

Effet de différentes populations du phylloxéra (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch) du sud de la France, sur l'expression de la résistance des porte-greffes de vigne 41 B et Aramon x *Rupestris* Ganzin No. 9

par

R. MARTINEZ-PENICHE

Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Química, División de Estudios de Posgrado, Centro Universitario, Querétaro, Mexico

Résumé : L'objectif de cette recherche a été de déterminer si le phylloxéra de la vigne peut développer en France des biotypes plus agressifs le rendant capable de surmonter la résistance de certain porte-greffes. Neuf populations de phylloxéra ont été collectées sur différentes variétés et en différents endroits et étudiées sur des racines isolées en survie des porte-greffes 41 B et Aramon x *Rupestris* Ganzin n° 9 (AxR n° 9). Les populations Quissac et Frontignan se développent beaucoup mieux sur 41 B que sur AxR n° 9; par contre, les populations Flès, Pouzol et Castelnau, très agressives sur AxR n° 9, le sont beaucoup moins sur 41 B. Finalement, les quatre populations issues de l'Arnel, sont peu performantes sur 41 B et pratiquement inoffensives sur AxR n° 9. Les résultats obtenus sont compatibles avec le concept d'une adaptation basée sur l'hôte. Le polymorphisme génétique mis en évidence par les bioessais sur racines isolées a été confirmé par la technique RAPD.

Effect of different phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch) populations from South France, upon resistance expression of rootstocks 41 B and Aramon x *Rupestris* Ganzin No. 9

Summary : To determine if grape phylloxera is able to develop more aggressive biotypes which overcome the resistance of some rootstocks in France, 9 phylloxera populations were collected on different varieties and locations and studied on excised root fragments of the rootstock varieties 41 B and Aramon x *Rupestris* Ganzin n° 9 (AxR n° 9). Populations from Quissac and Frontignan developed much better on 41 B than on AxR n° 9; in contrast, populations from Flès, Pouzol and Castelnau, very aggressive on AxR n° 9, were much less effective on 41 B. Finally, the 4 populations from Arnel were ineffective on 41 B and inoffensive on AxR n° 9. The data obtained are consistent with the concept that these biotypes are host-based races. Genetic polymorphism disclosed by bioassays on excised roots was corroborated by DNA analysis (RAPD).

Key words : Grape phylloxera, biotypes, resistance, rootstock, molecular markers, RAPD.

Introduction

Le phylloxéra (*Daktulosphaira vitifoliae* Fitch), ce minuscule puceron qui a ravagé une partie du vignoble californien (BOUBALS 1990), avait déjà détruit la quasi totalité des vignes européennes à la fin du siècle dernier, provoquant un désastre économique et humain sans précédent. Le greffage des cépages européens sur des porte-greffes américains résistants à l'insecte avait permis la reconstitution du vignoble. La soudaine réapparition du parasite en Californie dans les années 1980 et son développement inexorable dans un vignoble pourtant greffé est à l'origine d'une discussion entre chercheurs européens et californiens. Pour les premiers, la catastrophe n'est que la conséquence logique de l'utilisation d'un porte-greffe insuffisamment résistant, l'Aramon x *Rupestris* Ganzin n° 1 (AxR n° 1), qui fut malencontreusement recommandé et largement diffusé à partir des années 1950, malgré de multiples avertissements. Car il était connu depuis le début du siècle en Europe (RAVAZ 1902) et depuis 30 ans en Afrique du Sud

(PEROLD 1927) que l'AxR n° 1 était insuffisamment résistant au phylloxéra. Pour les seconds, la responsabilité du désastre n'est pas imputable au porte-greffe, mais au parasite lui-même, qui a réussi à s'adapter et à surmonter la résistance de l'hôte. A l'appui de cette thèse, des expériences et des observations effectuées dans d'autres parties du monde (PEROLD 1932; STEVENSON 1970; DE KLERK 1976; STRAPAZZON et GIROLAMI 1983; KING et RILLING 1985, 1991; GRANETT *et al.* 1985; WILLIAMS et SHAMBOUGH 1987; SONG et GRANETT 1990; FERGUSSON et DENNEHY 1991) ont montré que le phylloxéra était susceptible d'évoluer et de développer ce que l'on appelle des souches, des races ou des biotypes, s'adaptant à des conditions géographiques bien précises ou à des porte-greffes à résistance limitée.

En outre, les résultats souvent contradictoires trouvés dans la littérature, concernant la résistance pratique de certains porte-greffes à résistance modérée, particulièrement des hybrides *V. vinifera* x *V. Rupestris* et *V. vinifera* x *V. berlandieri* laissent supposer effectivement un effet du phylloxéra sur l'expression de la résistance du porte-greffe.

La principale faiblesse de cette argumentation réside dans le fait qu'en Europe, aucun phénomène similaire de disparition de la résistance n'a été observé depuis plus d'un siècle, même si certains dépérissements de vignes greffées sur 41 B (Chasselas x *V. berlandieri*) observés de temps en temps, mais très localisés (RAVAZ 1902; BRANAS 1963), pouvaient être effectivement attribués à des attaques aggravées de phylloxéra.

Il fallait donc savoir si cet affaiblissement de la résistance de l'AxR n°1 en Californie dû au phylloxéra qui avait été capable d'évoluer vers des biotypes plus agressifs pourrait se répéter en France car, si cela est le cas, les critères d'utilisation de certains porte-greffes ainsi que les tests de résistance pratiqués jusqu'à présent pour l'obtention de nouveaux porte-greffes devraient être revus et éventuellement modifiés.

En conséquence, tous les faits et les interrogations précédemment énoncés nous ont amené à conduire des travaux en vue de voir si le phylloxéra de la vigne est capable d'évoluer en France et de développer des biotypes plus agressifs capables de provoquer, dans certaines conditions bien particulières, des dépérissements sur des porte-greffes dont la résistance est modérée et d'essayer de confirmer cette variabilité génétique, pour autant qu'elle existe, au moyen de méthodes de marquage moléculaire.

Matériel et Méthodes

Le présent travail a été effectué à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier (Hérault, France), au sein de l'Unité de Formation et de Recherche de Viticulture et au domaine du Chapitre à Villeneuve les Maguelone (INRA) (Hérault).

Matériel végétal utilisé : Des racines de variétés porte-greffe 41 B [clones (cl.) INRA 85 et 195] et Aramon x *V. rupestris* Ganzin N° 9 [clone INRA 8135 et somaclones (Scl.) 14-4 et 14-5], ainsi que de *Vitis vinifera* (cv. Valencia, matériel de collection; Grenache, clone INRA 70 et Carignan, clone INRA 171), ont été utilisés.

L'Aramon x *V. Rupestris* Ganzin N° 9 (AxR n° 9) est issue du même croisement qui a permis d'obtenir l'AxR n° 1, mais a été produit à partir d'un pépin différent. Les niveaux de résistance au phylloxéra des deux porte-greffes sont assez comparables (BOUBALS 1966).

Les populations de phylloxéra : Les populations de phylloxéra utilisées au cours de l'étude ont été constituées à partir d'individus prélevés en différentes localités du sud de la France, aux environs de la ville de Montpellier (Hérault), et sur diverses variétés de vigne. Elles ont été désignées par leur lieu de prélèvement (Tab. 1).

Essais d'évaluation de la sensibilité au phylloxéra au laboratoire : Pour les expériences réalisées au laboratoire sur racines en survie, on a adapté les techniques développées par GRANETT *et al.* (1983). Tous les essais de contamination ont été effectués dans une chambre à l'obscurité, climatisée et réglée à 24 °C. Les boîtes de Petri ont été placées à l'intérieur de deux cuves étanches recouvertes de plastique qui ont été aménagées à

l'intérieur de la chambre d'élevage, ce qui a permis d'obtenir une hygrométrie de 93 % à l'intérieur de celles-ci, grâce à l'ouverture de fenêtres dans le film plastique recouvrant les cuves. Pour l'entretien des populations du phylloxéra, des racines des variétés sensibles de *V. vinifera* placées dans les boîtes de Petri ont été inoculées avec des oeufs d'hibernants, de radicales, de fondatrices gallicoles ou de néogallicoles-gallicoles, selon l'origine des populations mises en élevage, et multipliées pendant au moins quatre générations.

