

**AFPP – 8^{ème} CONFERENCE INTERNATIONALE SUR LES MALADIES DES PLANTES
TOURS – 5 ET 6 DÉCEMBRE 2006**

**CARACTERISTIQUES ET DISTRIBUTION DES SOUCHES RESISTANTES AUX
FONGICIDES CHEZ LES AGENTS RESPONSABLES DU PIETIN-VERSE DU BLE EN
FRANCE**

P. LEROUX*, M. GREDT, C. ALBERTINI, A.-S. WALKER

INRA, Unité de Phytopharmacie et Médiateurs Chimiques, 78 026 Versailles Cedex

* lerouxp@versailles.inra.fr

RESUME

Les deux espèces fongiques responsables du piétin-verse du blé sont *Oculimacula yallundae* et *Oculimacula acuformis*. Vis-à-vis des benzimidazoles, une résistance qualitative persistante est déterminée chez les deux espèces par les mêmes mutations dans le gène codant pour la β -tubuline (la cible de ces fongicides anti-microtubules). Au sein des inhibiteurs de la 14 α -déméthylation des stérols ou IDM, une résistance naturelle chez *O. acuformis* et une résistance quantitative chez *O. yallundae* concernent les triazoles (ex : bromuconazole, époxiconazole, flusilazole). Pour le prochloraze, des souches résistantes à cet imidazole sont couramment rencontrées en France chez les deux espèces. Par contre, le prothioconazole ne présente pas de résistance croisée avec les autres IDM. La résistance spécifique au cyprodinil (anilinopyrimidine) décelée dans de nombreuses régions françaises a probablement eu jusqu'à maintenant peu ou pas de répercussions en pratique. Très récemment, des souches multirésistantes ont été détectées chez *O. yallundae* et ce phénomène concerne les IDM, y compris le prothioconazole, le cyprodinil ainsi que le boscalid. L'éventuelle sélection de ces souches qui présentent de faibles niveaux de résistance ne devrait pas en principe affecter l'efficacité de ces diverses matières actives.

Mots-clés : blé, piétin-verse, *Oculimacula* spp, fongicide, résistance

SUMMARY

CHARACTERISTICS AND DISTRIBUTION OF STRAINS RESISTANT TO FUNGICIDES IN THE WHEAT EYESPOT FUNGI IN FRANCE

The two main fungi responsible for wheat eyespot are *Oculimacula yallundae* and *Oculimacula acuformis*. Towards benzimidazoles, qualitative acquired resistance in both species is determined by similar mutations in the β -tubulin gene. Within sterol 14 α -demethylation inhibitors or DMIs, natural resistance in *O. acuformis* and quantitative acquired resistance in *O. yallundae* concern triazoles (e.g. bromuconazole, époxiconazole, flusilazole). Moreover, in both species, acquired resistance to prochloraz is currently recorded in both species. However, prothioconazole do not exhibit cross resistance with the previous DMIs. The specific acquired resistance towards Cyprodinil (anilinopyrimidines) found in various regions has probably not yet determined practical resistance. Recently, multidrug resistance was recorded in *O. yallundae* and this phenomenon concerned DMIs including prothioconazole, cyprodinil and also boscalid. It remains to determine if the selection of such strains could affect the efficacy of these fungicides.

Key-words : wheat, eyespot, *Oculimacula* spp., fungicide, resistance

INTRODUCTION

Le piétin-verse demeure en France la maladie majeure de la base des tiges sur blé d'hiver. Divers facteurs pédoclimatiques (ex : temps doux et humide, notamment entre le semis et le tallage) ou agronomiques (ex : semis précoces, travail limité du sol, retour régulier du blé) sont favorables à cette maladie. Sa nuisibilité est particulièrement importante en cas de verse mais en absence de ce phénomène, elle peut affecter plus ou moins fortement le remplissage des grains.

Quatre espèces fongiques sont associées avec le piétin-verse des céréales et la forme sexuée est connue pour deux d'entre elles, qui correspondent à celles couramment trouvées sur le blé. Dans la nomenclature récemment proposée par Crous *et al* (2003), ces deux espèces sont *Oculimacula yallundae* et *Oculimacula acuformis* avec comme correspondance pour leur forme asexuée (anamorphe) respectivement *Helgardia herpotrichoides* et *Helgardia acuformis*. Le tableau I indique les nomenclatures antérieures ainsi que les dénominations basées sur des caractéristiques biologiques. Quant aux deux autres espèces dont la forme sexuée est inconnue, la nomenclature la plus récente propose les appellations *Helgardia estiva* et *Helgardia anguioides* (Crous *et al*, 2003).

