonction de la stratégie des autres et qui est basé sur une vision réductionniste et de contrôle des cultures par les intrants chimiques et notamment les pesticides, s'appuyant très

peu sur la fonctionnalité et la biodiversité des agro-écosystèmes. Ainsi, la stratégie de chaque acteur renforce la stratégie des autres et personne n'a vraiment intérêt à changer tant que les autres ne changent pas. De ce fait les pratiques alternatives ont du mal à émerger (J.-M. Meynard, INRA, 2016).

Il faut passer d'une logique de contrôle total des cultures, mise en œuvre avec succès après-guerre, pour augmenter les rendements et diminuer les famines mais dont les limites sont atteintes aujourd'hui et la durabilité compromise, à une logique d'adaptation des productions alimentaires aux équilibres écosystémiques et à leur pérennité. Pour cela, il est nécessaire de s'appuyer sur les représentations du fonctionnement des systèmes socio-techniques en agriculture mises à jour par les chercheurs, et de comprendre comment des changements radicaux de pratiques, tels que ceux décrits ci-dessus, s'organisent dans des niches d'innovation à partir de groupe d'acteurs (agriculteurs, chercheurs, animateurs...). Ces petits réseaux mettent en place de nouveaux systèmes de cultures à partir de processus d'apprentissage et de construction collective fondés sur l'utilisation intensive des écosystèmes naturels et sur les principes suivants : exploration d'une gamme de solutions, application d'un raisonnement systémique, approche spécifique à chaque exploitation, expérimentation et dynamique d'amélioration continue. Ces niches d'innovations s'organisent et se complètent pour peser sur les processus de transitions en cours et participer à l'émergence d'une nouvelle configuration des pratiques agricoles.

La Protection AgroEcologique des Cultures (PAEC) est la déclinaison des principes de l'agroécologie à la protection des cultures et repose sur la santé des sols et la biodiversité des agroécosystèmes. Elle induit un fonctionnement équilibré des peuplements cultivés et leur résistance aux stress biotiques, en réduisant les risques et l'intensité des épidémies et invasions de bio agresseurs.

*Article rédigé par François HIRISSOU,
chargé de mission en agronomie*

Références :

P. Abad, B. Favery 2012. L'arsenal immunitaire des plantes. Pour la Science. Dossier, Belin, 77, pp.24-31

N. Benhamou 2010. La résistance chez les plantes. Editions Tec et Doc - Lavoisier

O. Husson 2012. Potentiel d'oxydoréduction, pH, résistivité : un nouveau regard sur le fonctionnement des systèmes cultivés. <https://www.cirad.fr/nos-recherches/resultats-de-recherche/2012/potentiel-d-oxydoreduction-ph-resistivite-un-nouveau-regard-sur-le-fonctionnement-des-systemes-cultives>

S. Singla 2018. Le potentiel redox « la vie est un petit courant électrique alimenté par le soleil » Agronomie, Ecologie et Innovation TCS n°99, pp.10-13.

L. Bousset 2020. Maladie de la plante, Epidémies, Résistance génétique, Adaptation et Tactiques. INRAE, Document de travail. hal-02929934 <https://hal.inrae.fr/hal-02929934>



dordogne.chambre-agriculture.fr

Pôle Interconsulaire (PIC)
295 boulevard des Saveurs - Cré@Vallée Nord
COULOUNIEIX-CHAMIER

Adresse postale
CS 10250 - 24060 PÉRIGUEUX CEDEX 9

Tél. 05 53 35 88 88
accueil@dordogne.chambagri.fr

CONTACT

François HIRISSOU
Tél. 05 53 26 60 80
francois.hirissou@dordogne.chambagri.fr