Les méthodes utilisées consistent aux bioessais à 45 et à 25 jours, et correspondent à des adaptations de celles proposées par GRANETT *et al.* (1985, 1992). Les boîtes de Petri contenant les racines inoculées ont été placées en chambre de culture et entretenues pendant une période variable selon le type d'essai. Dix essais ont été réalisés (Tab. 2).

Analyse de l'ADN par RAPD : La technique d'extraction d'ADN du phylloxéra est adaptée de BARRAL *et al.* (1993). Cinq femelles prélevées au hasard sur 4 populations phylloxériques (Quissac, Pouzol, Flès et Arnel₁) et deux répétitions ont été utilisées.

L'électrophorèse de l'ADN a été effectuée sur un gel d'agarose (0,8 ou 2,0 %) dans un tampon TBE (0,045 Tris-Borate + 0,001 M EDTA). La préparation du gel et la coloration ont été effectuées comme indiqué par SAMBROOK *et al.* (1989).

L'ADN a été dosé sur un gel d'agarose (0,8 % dans une solution de TBE) par comparaison de l'intensité de la bande à l'intensité de bandes d'ADN en quantité connue, après coloration du gel au bromure d'ethydidium (BET).

L'amplification d'ADN par RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) a été effectuée après modification de la méthode de BARRAL *et al.* (1993). De 2-5 µl de la solution d'ADN (1-2 ng d'ADN·µl⁻¹) ont été utilisés pour l'amplification avec les oligonucléotides opA-2 et opA-4 (Operon, Inc, USA). Le produit d'amplification a été analysé par électrophorèse sur gel d'agarose à 2 % après avoir été coloré au BET. Finalement, le gel a été révélé et photographié en lumière ultraviolette. La taille des bandes amplifiées est calculée par référence à un marqueur de taille connue (1 kb ladder, BRL).

Analyses statistiques : Des méthodes d'analyse statistique avec des dispositifs expérimentaux classiques ont été utilisées pour les essais à 25 jours. La disposition des boîtes de Petri dans la chambre de culture a été réalisée au hasard. L'analyse de variance de Fisher et le test des moyennes "t" de Student ont été appliqués pour mettre en évidence la signification de la variation statistique des facteurs d'étude et des traitements (DE LA LOMA 1966).

Résultats

Etude de la sensibilité au phylloxéra :
1. Variété porte-greffe 41 B

Bioessais à 45 jours : Le premier test à 45 jours effectué avec quatre populations de référence (Tab. 3) montre que la population Quissac apparaît comme étant la plus

Tableau 1

Origine des populations de phylloxéra utilisées

Origin of phylloxera populations used

N°	Population	Origine
1	QUISSAC	A partir d'hibernants trouvés sur les racines d'une vigne mère de 41 B établie à Quissac (Gard).
2	FRONTIGNAN	A partir d'hibernants trouvés sur les racines d'une vigne de Muscat à petits grains greffée sur 41 B à Frontignan (Hérault).
3	POUZOL	A partir d'hibernants trouvés sur les racines de plants de semis de la descendance VR 5 utilisés comme témoins dans un essai de sensibilité au Phylloxéra, établi dans la parcelle le Pouzol du domaine du Chapitre, à proximité immédiate d'une collection de cépages greffés sur SO4, et sur un sol ayant préalablement porté une pépinière de plants de semis de <i>V. vinifera</i> , cultivés sur leurs propres racines et s'étant révélés à l'arrachage fortement attaqués par le phylloxéra.
4	FLES	A partir de gallicoles fondatrices isolées de galles foliaires prélevées dans une vigne mère de <i>Rupestris</i> du Lot (matériel d'origine somaclonale) établie dans la parcelle le Flès du domaine du Chapitre.
5	CASTELNAU	A partir de gallicoles isolées de galles foliaires prélevées sur une vigne d'Aramon greffée sur SO4, <i>Rupestris</i> du Lot et 99 Richter, et établie sur la commune de Castelnaud-le-Lez (Hérault).
6	ARNEL ₁	A partir de gallicoles isolés de galles foliaires prélevées sur une vigne mère de Fercal établie dans la parcelle l'Arnel au domaine du Chapitre (Hérault).
7	ARNEL ₂	A partir de radicoles trouvés sur les racines des vignes mères de Fercal de la parcelle précédente.
8	ARNEL ₃	A partir d'hibernants trouvés sur les racines de plants de semis (VR 5) issus de 5 générations de rétrocroisement, par <i>V. vinifera</i> , d'un hybride <i>V. vinifera</i> x <i>V. rotundifolia</i> . Ces plants étaient utilisés comme témoins dans un essai de sensibilité au Phylloxéra, établi à proximité immédiate de la vigne mère de Fercal de la parcelle précédente.
9	ARNEL ₄	A partir d'un seul hibernant trouvé sur les racines d'une plante de Fercal provenant de l'essai de sensibilité au phylloxéra précédemment mentionné.

Tableau 2

Sommaire des essais

Summary of assays

N°	Porte greffe	Type de bioessai	Populations de phylloxéra concernées
1	41 B	Bioessai à 45 jours	Quissac, Pouzol, Flès, Arnel ₃
2	41 B	Bioessai à 45 jours	Quissac, Frontignan
3	41 B	Bioessai à 25 jours	Quissac, Pouzol, Flès, Arnel ₃
4	41 B	Bioessai à 25 jours	Quissac, Frontignan, Pouzol
5	41 B	Bioessai à 25 jours	Quissac, Pouzol, Flès, Castelnaud, Frontignan, Arnel ₁ , Arnel ₂ , Arnel ₃ , Arnel ₄
6	AxR n° 9	Bioessai à 45 jours	Quissac, Pouzol, Flès, Arnel ₂ , Arnel ₃
7	AxR n° 9	Bioessai à 25 jours	Quissac, Pouzol, Flès, Arnel ₂ , Arnel ₃
8	AxR n° 9	Bioessai à 25 jours	Flès, Castelnaud, Arnel ₁ , Arnel ₃ , Arnel ₄
9	AxR n° 9	Bioessai à 25 jours	Quissac, Frontignan, Pouzol
10	AxR n° 9	Bioessai à 25 jours	Quissac, Frontignan, Pouzol, Flès, Castelnaud, Arnel ₁ , Arnel ₂ , Arnel ₃ , Arnel ₄

Tableau 3

Résultats des tests à 45 jours effectués sur racines de 41 B (cl. 195) avec 4 populations de phylloxéra
Results of 45-d-tests carried out with roots of 41 B (cl. 195) and 4 phylloxera populations

Variété	φ	n	A	D	F	EMI
41 B cl. 195	Quissac	440	18,6	36,7	4,53	6,99
	Pouzol	160	9,4	39,5	3,31	1,71
	Flès	120	9,2	42,0	1,50	0,41
	Arnel ₃	160	2,5	44,8	3,33	0,02
<i>Vitis vinifera</i> cv. Valencia	Quissac	40	50,0	30,7	3,42	24,45
	Flès	40	65,0	29,7	4,67	46,44

φ	= Population de phylloxéra	Phylloxera population
n	= Nombre d'oeufs (10 par racine inoculée)	Egg number (ten per inoculated root)
A	= % Survie (N° de femelles sur troncs racinaires par rapport au nombre d'oeufs)	% of survey (N° of the females on roots in relation to egg number)
D	= Temps de développement (en jours),	Development time (in d)
F	= Fécondité moyenne (nombre d'oeufs/femelle/jour)	Fecundity (eggs/female/d)
EMI	= Index de multiplication d'oeufs = $1/n \sum [A_i/100 \times (45-D_j) \times F_j]$, où "n" est le nombre de racines inoculées ou de tests réalisées	Egg multiplication index = $1/n \sum [A_i/100 \times (45-D_j) \times F_j]$, where "n" is the number of inoculated roots or accomplished tests

performante pour tous les paramètres mesurés (EMI = 6,99). Les populations Pouzol et Flès semblent très comparables, du moins en ce qui concerne le pourcentage de survie et le temps de développement, même si leurs valeurs d'EMI sont différents (1,71 et 0,41, respectivement). Enfin, la population Arnel₃ se montre beaucoup moins agressive que les précédentes (EMI = 0,02). Sur les racines témoins utilisées au cours de cet essai (*V. vinifera* cv. Valencia), les populations Quissac et Flès manifestent une bonne aptitude à se reproduire, avec une supériorité assez nette pour la population Flès.