La lutte chimique contre le piétin-verse du blé est couramment pratiquée en France et consiste à appliquer des fongicides entre la fin du tallage et le stade deux nœuds. L'objectif de cette intervention est d'empêcher le passage des pathogènes des gaines foliaires vers les tiges et éventuellement de limiter leur progression dans ces dernières. Parmi les facteurs susceptibles d'influer sur l'efficacité des traitements, il est possible de mentionner les conditions climatiques, le stade d'application et aussi les propriétés des fongicides. A la différence des traitements foliaires susceptibles d'être lessivés en cas de pluie, il a été montré que les précipitations après les traitements anti piétin-verse pouvaient avoir un effet favorable. Ce phénomène observé avec les benzimidazoles et le prochloraze résulte probablement d'une redistribution des matières actives vers la base des plantes, où se trouvent localisés les agents du piétin-verse (Cooke *et al*, 1993). Par ailleurs, dans la plupart des expérimentations où plusieurs dates d'application sont comparées, l'efficacité de prochloraze décroît dans le temps alors que ce phénomène est peu ou pas marqué pour le cyprodinil (Le Hénaff *et al*, 2002 et 2003). Cette différence de comportement pourrait résulter du fait que le prochloraze et le cyprodinil sont considérés comme étant respectivement pénétrants et systémiques. Parmi les autres produits anti piétin-verse, les benzimidazoles et notamment le carbendazime présentent un profil voisin de celui du cyprodinil, alors que la métrafénone semble se comporter comme le prochloraze (Sanyas *et al*, 2006). Enfin, sur un plan pratique, il est possible de subdiviser les matières actives en deux groupes selon que les doses préconisées sont inférieures (ex : carbendazime, métrafénone, prothioconazole) ou supérieures (ex : boscalid, flusilazole, prochloraze, cyprodinil) à 250 g/ha. Il convient d'indiquer que d'une manière générale, le piétin-verse requiert généralement des doses supérieures à celles utilisées contre les maladies foliaires, avec des efficacités moyennes autour de 50-60% (Le Hénaff *et al*, 2002 et 2003). A notre connaissance, à ce jour, les meilleures potentialités pratiques contre le piétin-verse ont été exprimées par le carbendazime, mais la résistance d'*Oculimacula* spp. aux benzimidazoles a condamné définitivement cette famille de fongicides antimicrotubules (les microtubules sont des composants du fuseau achromatique impliqué dans les divisions cellulaires et du cytosquelette des cellules fongiques). La relève a alors été prise par les divers inhibiteurs de la 14 α -déméthylation des stérols (IDM), dont un imidazole, le prochloraze, et plusieurs triazoles (ex : flusilazole, bromuconazole) et très récemment une triazolinethione, le prothioconazole (dont la forme active dans les cellules fongiques est probablement un triazole). Les triazoles et le prochloraze ont à leur tour été touchés par la résistance dans les années 1990, mais la lutte chimique contre le piétin-verse a pu se poursuivre avec le cyprodinil. Cette anilinopyrimidine inhibe la biosynthèse de la méthionine et par ailleurs, empêche l'excrétion d'enzymes impliquées dans la pathogénicité des parasites. Quant à l'année 2006, elle a vu apparaître d'un seul coup trois nouveaux anti piétin-verse : il s'agit du prothioconazole, du boscalid et de la métrafénone. Le boscalid est une carboxamide, de structure chimique voisine de la carboxine, qui affecte les processus respiratoires en inhibant

le complexe mitochondrial II (ou succinate deshydrogénase) (Leroux et Delorme, 1997). A noter que les strobilurines qui touchent le complexe mitochondrial III sont inefficaces au champ contre *Oculimacula* spp. Quant à la métrafénone, c'est une benzophénone initialement criblée comme anti-oïdium, qui perturbe la mise en place de l'actine (l'un des composants du cytosquelette) au niveau des hyphes mycéliens (Opalski *et al*, 2006).

L'objectif de cet article est d'évaluer le comportement en laboratoire des souches d'*O. yallundae* et *acuformis* collectées en France, vis-à-vis des diverses familles de fongicides anti piétin-verse. Il complète l'état des lieux publié en 2003 (Leroux *et al*, 2003).

MATERIEL ET METHODES

Toutes les souches d'*O. yallundae* et *O. acuformis* testées ont été collectées en France, à partir de la base de tiges de blé présentant des symptômes caractéristiques de piétin-verse. Cet isolement s'effectue en utilisant un milieu gélosé à base de farine de maïs amendé avec de la streptomycine, de la pénicilline et de l'iprodione. Des repiquages sont ensuite réalisés soit sur le même milieu sous éclairage en lumière noire pour induire la sporulation, soit sur un milieu à base de sels minéraux, glucose et extrait de levure pour obtenir du mycélium.

L'effet des fongicides sur la croissance mycélienne est étudié après dépôt, sur des milieux de culture, d'implants calibrés de mycélium. Pour chaque matière active, une gamme de concentrations est testée. Des notations hebdomadaires pendant un mois (incubation à 19°C et à l'obscurité) permettent d'estimer la vitesse de croissance pour chaque condition expérimentale puis la concentration inhibant de 50% la vitesse de croissance mycélienne (CI₅₀ « mycélium »).

L'effet des fongicides sur l'élongation des tubes germinatifs est étudié après dépôt d'une suspension conidienne calibrée (200 000 conidies/ml) à la surface d'une eau gélosée. Après incubation de 2 jours (19°C, obscurité), la longueur moyenne des tubes germinatifs apicaux est évaluée, sous microscope à l'aide d'un micromètre oculaire. Pour chaque matière active, les essais conduits sur une gamme de concentration permettent d'estimer la concentration inhibant de 50% l'élongation des tubes germinatifs (CI₅₀ « tubes germinatifs »).

A partir des observations réalisées sur spores et mycélium, il est possible d'évaluer les niveaux de résistance (NR) en réalisant les rapports CI₅₀ « souches résistantes » / CI₅₀ « souches sensibles ».

Pour les études portant sur la répartition des divers phénotypes d'*O. yallundae* et *O. acuformis*, les analyses portent en moyenne sur 20 à 30 souches par parcelle. Elles sont conduites sur spores en présence de doses discriminantes de fongicides choisies en fonction des valeurs CI₅₀ « tubes germinatifs ».

RESULTATS

RESISTANCE AUX BENZIMIDAZOLES (Tableau II)

Malgré l'arrêt de l'utilisation des benzimidazoles depuis plus de dix saisons, il s'avère que la résistance à cette classe d'anti-microtubules est toujours bien implantée. En effet, sur les sept dernières années, les souches sensibles (BenS) représentent moins de 2% de l'ensemble des souches analysées. Au sein des souches résistantes aux benzimidazoles, les deux phénotypes les plus représentés ont en commun d'être sensibles au diéthofencarbe, un phénylcarbamate affectant également les microtubules. Cette résistance acquise est déterminée par une mutation dans le gène codant pour la β -tubuline (une protéine des microtubules) entraînant en position 198 le remplacement du glutamate par l'alanine (BenR1) ou la glycine (BenR2). Au cours du temps, il s'avère que le phénotype BenR1 tend à se généraliser indiquant que la substitution E198A n'a pas d'effet sur la fitness des souches d'*Oculimacula* spp. Un autre phénotype résistant simultanément aux benzimidazoles et aux phénylcarbammates est également décelé. Il correspond en fait à au moins deux génotypes portant soit la substitution E198K (BenR3), soit la substitution F200Y

(BenR4) (Albertini *et al*, 1999). La détection de telles souches empêche le développement d'une stratégie de lutte combinant l'emploi simultané d'un benzimidazole et d'un phénylcarbamate.

RESISTANCE AUX INHIBITEURS DE LA 14 α -DEMETHYLATION DES STEROLS (IDM)

Pour les IDM, la situation apparaît plus complexe qu'avec les benzimidazoles du fait d'une part que les deux espèces d'*Oculimacula* spp. présentent des sensibilités différentes vis-à-vis de cette classe de fongicides et d'autre part, qu'il n'y a pas toujours résistance croisée entre tous les IDM (tableaux III, IV et V).