Un deuxième essai à 45 jours a consisté à comparer deux populations de phylloxéra prélevées sur des racines du même porte-greffe 41 B, mais dans deux localités géographiques distinctes (Quissac et Frontignan). Le test a été effectué sur

les racines de deux clones de 41 B (cl. 195 et cl. 85). Les résultats présentés dans le Tab. 4 montrent que la population de Quissac apparaît nettement plus agressive que celle de Frontignan sur le cl. 85, mais pas sur le cl. 195. En ce qui concerne les valeurs de l'Index de multiplication d'oeufs (EMI) calculées pour la population Quissac sur les deux clones de 41 B testés (16,8 et 18,2), on les trouve nettement plus élevées que celles calculées au cours des tests précédents (6,99).

Bi o e s s a i s à 2 5 j o u r s : Les résultats du premier test à 25 jours effectué sur les racines de 41 B cl. 195 avec les quatre populations de référence renforcent la conviction que la population de Quissac possède effectivement un pouvoir de colonisation supérieur à celui des autres populations

Tableau 4

Résultats de tests à 45 jours effectués sur les racines de deux clones de 41 B avec deux populations de phylloxéra, isolées à partir de racines de 41 B

Results of 45-d-tests carried out with roots of two 41 B clones and two phylloxera populations isolated from 41 B roots

Variété	φ	n	A	D	F	EMI
41 B cl. 85	Quissac	80	16,3	28,9	7,4	18,2
	Frontignan	80	6,3	34,8	5,2	3,3
	Ensemble	160	11,3	31,8	6,3	10,7
41 B cl. 195	Quissac	80	30,0	32,8	4,6	16,8
	Frontignan	80	23,8	33,4	6,1	16,9
	Ensemble	160	26,9	33,1	5,4	16,9
Ensemble cl. 195 et 85	Quissac	160	23,1	31,4	5,6	17,6
	Frontignan	160	15,0	33,7	6,0	10,2

Pour les détails: Tableau 3

For details: Table 3

(Tab. 5). Le classement des quatre populations sur la base du stade moyen (StM), a une bonne concordance avec le classement obtenu dans le test à 45 jours, sur la base de l'EMI. Un autre test à 25 jours effectué sur les racines des deux clones avec les populations Quissac, Frontignan et Pouzol fait également apparaître cette sensibilité accrue du cl. 195 sur le cl. 85 (Tab. 6). En revanche, cet essai ne met plus en évidence la supériorité de la population Quissac sur celle de Frontignan. Ces deux populations apparaissent beaucoup plus performantes que la population Pouzol.

Le dernier test à 25 jours effectué sur les racines du 41 B cl. 195 avec les 9 populations de phylloxéra, confirme que la population Frontignan est tout à fait comparable à celle de

Quissac (Tab. 7). Ces deux populations semblent capables de coloniser de manière assez similaire les racines de 41 B et de Grenache cl. 70, avec toutefois un retard de développement assez net sur 41 B si on compare la somme des stades avec le nombre de femelles fixées sur troncs racinaires. Les autres populations manifestent de grandes difficultés à survivre et à coloniser les racines de 41 B, alors qu'elles se développent de manière satisfaisante et assez comparable sur les racines de Grenache, à l'exception des populations Arnel₁, Arnel₂ et Castelnau qui présentent des valeurs de sommes de stades et de StM relativement faibles.

Toutefois, si on compare le comportement des populations Quissac et Frontignan sur racines de 41 B à celui de

Tableau 5

Résultats de tests à 25 jours effectués sur racines de 41 B (cl. 195), avec 4 populations de phylloxéra
Results of 25-d-tests carried out with 41 B roots (cl. 195) and 4 phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
41 B cl. 195	Quissac	280	469 a	1,74	51	19,0	11	3,9
	Pouzol	280	194 b	0,72	20	7,4	11	3,9
	Flès	280	136 b	0,50	3	1,1	8	2,9
	Arnel ₃	280	106 b	0,41	10	3,9	22	7,9
Témoin <i>Vitis vinifera</i> cv: Grenache; cl. 70	Quissac	80	291	4,16	52	74,3	10	12,5
	Pouzol	120	177	1,54	23	20,3	5	4,2
	Flès	80	327	4,13	58	73,4	1	1,3
	Arnel ₃	80	215	2,76	32	41,0	2	2,5

Différences significatives à t = 0,01

n = Nombre d'oeufs (10 par racine inoculée)

ΣSt = Somme des stades sur troncs racinaires

StM = Stade moyen sur troncs racinaires ($x = \Sigma St / n - F_{r+c}$)

F_R = Nombre de femelles sur troncs racinaires

F_{r+c} = Nombre de femelles sur radicelles ou cals

% = Pourcentage de femelles par rapport au nombre d'oeufs

Significant differences at t = 0.01

Egg's number (ten per inoculated root)

Sum of instars on roots

Average instar on roots ($x = \Sigma St / n - F_{r+c}$)

Number of females on roots

Number of females on rootlets or callus

Percent of females in relation to egg number

Tableau 6

Résultats de tests à 25 jours effectués sur les racines de deux clones de 41 B avec trois populations de phylloxéra

Results of 25-d-tests carried out with the roots of two 41 B clones and three phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
41 B cl. 195	Frontignan	160	287 a	1,82	26	16,5	2	1,2
	Quissac	160	213 a	1,37	24	15,4	4	2,3
	Pouzol	160	26 b	0,17	0	0,0	3	1,9
41 B cl. 85	Frontignan	160	182 a	1,20	20	13,2	8	5,0
	Quissac	160	156 a	1,06	23	15,6	13	8,1
	Pouzol	160	14 b	0,09	1	1,3	4	2,3
Ensemble cl. 195 et 85	Frontignan	320	469 a	1,51	46	14,8	10	3,1
	Quissac	320	369 a	1,22	47	15,5	17	5,3
	Pouzol	320	40 b	0,13	1	0,3	7	2,2
Témoin <i>V. vinifera</i> , Carignan 171	Frontignan	80	316	3,95	61	76,3	0	0,0
	Quissac	80	274	3,47	51	64,6	1	1,2
	Pouzol	80	272	3,40	53	66,3	0	0,0