Comparativement à *O. yallundae* (TriS), *O. acuformis* (ProS) présente une moindre sensibilité vis-à-vis des triazoles en général et aussi d'un imidazole comme le triflumizole. La comparaison des séquences du gène codant pour la 14 α -déméthylase (*CYP51*) suggère que la résistance naturelle d'*O. acuformis* à bon nombre d'IDM serait déterminée par la présence d'une leucine en position 180 au lieu d'une phénylalanine chez *O. yallundae* (Albertini *et al*, 2003). Il convient par contre de noter que le prochloraze (imidazole) et le prothioconazole (triazolinethione) présentent un effet similaire sur les souches sauvages des deux espèces d'*Oculimacula* (tableaux III, IV et V).

La surveillance des populations françaises d'*Oculimacula* spp. depuis une vingtaine d'années (suite au développement de la résistance aux benzimidazoles) a permis d'identifier divers phénotypes résistants aux IDM. Ainsi, chez *O. yallundae*, une résistance quantitative vis-à-vis des triazoles et qui n'affecte pas le prochloraze (TriR1) est implantée de longue date (Leroux *et al*, 2003). Les souches TriR1 actuelles présentent des niveaux de résistance élevés vis-à-vis des triazoles quand les essais portent sur l'élongation des tubes germinatifs ; ils sont plus modérés avec le mycélium (tableaux III et IV). Depuis le début des années 2000, un phénotype cumulant une résistance aux triazoles et au prochloraze (TriR2) est en forte progression (tableau VI).

Concernant *O. acuformis*, qui, rappelons le, est naturellement résistant aux triazoles, l'évolution majeure a été la sélection des souches fortement résistantes au prochloraze. Elles peuvent être subdivisées en deux sous-classes selon qu'elles présentent une plus grande sensibilité (ProR1) ou non (ProR2) vis-à-vis du triflumizole (tableau V). Ces souches ProR1-R2 ont été la classe dominante au début des années 1990 mais depuis, avec la raréfaction d'*O. acuformis*, ce phénotype a fortement régressé en France (tableau VI). Chez les deux espèces d'*Oculimacula*, la résistance acquise aux IDM n'est pas déterminée par des modifications qualitatives de la 14 α -déméthylase (Albertini *et al*, 2003). Par ailleurs, le prothioconazole se singularise par une activité équivalente sur l'ensemble des phénotypes résistants aux autres IDM (tableaux III, IV et V). Sur un plan pratique, il s'avère donc qu'actuellement, seul le prothioconazole est susceptible d'assurer en toutes situations une bonne efficacité contre le piétin-verse du blé. Pour le prochloraze, après une sérieuse alerte au début des années 1990 avec la sélection de souches d'*O. acuformis* résistantes à cet imidazole, il est de nouveau mis en difficultés depuis quelques années suite à l'émergence de la résistance au sein d'*O. yallundae* (Le Hénaff *et al*, 2002 et 2003). Quant aux « triazoles classiques », cela fait deux décennies qu'il ne faut plus vraiment compter sur eux.

RESISTANCE AUX ANILINOPYRIMIDINES

Le cyprodinil a été introduit en 1994 pour lutter contre le piétin-verse des céréales en France. Les études de laboratoire montrent que les souches d'*O. acuformis* et *O. yallundae* sensibles ou résistantes aux benzimidazoles et/ou aux IDM permettent une sensibilité équivalente au cyprodinil lorsque les analyses portent sur l'élongation des tubes germinatifs. En revanche, l'effet de cette anilinopyrimidine sur la croissance mycélienne est variable au sein de chaque espèce (sans relation directe avec la résistance aux benzimidazoles et/ou aux IDM). Cette variabilité est plus réduite quand le milieu de culture ne comprend pas d'extrait de levure. Toutefois, les essais sur mycélium ne sont pas suffisamment fiables pour conduire un monitoring. Nous avons donc développé une méthode basée sur l'élongation des tubes germinatifs des conidies soumis à des concentrations de cyprodinil comprises entre 0,1 et 0,5 mg/l (Leroux *et al*, 2003). Le monitoring mis en place depuis 1994 nous a permis de