Pour les détails: Tableau 5

For details: Table 5

Tableau 7

Résultats de tests à 25 jours sur les racines de 41 B (cl. 195) avec neuf populations de phylloxéra
Results of 25-d-tests with roots of 41 B (cl. 195) and nine phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
41 B cl. 195	Quissac	80	132 a	1,69	15	19,2	2	2,5
	Frontignan	80	161 a	2,01	18	22,5	0	0,0
	Pouzol	80	23 c d	0,33	1	1,4	11	13,8
	Flès	80	72 b	0,91	6	7,6	1	1,3
	Castelnau	80	37 c	0,54	0	0,0	11	13,8
	Arnel ₁	80	50 b c	0,70	1	1,4	9	11,1
	Arnel ₂	80	49 b c	0,62	2	2,5	1	1,3
	Arnel ₃	80	12 d	0,20	0	0,0	20	25,0
	Arnel ₄	80	22 c d	0,29	3	3,9	3	3,8
Témoin <i>Vitis vinifera</i> , cv. Grenache, cl. 70	Quissac	80	214	2,71	34	43,0	1	1,3
	Frontignan	80	176	2,29	26	33,8	3	3,8
	Pouzol	80	127	1,61	19	24,1	1	1,3
	Flès	80	146	1,87	17	21,8	2	2,5
	Castelnau	80	72	0,90	8	10,0	0	0,0
	Arnel ₁	80	17	0,23	1	1,3	5	6,3
	Arnel ₂	80	9	0,12	0	0,0	3	3,8
	Arnel ₃	80	116	1,47	16	20,3	1	1,3
	Arnel ₄	80	193	2,41	29	36,3	0	0,0

Pour les détails: Tableau 3 For details: Table 3

ces populations sur racines de Carignan cl. 171 (Tab. 6), les différences des StM sont beaucoup plus marquées, ce qui peut d'ailleurs s'interpréter comme une plus grande sensibilité de la variété Carignan au phylloxéra.

Finalement, on constate que les valeurs des StM calculés sur les racines du 41 B inoculées par la population Quissac au cours des différents tests réalisés, apparaissent très stables (de 1,22 à 1,74) et sont toujours supérieures à celles calculées sur les racines de 41 B inoculées par les autres populations (0,13 à 0,91).

2. Variété porte-greffe Aramon x *Rupes- ris* Ganzin Numéro 9

Bioessais à 45 jours: Le premier essai réalisé sur les racines de la variété AxR n° 9 (cl. 8135) et de deux somaclones dérivés (Scl. 14-4 et Scl. 14-5), avec 5 populations de phylloxéra (Quissac, Flès, Pouzol, Arnel₂ et Arnel₃), indique que les populations Flès et Pouzol montrent une réaction très similaire, correspondant au comportement qu'on pouvait attendre sur variétés sensibles ou insuffisamment résistantes (valeurs d'EMI de 27,4 et 19,4 respectivement) et qui traduit une grande capacité de ces populations de phylloxéra à se reproduire sur l'AxR n° 9; il n'en est pas de même pour les populations Quissac, Arnel₂ et Arnel₃, qui se caractérisent par des taux de survie et des EMI pratiquement nuls (Tab. 8).

Bioessais à 25 jours: Comme on pouvait s'y attendre, les résultats des observations faites à 25 jours reflètent parfaitement la situation constatée à 45 jours, à sa-

voir l'impossibilité des populations Quissac et Arnel 2 et 3 à coloniser les racines de l'AxR n° 9, quelle que soit l'origine du matériel, clonal ou somaclonal (Tab. 9).

Si on compare ces résultats avec ceux obtenus par plusieurs populations phylloxériques sur 41 B (Tab. 5), on observe que les populations Flès et Pouzol, très agressives sur AxR n° 9 (StM = 1,37 et 1,12 respectivement), le sont beaucoup moins sur 41 B (StM = 0,50 et 0,72 respectivement); par contre, la population Quissac se comporte de la façon inverse puisque le StM obtenu sur 41 B est de 1,74, par rapport à 0,10 obtenu dans cet essai. Finalement, la population Arnel₃ se montre pratiquement inoffensive sur AxR n° 9 (StM = 0) et un peu moins sur 41 B (StM = 0,41).

Les résultats d'un deuxième test à 25 jours, effectué avec 5 populations de phylloxéra, dont deux (Flès et Arnel₃) avaient été utilisées au cours du test précédent (Tab. 10), confirment que la population Flès présente un comportement tout à fait comparable à celui observé au cours du test précédent, et la population Arnel₃ confirme son incapacité à coloniser les racines de de l'AxR n° 9. Cette incapacité se retrouve chez les populations Arnel₁ et Arnel₄, qu'on peut considérer comme très voisines des populations Arnel₂ et Arnel₃ utilisées au cours du test précédent. D'autre part, il est intéressant de constater que la population Castelnau, testée pour la première fois, montre une aptitude à coloniser les racines d'AxR n° 9 tout à fait comparable à celle des populations Flès et Pouzol.

Un troisième test à 25 jours fait sur les racines du Scl. 14-5 avec les populations Pouzol, Quissac et Frontignan, confirme un StM sensiblement plus élevé pour la population

Tableau 8

Résultats de tests à 45 jours effectués sur la variété AxR n° 9 (clones, somaclones et répétitions confondues) avec cinq populations de phylloxéra

Results of 45-d-tests carried out with AxR n° 9 (clones, somaclones and repetitions included) and five phylloxera populations

Variété	φ	n	A	D	F	EMI
AxR n° 9	Flès	480	27,9	26,5	5,3	27,4
cl. 8135,	Pouzol	480	21,7	27,5	5,1	19,4
Scl. 14-4	Quissac	480	1,0	34,4	1,1	0,1
et 14-5	Arnel ₂	480	0	-	-	0
	Arnel ₃	480	0	-	-	0

Pour les détails: Tableau 3

For details: Table 3

Tableau 9

Résultats de tests à 25 jours effectués sur la variété AxR n° 9 (clone, somaclones et répétitions confondus) avec cinq populations de phylloxéra

Results of 25-d-tests carried out with AxR n° 9 (clone; somaclones and repetitions included) and five phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
AxR n° 9	Flès	480	650 a	1,37	87	18,1	6	1,3
cl. 8135,	Pouzol	480	515 a	1,12	71	14,7	23	4,8
Scl. 14-4	Quissac	480	43 b	0,10	0	0,0	3	0,6
et 14-5	Arnel ₂	480	0 b	0	0	0,0	1	0,2
	Arnel ₃	480	0 b	0	0	0,0	1	0,2
Témoin	Flès	80	327	4,18	58	73,4	1	1,3
<i>V. vinifera</i> ,	Pouzol	120	177	1,54	23	20,0	5	4,2
cv. Grenache,	Quissac	80	291	4,16	52	74,3	10	12,5
cl. 70	Arnel ₂	80	61	0,79	7	9,1	3	3,8
	Arnel ₃	80	215	2,76	32	41,0	2	2,5

Différences significatives à t = 0,01
Pour les détails: Tableau 5

Significant differences at t = 0.01
For details: Table 5

Tableau 10

Résultats de tests à 25 jours effectués sur la variété AxR n° 9 (clone et somaclones 14-4 et 14-5 confondus) avec cinq populations de phylloxéra

Results of 25-d-tests carried out with AxR n° 9 (clone and somaclones 14-4 and 14-5 included) and five phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
AxR n° 9	Flès	120	199 a	1,67	22	18,5	1	0,0
cl. 8135,	Castelnau	120	164 a	1,37	21	17,5	0	0,0
Scl. 14-4	Arnel ₁	120	2 b	0,02	0	0,0	0	0,0
et 14-5	Arnel ₃	120	1 b	0,01	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₄	120	0 b	0	0	0,0	0	0,0

Différences significatives à t = 0,01
Pour les détails: Tableau 5

Significant differences at t = 0.01
For details: Table 5

Pouzol (Tab. 11). La population Frontignan se révèle incapable de coloniser les racines de l'AxR n° 9, et la population Quissac montre une très légère aptitude à coloniser les racines (StM = 0,43). Il est remarquable de constater que le comportement des populations Pouzol, Quissac et Frontignan sur AxR n° 9 Scl. 14-5 est exactement l'inverse de leur comportement sur 41 B (Tab. 6).

Enfin, un dernier test effectué avec les 9 populations de phylloxéra disponibles, sur des racines d'AxR n° 9 Scl. 14-4 (Tab. 12), confirme que les populations Flès, Pouzol et Castelnau apparaissent comme très agressives, les StM observés sur racines d'AxR n° 9 étant supérieures à celles observées sur les racines témoins *V. vinifera* cv. Grenache (Tab. 7).

La population Quissac manifeste une certaine aptitude à se développer sur les racines du Scl. 14-4 d'AxR n° 9, les StM observées au cours de ce dernier test sont d'ailleurs très supérieures (1,40 et 1,60) à celles observées au cours des tests précédents (0,10 et 0,43), ce qui pourrait s'expliquer par une amélioration de la technique.

Essai de la caractérisation moléculaire de la variabilité du phylloxéra: L'ADN des deux échantillons de chacune des quatre populations testées a été amplifié dans les conditions définies précédemment avec les oligonucléotides opA-2 et opA-4. De nombreuses bandes d'intensité différente sont apparues (Figure).

Pour l'oligonucléotide opA-4, les bandes issues de l'amplification d'une des répétitions de la population Flès sont moins intenses, ce qui est probablement le résultat d'une mauvaise amplification. La comparaison des deux répétitions pour les deux oligonucléotides montre une bonne reproductibilité pour la grande majorité des bandes. Seule la bande opA-2 600 pour la population Quissac et opA-2 800 pour la population Pouzol ne sont pas reproduites (indiquées par une étoile sur la Figure, A). De telles bandes ne doivent pas être prises en considération dans la suite de l'analyse.

Les populations Pouzol et Flès présentent des profils très proches pour les deux oligonucléotides; seule la bande opA-4 1000 (indiquée par une double étoile blanche) permet de les différencier de façon nette. Les populations Quissac et Pouzol présentent par contre 14 bandes permettant de les différencier (indiquées par des triangles pleins ou creux). De la même façon, les 10 bandes permettant de différencier les populations Quissac et Arnel₁ sont indiquées par des ronds pleins ou ouverts. Enfin 6 bandes (indiquées par des carrés pleins et creux sur la Figure) permettent de différencier les populations Pouzol et Arnel₁.

Discussion et Conclusions

Le premier test à 45 jours réalisé sur 41 B montre que les valeurs des EMI calculées pour les populations Flès et Quissac sur *V. vinifera* cv. Valencia (respectivement 46,4 et 24,5) (Tab. 3) sont très comparables aux valeurs des EMI calculées par DE BENEDICTIS et GRANETT (1992) sur des racines de Cabernet-Sauvignon inoculées avec les biotypes A et B du phylloxéra californien (59,6 et 49,6).

La population Quissac, qui dans le premier essai à 45 jours s'était avérée plus agressive sur 41 B que les populations Pouzol, Flès et Arnel₃, manifeste au deuxième essai, de la même façon que la population Frontignan, des valeurs d'EMI nettement plus élevées, ce qui correspond très probablement à un perfectionnement de la technique et à l'utilisation de racines de meilleure qualité. Mais, si on compare ces valeurs aux valeurs d'EMI calculées par GRANETT *et al.* (1992) et DE BENEDICTIS et GRANETT (1992) sur racines d'AxR n° 1 inoculées par le biotype B Californien (39 à 47), on ne peut encore pas parler de disparition de la résistance du 41 B. Néanmoins, si on compare ces valeurs aux valeurs calculées par DE BENEDICTIS et GRANETT (1993) sur racines de

Tableau 11

Résultats de tests à 25 jours effectués sur la variété AxR n° 9 (somaclone 14-5) avec trois populations de phylloxéra
Results of 25-d-tests carried out with AxR n° 9 (somaclone 14-5) and three phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	Δ	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
AxR n° 9	Pouzol (a)	40	76		1,95	13	33,3	1	1,3
somaclone 14-5	Pouzol (b)	40	84	a	2,10	11	27,5	0	0,0
	Pouzol (c)	40	84		2,10	13	27,5	0	0,0
	Quissac (a)	40	7		0,18	0	0,0	0	0,0
	Quissac (b)	40	23	b	0,58	3	7,5	0	0,0
	Quissac (c)	40	21		0,53	0	0,0	0	0,0
	Frontignan (a)	40	0		0	0	0,0	0	0,0
	Frontignan (b)	40	0	c	0	0	0,0	0	0,0
	Frontignan (c)	40	0		0	0	0,0	0	0,0
	Témoin	Pouzol	80	254		3,2	50	63,3	1
<i>V. vinifera</i> ,	Quissac	80	323		4,1	60	75,9	1	0,8
Carignan cl. 171	Frontignan	80	341		4,3	61	77,2	1	0,8

Δ = Séparation des moyennes
Différences significatives à t = 0,01
(a), (b) et (c) = répétitions du test
Pour les détails: Tableau 5

Mean test
Significant differences at t = 0.01
(a), (b) and (c) = repetitions of the test
For details: Table 5

Tableau 12

Résultats de tests à 25 jours effectués sur la variété AxR n° 9 (somaclone 14-4) avec neuf populations de phylloxéra
 Results of 25-d-tests carried out with AxR n° 9 (somaclone 14-4) and nine phylloxera populations

Variété	φ	n	ΣSt	Δ	StM	F _R	%	F _{r+c}	%
AxR n° 9 cl. 8135	Flès (a)	40	124	a	3,10	22	55,0	0	0,0
	Flès (b)	40	145		3,63	24	60,0	0	0,0
	Castelnau (a)	40	114	ab	2,85	15	37,5	0	0,0
	Castelnau (b)	40	106		2,65	15	37,5	0	0,0
	Pouzol (a)	40	73	bc	2,43	13	43,3	0	0,0
	Pouzol (b)	40	82		2,05	13	32,5	1	2,5
	Quissac (a)	40	56	c	1,40	8	20,0	2	5,0
	Quissac (b)	40	64		1,60	7	17,5	1	2,5
	Frontignan (a)	40	0	d	0	0	0,0	0	0,0
	Frontignan (b)	40	0		0	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₁ (a)	40	4	d	0,10	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₁ (b)	40	8		0,20	0	0,0	1	2,5
	Arnel ₂ (a)	40	0	d	0	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₂ (b)	40	0		0	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₃ (a)	40	0	d	0	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₃ (b)	40	17		0,43	1	2,5	0	0,0
	Arnel ₄ (a)	40	0	d	0	0	0,0	0	0,0
	Arnel ₄ (b)	40	0		0	0	0,0	0	0,0

Δ = Séparation des moyennes
 Différences significatives à t = 0,01
 (a) et (b) = répétitions du test
 Pour les détails: Tableau 5

Mean test
 Significant differences at t = 0.01
 (a) and (b) = repetitions of the test
 For details: Table 5