décélérer pour la première fois en 1999 des souches d'*O. yallundae* et *O. acuformis* moyennement à fortement résistantes au cyprodinil, ainsi qu'à d'autres membres de la famille des anilinopyrimidines comme le pyriméthanol ou le mépanipirim (Leroux *et al*, 2003). Ces souches dénommées AniR1 présentent des niveaux de résistance compris entre 50 et 500 vis-à-vis du cyprodinil dans des essais conduits sur spores ; sur mycélium, les valeurs sont supérieures à 25. Ce phénotype AniR1 a été rencontré au sein d'*O. yallundae* chez les souches TriR1 et TriR2 et au sein d'*O. acuformis* chez les souches sauvages et celles résistantes au prochloraze. Depuis 2001, les souches AniR1 sont rencontrées dans de nombreuses régions céréalières et le plus souvent au sein des parcelles traitées par le cyprodinil. Toutefois, leur fréquence dépasse rarement 25% et jamais 50% (tableau VII). Dans ces conditions, il est improbable qu'en France, ces souches AniR1 aient jusqu'à maintenant entraîné des cas de résistance en pratique pour le cyprodinil. Le fait que des souches cumulent la résistance au prochloraze et au cyprodinil doit inciter à la prudence quant aux stratégies de lutte incluant le mélange de ces deux fongicides. Enfin, chez *Oculimacula* spp., cette résistance spécifique aux anilinopyrimidines présente de fortes similitudes avec ce qui s'observe chez *Botrytis cinerea*, l'agent de la pourriture grise de la vigne (Leroux, 2004). Toutefois, chez ces divers champignons phytopathogènes, les mécanismes moléculaires de la résistance, de même que la cible primaire des anilinopyrimidines demeurent inconnus.

MULTIRÉSISTANCE A PLUSIEURS FONGICIDES CHEZ *O. YALLUNDAE*

Le développement récent de trois nouvelles matières actives : le prothioconazole, le boscalid et la métrafénone, nous a conduit à déterminer leur comportement *in-vitro* vis-à-vis des divers phénotypes d'*O. yallundae* et *O. acuformis* rencontrés en France. Pour le prothioconazole, nous avons déjà indiqué que bien qu'agissant sur la 14 α -déméthylation des stérols, il ne présente pas de résistance croisée avec les autres IDM. Le même résultat observé avec le boscalid, tant sur spores que sur mycélium, n'est pas surprenant du fait que cette carboxamide est sans effet sur la biosynthèse des stérols. Quant à la métrafénone, elle n'affecte pas l'élongation des tubes germinatifs mais, par contre, inhibe la croissance mycélienne. Cette fongitoxicité ne s'observe qu'après une incubation de 2 à 4 semaines et par ailleurs, il semble qu'*O. acuformis* soit naturellement plus sensible qu'*O. yallundae* (tableaux IV et V). Toutefois, les essais conduits dans des sites comportant majoritairement *O. yallundae* indiquent que la métrafénone présente des efficacités équivalentes au prochloraze ou au cyprodinil (Sanyas *et al*, 2006). Il convient enfin d'observer que ces trois fongicides ne présentent pas de résistance croisée avec les anilinopyrimidines (Leroux, non publié).

Parallèlement à ces études de laboratoire, nous avons depuis plusieurs saisons inclus le prothioconazole et le boscalid dans le monitoring que nous conduisons en France. Comme pour tous les autres fongicides, l'analyse porte sur l'élongation des tubes germinatifs. Cette surveillance des populations d'*Oculimacula* spp. nous a permis de détecter des souches d'*O. yallundae* résistantes à ces deux fongicides. Des analyses complémentaires indiquent que ce phénomène concerne aussi le prochloraze, le cyprodinil, ainsi que des molécules non utilisées contre le piétin-verse, comme le fenhexamid ou le tolnaftate (un anti-fongique à usage médical). Au vu des réponses de ces souches multirésistantes (MdR1) vis-à-vis de certains IDM (ex : triadiménol), il est probable que cette propriété se soit développée au sein du type TriR1 (tableaux III et IV). En fait, les souches MdR1 présentent une grande similitude avec les souches de *B. cinerea* dénommées AniR3 (=MdR2) qui exhibent une résistance de type MDR (Multi Drug Resistance). Cette multirésistance, corrélée avec une moindre rétention intracellulaire de fongicides est déterminée par la surexpression de transporteurs membranaires impliqués dans l'excrétion de xénobiotiques (Leroux, 2004). Chez *O. yallundae*, les niveaux de résistance sont faibles sur mycélium alors que des valeurs plus élevées s'observent vis-à-vis de l'élongation des tubes germinatifs (tableaux III et IV). Les souches multirésistantes d'*O. yallundae* ont été détectées dans plusieurs régions françaises (tableau VIII). Toutefois, du fait de leur rareté actuelle et aussi leurs faibles niveaux de résistance vis-à-vis du mycélium d'*O. yallundae*, elles ont probablement peu de chance de

conduire à une résistance en pratique (c'est-à-dire avec des réductions d'efficacité au champ).

CONCLUSION

Le piétin-verse du blé est provoqué par deux espèces fongiques différentes, *O. yallundae* et *O. acuformis*, présentant des biologies différentes. Après une recrudescence d'*O. acuformis* au début des années 1990, l'espèce dominante en France est actuellement *O. yallundae*. Les causes de ce changement ne sont pas connues. Par ailleurs, bien que ces champignons soient considérés comme présentant des risques faibles par rapport aux phénomènes de résistance aux fongicides, essentiellement du fait qu'ils se disséminent peu et ne possèdent généralement qu'une génération par an, la réalité française indique le contraire.

Ainsi, vis-à-vis des benzimidazoles, de plusieurs IDM (triazoles, prochloraze) et des anilinopyrimidines (cyprodinil), des souches moyennement à fortement résistantes susceptibles d'entraîner des pertes d'efficacité au champ ont été décelées. Cette résistance en pratique est avérée pour les benzimidazoles (qui ne sont d'ailleurs plus autorisés en France sur le piétin-verse), les triazoles et le prochloraze. Par contre, à notre connaissance, bien qu'utilisé régulièrement, le cyprodinil n'a pas connu les mêmes déboires, du fait que les fréquences des souches résistantes aux anilinopyrimidines sont restées faibles.

Parmi les nouvelles matières actives, le prothioconazole, bien qu'agissant sur la 14 α -déméthylation des stérols, ne présente pas chez *Oculimacula* spp. de résistance croisée avec les autres IDM. Quant aux essais conduits sur le boscalid, une carboxamide inhibant le complexe mitochondrial II, et sur la métrafénone, une benzophénone affectant la mise en place de l'actine, ils n'ont pas révélé, avant leur commercialisation, l'existence d'une résistance acquise spécifique. Par contre, chez *O. yallundae*, des souches multirésistantes impliquant notamment le prothioconazole, le boscalid, le cyprodinil et le prochloraze ont été détectées en France. Toutefois, leurs faibles niveaux de résistance ne devraient pas en pratique affecter notablement l'efficacité de ces diverses matières actives. Un suivi des populations d'*Oculimacula* spp. devrait permettre de suivre l'évolution de ces souches multirésistantes, ainsi que d'éventuelles souches fortement résistantes au boscalid, à la métrafénone ou au prothioconazole.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tous les expérimentateurs d'Arvalis et du Service de la Protection des Végétaux qui ont collecté les échantillons que nous avons étudiés. Les travaux sur le boscalid et la métrafénone ont été conduits avec le soutien de BASF Agro.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Albertini C., Gredt M., Leroux P., 1999 – Mutations of the β -tubulin gene associated with phenotypes of benzimidazole resistance in the cereal eyespot fungi *Tapesia yallundae* and *Tapesia acuformis*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*. 64, 17-31.
- Albertini C., Gredt M., Leroux P., 2003 – Polymorphism of the 14 α -demethylase gene (CYP51) in the cereal eyespot fungi *Tapesia acuformis* and *Tapesia yallundae*. *European Journal of Plant Pathology*. 109, 117-118.
- Cooke B., Jordan V., Hislop E., Western N., 1993 – Mechanisms of control of eyespot disease in winter wheat by prochloraz. *Crop Protection*. 12, 279-283.
- Crous P., Groenewald J., Gams W., 2003 – Eyespot of cereal revisited : ITS phylogeny reveals new species relationships. *European Journal of Plant Pathology*. 109, 841-850.
- Le Hénaff G., Micoud A., Durand T., 2002. Le piétin-verse fait de la résistance, d'où une évolution obligée dans les stratégies contre les maladies des céréales. *Phytoma – La Défense des Végétaux*. 547, 8-12.
- Le Hénaff G., Durand T., 2003 – Le piétin-verse du blé : la résistance conditionne la stratégie de lutte. *Phytoma – La Défense des Végétaux*. 559, 16-19.

Leroux P., 2004 – Chemical control of *Botrytis* and its resistance to chemical fungicides. In : Elad Y *et al*, *Botrytis : Biology, Pathology and Control*. Kluwer. The Netherlands, pp 195-222.

Leroux P., Albertini C., Arnold A., Gredt M., 2003 – Le piétin-verse des cereals : caractérisation et distribution des souches de *Tapesia acuformis* et *Tapesia yallundae* résistantes aux fongicides. *Phytoma – La Défense des Végétaux*. 557, 8-13.