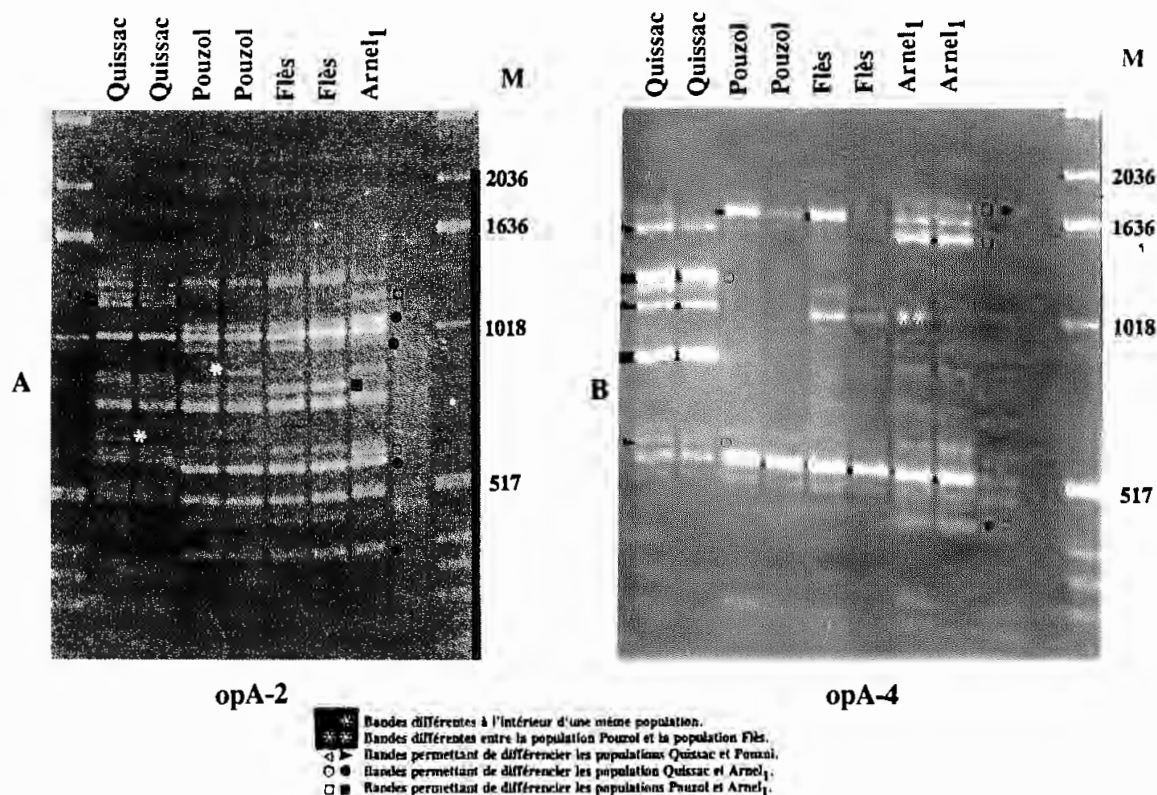


Figure: Polymorphisme entre 4 populations de phylloxéra révélé par RAPD pour deux oligonucléotides (opA-2 (A) et opA-4 (B)).
 Polymorphism between 4 phylloxera populations developed by RAPD for two oligonucleotids (opA-2 (A) and opA-4 (B)).

41 B avec les deux biotypes californiens (42,2 pour le biotype A et 13,7 pour le biotype B), on constate qu'elles sont inférieures par rapport au biotype A, mais qu'elles sont très similaires par rapport au biotype B. Il faut remarquer que DE BENEDICTIS et GRANETT considèrent le 41 B inoculé par le biotype A comme étant très sensible (classe V), tandis qu'ils le considèrent seulement sensible (classe IV) lorsqu'il est inoculé par le biotype B. De cette comparaison nous pourrions conclure que le 41 B est en France au moins aussi sensible qu'il l'est en Californie vis-à-vis du biotype B. Il faut cependant mentionner que la vigne sur laquelle on a isolé la population Frontignan, greffée sur 41 B et âgée de 30 ans, n'a jamais montré de symptômes de dépérissement dus à une attaque de phylloxéra.

Pour ce qui concerne les trois essais à 25 jours réalisés sur les racines du 41 B, les valeurs des StM calculées pour la population Quissac (de 1,22 à 1,74) et pour la population Frontignan (1,55 à 2,01), apparaissent supérieures à celles calculées sur les racines de 41 B inocuées par les autres populations (0,13 à 0,91). On peut les comparer aux valeurs obtenus par DE BENEDICTIS et GRANETT (1992) sur des racines d'AxR n° 1 inocuées par les biotypes A et B californiens (somme des stades divisée par le nombre d'oeufs inocués) et qui varient respectivement de 0,6 à 1,54 (biotype A) et de 1,67 à 3,67 (biotype B). Les conclusions que l'on peut tirer d'une telle comparaison sont sensiblement les mêmes que celles tirées des comparaisons entre essais à 45 jours menés en France et en Californie sur 41 B et AxR n° 1: le 41 B est plus résistant au phylloxéra en France que ne l'est l'AxR n° 1 en Californie. De même, on ne peut pas parler d'une rupture de la résistance du 41 B vis-à-vis des populations Quissac et Frontignan, mais de glissement accentué vers une plus grande sensibilité: Celle-ci se situerait à un niveau légèrement supérieur à celle de l'AxR n° 1 vis-à-vis du biotype A californien.

D'ailleurs, si on compare les valeurs des StM calculées sur les racines de 41 B inocuées par les phylloxéra de la population Quissac, avec les valeurs des StM calculés sur des racines de *V. vinifera* cv. Grenache et Carignan, au cours des essais réalisés, et qui varient de 1,40 à 4,16 avec une moyenne de 2,94 (Tableaux 3, 4, 5, 7 et 9), on constate effectivement que la sensibilité du 41 B vis-à-vis de la population Quissac est loin d'avoir atteint le niveau de sensibilité des variétés de *V. vinifera*. On peut remarquer que ces valeurs se rapprochent beaucoup de celles calculées par DE BENEDICTIS et GRANETT (1992) sur des racines d'AxR n° 1 inocuées par le biotype B, et qui varient de 1,67 à 3,67 avec une moyenne de 2,62. Dans le cas de l'AxR n° 1, il y a effectivement rupture de la résistance, de telles valeurs correspondant au comportement du phylloxéra sur *V. vinifera*. Il est également intéressant de souligner que dans les essais où on a utilisé *V. vinifera* comme témoin, le Carignan se montre beaucoup plus sensible que le Grenache. GRANETT *et al.* (1983) avaient déjà signalé des différences de sensibilité entre le Cabernet-Sauvignon et le Muscat d'Alexandrie, deux variétés d'origines très éloignées. Il est donc intéressant d'observer également des différences notables de sensibilité au phylloxéra entre des variétés d'origines relativement proches.

La mise en évidence de l'existence de populations de phylloxéra présentant différents degrés d'agressivité sur un même porte-greffe, en l'occurrence le 41 B, confirmerait l'hypothèse suggérée par BRANAS (1963) à propos des dépérissements observés sur 41 B en Charente, ainsi que les études réalisées par SONG et GRANETT (1990). Des différences d'agressivité des populations de phylloxéra sur 41 B ont été également constatées en Californie par DE BENEDICTIS et GRANETT (1993). Le fait que les phylloxéra de Quissac et de Frontignan, deux populations relativement éloignées géographiquement mais établies sur le même porte-greffe 41 B, montrent une capacité de survie et de reproduction plus élevée sur ce porte-greffe que l'ensemble des autres populations testées, est très certainement dû à une adaptation du puceron à son hôte.

Pour ce qui concerne les tests réalisés sur AxR n° 9, l'analyse des résultats met clairement en évidence un phénomène nouveau et effectivement très surprenant, à savoir la quasi impossibilité pour certaines populations de se multiplier sur ce porte-greffe. En effet, les valeurs d'EMI calculées dans l'essai à 45 jours pour les populations Flès et Pouzol (Tab. 8) sont nettement supérieures à celles des populations Quissac, Arnel₂ et Arnel₃, ainsi qu'à celles obtenues par DE BENEDICTIS et GRANETT (1992) et GRANETT *et al.* (1992) sur racines d'AxR n° 1 inocuées par le biotype A (EMI variant de 2 à 3), d'où on peut en tirer comme conclusions:

- Soit que l'AxR n° 9 est beaucoup plus sensible que l'AxR n° 1, ce qui n'est pas le cas. En effet, BOUBALS (1966) place ces deux porte-greffes dans la classe 2 (sensible).

- Soit que le biotype A californien est beaucoup moins agressif que les populations de phylloxéra françaises du type Flès ou Pouzol, ce qui paraît le plus probable, compte tenu des déboires actuels de l'AxR n° 1 dont l'utilisation avait été recommandée en Californie, alors que sa résistance avait été mise en doute en Europe et en Afrique du Sud.