Leroux P., Delorme R., 1997 – La respiration cellulaire, une cible toujours d'actualité pour divers groupes de produits phytosanitaires. *Phytoma – la Défense des Végétaux*. 494, 17-23.

Opalski K., Tresch S., Kogel K., Grossmann K., Köhle H., Huckelhoven, 2006 – Metrafenone studies on the mode of action of a novel cereal powdery mildew fungicide. *Pest Management Science*. 62, 393-401.

Sanyas O., Cousin A., Morvan Y., 2006 – Mieux comprendre l'action des traitements anti-piétin-verse – intérêts de la métrafénone. AFPP, 8^{ème} Conférence Internationale sur les Maladies des Plantes, Tours, décembre 2006 (sous presse).

Tableau I : Nomenclature des deux principales espèces fongiques responsables du piétin-verse du blé

Classification of the two main wheat eyespot pathogens

Espèces		Type, en rapport avec	
Téléomorphe [<i>Tapesia</i> , <i>Mollisia</i>]	Anamorphe [<i>Cercospora</i> , <i>Pseudocercospora</i> ^a , <i>Ramulispora</i>]	Pouvoir pathogène	Croissance mycélienne
<i>Oculimacula yallundae</i>	<i>Helgardia herpotrichoides</i>	W (Wheat / blé)	N, I ou FE (Normale / rapide)
<i>Oculimacula acuformis</i>	<i>Helgardia acuformis</i>	R (Rye / seigle)	L, II ou SF (Lente)

^a Dans une nomenclature ancienne, ces deux espèces étaient caractérisées comme des variétés : *P. herpotrichoides* var *herpotrichoides* et *P. herpotrichoides* var *acuformis*

Tableau II : Caractéristiques et évolution des souches résistantes aux benzimidazoles chez *Oculimacula* spp.

Characteristics and evolution of resistance to benzimidazoles in *Oculimacula* spp.

Caractéristiques	Souches sensibles aux benzimidazoles	Souches résistantes aux benzimidazoles		
		BenR1	BenR2	BenR3-R4
Phénotype^a				
Carbendazime	S	HR	HR	HR
Thiabendazole	S	HR	MR	MR-HR
Diéthofencarbe	HR	S	S	HR
Génotype (β -tubuline)	-	E198A	E198G	E198K ou F200Y
Evolution annuelle^b				
1985-1987	6	61	23	10
1999-2001	1	90	7	2
2003-2005	2	93	4	1

^a S : Sensible ; MR : Moyennement résistant ; HR : fortement résistant

^b Les valeurs représentent les pourcentages des divers phénotypes obtenus à partir d'échantillons annuels de 1000 à 2000 souches

Tableau III : Effet des fongicides sur l'élongation des tubes germinatifs de souches d'*O. yallundae* sensibles ou résistantes à des IDMEffect of fungicides towards germ tube elongation in strains of *O. yallundae* sensitive or resistant to DMIs

Fongicides	CI ₅₀ en mg/l	Niveaux de résistance ^a		
	TriS	TriR1	TriR2	MdR1 ^b
Prochloraze	0,001	2,0	400	100 (X50)
TriadiménoI	0,4	>60	>60	>60 (-)
Bromuconazole	0,03	33	33	83 (x2,5)
Tébuconazole	0,03	100	100	270 (x2,7)
Epoxiconazole	0,02	30	50	150 (x5,0)
Prothioconazole	0,07	1,4	1,4	43 (x31)
Boscalid	0,04	1,0	1,0	15 (x15)
Métrafénone	>25	ND ^c	ND	ND
Cyprodinil	0,004	1,1	1,3	4,2 (x3,8)
Fenhexamid	0,06	1,2	1,2	33 (x28)
Tolnaftate	0,3	1,3	1,0	>33 (x>25)

^a niveaux de résistance CI₅₀ TriR ou MdrR1 / CI₅₀ TriS^b entre parenthèses : CI₅₀ MdR1 / CI₅₀ TriR1^c ND : niveau de résistance non calculableTableau IV : Effet de fongicides sur la croissance mycélienne de souches d'*O. yallundae* sensibles ou résistantes à des IDMEffect of fungicides towards mycelial growth in strains of *O. yallundae* sensitive or resistant to DMIs

Fongicides	CI ₅₀ en mg/l	Niveaux de résistance ^a		
	TriS	TriR1	TriR2	MdR1 ^b
Prochloraze	0,04	1,5	38	2,5 (X1,7)
TriadiménoI	1,0	>25	>25	>25 (ND)
Bromuconazole	0,2	10	10	10 (x1,0)
Tébuconazole	0,2	20	30	25 (x1,2)
Epoxiconazole	0,15	3,5	3,5	7,0 (x2,0)
Prothioconazole	0,4	2,5	2,0	4,5 (x1,8)
Boscalid	0,4	1,0	1,0	8,0 (x8,0)
Métrafénone	0,5	2,0	2,5	2,5 (x1,2)
Fenhexamid	0,3	1,5	1,2	2,5 (x1,7)
Tolnaftate	>10	ND ^c	ND	ND

^a niveaux de résistance CI₅₀ TriR ou MdrR1 / CI₅₀ TriS ;^b entre parenthèses : CI₅₀ MdR1 / CI₅₀ TriR1^c ND : niveau de résistance non calculable

Tableau V : Effet de fongicides sur des souches d'*O. acuformis* sensibles ou résistantes au prochlorazeEffect of fungicides towards strains of *O. acuformis* sensitive or resistant to prochloraz

Fongicides	CI ₅₀ en mg/l		Niveaux de résistance ^a			
	ProS		ProR1		ProR2	
	Tubes germinatifs	Mycélium	Tubes germinatifs	Mycélium	Tubes germinatifs	Mycélium
Prochloraze	0,004	0,05	60	17	60	25
Triadimérol	15	>25	0,4	ND ^b	1,0	ND
Triflumizole	10	>25	0,1	<0,1	0,8	≈0,5
Epoxiconazole	0,3	0,3	2,0	1,0	2,5	1,5
Prothioconazole	0,06	0,5	1,0	0,8	1,0	1,2
Boscalid	0,02	0,2	1,0	1,0	1,0	1,2
Métrafénone	>25	0,08	ND	1,0	ND	1,2
Cyprodinil	0,004	- ^c	1,0	ND	1,2	ND

^a niveaux de résistance CI₅₀ ProR / CI₅₀ ProS^b ND : niveau de résistance non calculable^c - : essais donnant des valeurs variablesTableau VI : Evolution de la résistance aux IDM dans les populations françaises d'*Oculimacula* spp.^aEvolution of resistance to DMIs in French populations of *Oculimacula* spp.

Période	<i>O. acuformis</i>		<i>O. yallundae</i>			
	ProS	ProR1-R2	TriS	TriR1	TriR2	MdR1
1985-1987	45	ND	25	30	ND ^b	ND
1993-1995	25	35	5	27	3	ND?
1996-1998	11	17	2	67	3	ND?
1999-2001	4	11	1	72	12	<1
2002-2005	2	5	<1	55	38	<1

^a Les valeurs représentent les pourcentages des divers phénotypes obtenus à partir d'échantillons annuels de 1000 à 2000 souches^b ND : non détectableTableau VII : Distribution de la résistance au prochloraze (TriR2 + ProR) et la résistance aux anilinopyrimidines (AniR1) dans les populations françaises d'*Oculimacula* spp.Distribution of resistance to prochloraz and anilinopyrimidines in French populations of *Oculimacula* spp.

Années	Nombre d'échantillons	% échantillons avec résistance au		Nombre d'échantillons avec			
		Prochloraze	Cyprodinil	<10% AniR1	10-25% AniR1	25-50% AniR1	>50% AniR1
1994-1997	>100	-	0	0	0	0	0
1998	33	67	0	0	0	0	0
1999	53	79	8	2	1	1	0
2000	66	80	20	7	4	2	0
2001	50	82	42	19	1	1	0
2002	52	88	52	12	14	1	0
2003	50	82	26	8	3	2	0
2004	54	87	34	8	3	5	0
2005	37	97	37	8	5	1	0

Tableau VIII : Distribution de la multirésistance (MdR1) dans les populations françaises d'*O. yallundae*Distribution of multidrug resistance in French populations of *O. yallundae*

Années	Nombre d'échantillons	% échantillons avec multirésistance (MdR1)	Départements concernés
2001	25	8	27, 62
2002	52	8	08, 51, 62
2003	50	18	17, 21, 27, 91, 62
2004	54	6	51, 76, 78
2005	37	8	78, 80