Si on compare ces résultats avec ceux obtenus avec plusieurs populations phylloxériques sur 41 B (Tab. 3), on constate que la population Flès se montre beaucoup plus agressive sur AxR n° 9 (EMI = 27,4) que sur 41 B (EMI = 0,41). En revanche, la population Quissac, très agressive sur 41 B (EMI = 6,99), l'est beaucoup moins sur AxR n° 9 (EMI = 0,1). Enfin, la population Arnel₃ se montre pratiquement inoffensive sur les deux porte-greffes.

Cette supériorité des populations Flès et Pouzol sur les populations Quissac, Arnel₂ et Arnel₃ se confirme parfaitement dans le test à 25 jours correspondant (Tab. 9).

Dans les trois derniers essais à 25 jours réalisés sur AxR n° 9, les populations Flès, Castelnau et Pouzol montrent des StM qui varient de 1,37 à 3,63 (Tableaux 10-12). A titre de comparaison, DE BENEDICTIS et GRANETT (1992) observent sur racines d'AxR n° 1 des StM, comme nous l'avons considéré ($\Sigma St/n - F_{TTC}$), qui varient de 0,61 à 1,54 pour le biotype A et 1,67 à 3,67 pour le biotype B, ce qui montre un très grand parallélisme parmi les populations Flès, Castelnau et Pouzol avec le biotype B californien, dans la mesure où on puisse considérer ces deux porte-greffes comme étant très proches vu leur pedigree et de leur résistance phylloxérique. Les résultats obtenus avec l'AxR n° 9 présentent un intérêt consi-

dérable, même si ce porte-greffe n'est plus cultivé en France depuis longtemps. Ils confirment tout d'abord ce que l'on soupçonnait depuis le début du XX^e Siècle sur la résistance insuffisante au phylloxéra des Aramon x *V. Rupestris* Ganzin en général et de l'AxR n° 9 en particulier (RAVAZ 1902). Mais le plus important, c'est qu'ils permettent de confirmer ce qui a été mis en évidence au cours des essais sur 41 B, à savoir l'existence de populations de phylloxéra présentant une agressivité variée sur les racines de certains porte-greffes à résistance modérée ou insuffisante. Les résultats obtenus sur AxR n° 9 peuvent d'ailleurs se manifester sous la forme de "tout ou rien".

L'existence d'une variabilité aussi considérable entre populations de phylloxéra d'origine géographique très proche pourrait expliquer les résultats souvent contradictoires trouvés dans la littérature, et concernant la sensibilité au phylloxéra des hybrides Aramon x *V. Rupestris* Ganzin (GANZIN 1887 et 1900; MILLARDET 1897; RAVAZ 1902; RICHTER 1909; PEROLD 1927 et 1932; BOUBALS 1966). Elle conforte d'autre part l'hypothèse proposée par les chercheurs californiens pour expliquer le brutal effondrement de la résistance de l'AxR n° 1, à savoir l'apparition d'un biotype (biotype B) particulièrement agressif vis-à-vis de ce porte-greffe.

En outre, la dissémination de plusieurs biotypes particuliers, dans une région déterminée du Midi de la France, coïncide curieusement avec la théorie proposée par BÖRNER (cité par MARSHAL 1924) qui avait signalé l'existence de "races" de phylloxéra dans la France, fait qui fut réfuté par la communauté scientifique de l'époque. Nous considérons cependant, d'après les résultats de cette étude, que la théorie de BÖRNER, même si elle contient beaucoup d'imprécisions voire d'erreurs, étant donnée l'époque à laquelle elle a été formulée, était par essence correcte.

Le fait que les quatre populations Arnel, issues d'une vigne mère de Fercal (*V. vinifera* x *V. berlandieri*), montrent une totale incapacité à se développer sur racines d'AxR n° 9, et que les populations Quissac et Frontignan, qui manifestent un niveau élevé d'adaptation au 41 B, se comportent de manière peu ou pas agressive vis-à-vis de l'AxR n° 9, pourrait s'expliquer par une adaptation progressive aux gènes de résistance provenant de *V. berlandieri*, entraînant une perte totale d'agressivité vis-à-vis des gènes de résistance provenant de *V. Rupestris*. DE BENEDICTIS et GRANETT (1993) indiquent d'ailleurs que le biotype A californien, très agressif sur 41 B, se montre par contre peu agressif sur AxR n° 1.

Quant aux trois populations qui se sont montrées agressives sur AxR n° 9 (Flès, Pouzol et Castelnau), elles sont probablement très proches l'une de l'autre. Leur comportement vis-à-vis du 41 B n'est d'ailleurs pas fondamentalement différent.

Il est donc possible d'envisager une adaptation spécifique des populations de phylloxéra à des gènes de résistance de nature différente selon qu'ils proviennent de *V. Rupestris* ou de *V. berlandieri*. Des situations similaires décrites par BRIGGS (1965) chez le Puceron du framboisier (*Amphorophora idaei* Börner) permettent d'envisager l'existence, chez les pucerons, de relations gène pour gène, analogues à celles étudiées de manière extrêmement approfondi

par GALLUN (1955, 1978) et GALLUN et HATCHETT. (1969) sur la Mouche de Hesse (*Mayetiola destructor* Say).

Pour ce qui concerne les essais de caractérisation moléculaire de la variabilité du phylloxéra, les analyses par RAPD montrent des différences très nettes entre les populations Pouzol et Flès par rapport aux populations Quissac et Arnel, qui se montrent également différentes entre elles. Par contre, peu de différences nettes ont été observées entre ces deux premières populations, ce qui est compatible avec l'hypothèse développée à la suite des bioessais réalisés au laboratoire.

Cette variabilité génétique des populations du phylloxéra mise en évidence se traduit par une agressivité différentielle sur certains porte-greffes à résistance modérée (hybrides de *V. vinifera* x *V. Rupestris* ou de *V. vinifera* x *V. berlandieri*). En effet, nous avons pu identifier, au cours de divers tests, des populations qui peuvent être réparties dans trois groupes différents correspondant par définition à trois biotypes (EASTOP 1973): Un premier (populations Quissac et Frontignan), adapté au 41 B (*V. vinifera* x *V. berlandieri*), qui est pratiquement incapable d'endommager l'AxR n° 9 et se comporte de manière particulièrement agressive sur *V. vinifera*, cv. Grenache. Un deuxième (populations Flès, Pouzol et Castelnau): très agressif sur AxR n° 9 (*V. vinifera* x *V. Rupestris*) et qui se développe mal sur 41 B. Un troisième (populations isolées de l'Arnel): Il colonise très faiblement le 41 B, ne se fixe pratiquement pas sur l'AxR n° 9, mais se multiplie sur les racines du Fercal en y réalisant son cycle complet.

Il est probable que la diversité génétique du phylloxéra dans le sud de la France est plus importante qu'en Californie. En effet, la réalisation du cycle biologique complet par le phylloxéra [avec parthénogenèse cyclique (IMMS *et al.* 1957) et holocycle (BONNEMAISON 1962)] est tout à fait habituelle sur les vignes américaines et quelques fois sur des cépages de *V. vinifera*. Cela implique l'existence d'une phase sexuée qui conduit donc, à l'issue de la gamétogenèse et de la fécondation, à une recombinaison et une ségrégation des caractères (MAILLET 1957). La production d'ailés serait également à l'origine d'une dispersion accélérée de gènes.

Le fait que l'agressivité spécifique des populations de phylloxéra étudiées soit, dans la généralité des cas, relative au porte-greffe sur lequel les populations ont été isolées, permet d'affirmer qu'il y a une adaptation étroitement liée à l'hôte, en l'occurrence, le porte-greffe. Cette affirmation est renforcée par le fait que les populations Quissac et Frontignan, appartenant à un biotype particulier, ont été isolées de régions relativement éloignées.

Il est très probable que cette variabilité du phylloxéra mise en évidence ne puisse s'exprimer de manière significative que sur des porte-greffes issus de croisement avec *V. vinifera*. Les conséquences culturelles et économiques qu'un tel phénomène serait susceptible d'entraîner, sont faibles. En effet, les porte-greffes *V. vinifera* x *V. Rupestris* ne sont plus cultivés en France depuis longtemps. Quant aux porte-greffes *V. vinifera* x *V. berlandieri*, le plus exposé, à savoir le 41 B, est actuellement en régression très nette dans le vignoble de Cognac, bien que ce porte-greffe continue à être utilisé en Champagne apparemment sans problèmes.

Néanmoins, pour éviter des jugements erronés sur la résistance phylloxérique de nouveaux porte-greffes susceptibles d'avoir des gènes de *V. vinifera* dans leur patrimoine héréditaire (exemple: les porte-greffes résistants au nématode *Xiphinema index* Thorne et Allen, issus d'hybridation *V. vinifera* x *Muscadinia rotundifolia*, ou des porte-greffes de type *V. vinifera* x *V. berlandieri* faisant appel aux variétés de *V. vinifera* résistantes au virus du Court-noué, récemment découvertes en Iran et Afghanistan), il faudra, dans l'avenir immédiat, tenir compte du polymorphisme du parasite, en utilisant dans les tests les biotypes connus comme étant les plus agressifs vis-à-vis des porte-greffes d'origine *V. Rupestris* et *V. berlandieri* (exemple: Flès et Quissac).

Remerciements

Cette recherche a été réalisée dans le laboratoire du Prof. D. BOUBALS, Chaire de Viticulture, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, France, et fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur. Je remercie M. A. BOUQUET, Directeur de Recherche à l'INRA, M. A. CARBONNEAU, Professeur de Viticulture à l'ENSAM et M. F. LECLANT, Professeur d'Entomologie à l'ENSAM, pour leur précieuse assistance.

Références

- BARRAL, V.; THIS, P.; IMBERT-ESTABLET, D.; COMBES, C.; DELSENY, M.; 1993: Genetic variability and evolution of *Schistosoma* genome analysed by using random amplified polymorphic DNA markers. *Mol. Biochem. Parasit.* **00**, 1-11.
- BONNEMAISON, L.; 1962: Les Ennemis Animaux des Plantes Cultivées et des Forêts. Tome I. Ed. Sep, Paris.
- BOUBALS, D.; 1966: Etude de la distribution et des causes de la résistance au phylloxéra radicicole chez les Vitacées. *Ann. Amél. Plantes.* **16**, 145-184.
- -; 1990: La panique phylloxérique en Californie. *Progr. Agric. Vitic.* **107**, 286-288.
- BRANAS, J.; 1963: Dépérissement du 41 B en Charente. phylloxéra et Court-noué. *Progr. Agric. Vitic.* **161**, 178-186.
- BRIGGS, J. B.; 1965: The distribution, abundance, and genetic relationships of four strains of the Rubus aphid (*Amphorophora rubi* Kalt) in relation to raspberry breeding. *J. Hort. Sci.* **40**, 109-117.
- DE BENEDICTIS, A. J.; GRANETT, J.; 1992: Variability of responses of grape phylloxera (Homoptera: Phylloxeridae) to bioassays that discriminate between California biotypes. *J. Econ. Entomol.* **85** (4), 1527-1534.
- -; 1993: Laboratory evaluation of grape roots as hosts of California grape phylloxera biotypes. *Amer. J. Enol. Viticult.* **44**, 285-291.
- DE KLERK, C. A.; 1976: Voorlopige resultate van filloksraweerstand-biedendheid van onderstokke in die Stellenbosch Olifantsrivier-gebied. *Wynboer* (540), 65-67.
- DE LA LOMA, J. L.; 1966: Experimentación Agrícola. 2nd Ed. Unión Tipográfica Ed. Hispano-Americana.
- EASTOP, V. F. 1973. Biotypes of Aphids. In: A. D. LOWE (Ed.): Perspectives in Aphid Biology. *Bull.* **2**, 40-51. The Entomological Society of New Zealand (Inc).
- FERGUSON-KOLMES, L.; DENNEHY, T. J.; 1991: Anything new under the sun? Not phylloxera biotypes. *Wines Vines* (June), 51-56.
- GALLUN, R.L. 1955: Races of Hessian Fly. *J. Econ. Entomol.* **48**, 608-609.
- -; 1978: Genetics of biotypes B and C of the Hessian fly. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **71**, 481-486.
- -; HATCHETT, J. H.; 1969: Genetic evidence of elimination of chromosomes in the Hessian fly. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **62**, 1095-1101.
- GANZIN, V.; 1887: Les Aramons-*Rupestris* porte-greffes, hybrides inédits. *Vigne Amér.* 359-365.
- -; 1900. L'Aramon x *Rupestris* Ganzin N° 9. *Rev. Viticult.* **14**, 600-603.
- -; BISABRI-ERSHADI, B.; CAREY, J.; 1983: Life tables of phylloxera on resistant and susceptible grape rootstocks. *Entomol. Exp. Appl.* **34**, 13-19.
- GRANETT, J.; DE BENEDICTIS, J.; MARSTON, J.; 1992: Host suitability of *Vitis californica* (Bentham) to grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch). *Amer. J. Enol. Viticult.* **43** (3), 249-252.
- -; TIMPER, P.; LIDER, A.; 1985: Grape phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) (Homoptera: Phylloxeridae) biotypes in California. *J. Econ. Entomol.* **78**, 1463-1467.
- IMMS, A. D.; RICHARD, O. W.; DAVIES, R. G.; 1957: A General Testbook of Entomology, Including the Anatomy, Physiology, Development and Classification of Insects. Vol. 1. London.
- KING, P. D.; RILLING, G.; 1985: Variations in the galling reaction of grapevines. Evidence of different phylloxera biotypes and clonal reaction to Phylloxera. *Vitis* **24**, 32-42.
- -; - -; 1991: Further evidence of phylloxera biotypes: Variations in the tolerance of mature grapevine roots related to the geographical origin of the insect. *Vitis* **30**, 223-244.
- MAILLET, P.; 1957: Contribution à l'étude de la biologie du phylloxéra de la vigne. *Ann. Sci. Nat. Zool.* **11**, 283-410.
- MARSHAL, P.; 1924. La question des races du phylloxéra. *Progr. Agric. Vitic.* **82**.
- MILLARDET, A.; 1897: Américains ou franco-américains. *Rev. Viticult.* **8**, 606-612.
- PEROLD, A. I.; 1927: A Treatise on Viticulture. Ed. Mac Milland, London.
- -; 1932: Quelques observations sur les Aramon *Rupestris* Ganzin n° 1 et n° 2 au Cap. *Rev. Viticult.* **77**, 398.
- RAVAZ, L.; 1902: Les Vignes Américaines. Porte-greffes et Producteurs Directs. Caractères-Aptitudes. Coulet et Fils Editeurs, Montpellier.
- RICHTER, F.; 1909: A propos de l'Aramon x *Rupestris* Ganzin n° 1. *Progr. Agric. Vitic.* **26**, 696-701.
- SAMBROOK, J.; FRITICH, E. F.; MANIATIS, T.; 1989: Molecular Cloning. A Laboratory Manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- SONG, G. C.; GRANETT, J.; 1990: Grape phylloxera (Homoptera: Phylloxeridae) biotypes in France. *J. Econ. Entomol.* **83**, 489-493.
- STEVENSON, A. B.; 1970: Strains of the grape phylloxera in Ontario with different effects on the foliage of certain grape cultivars. *J. Econ. Entomol.* **63**, 135-138.
- STRAPAZZON, A.; GIROLAMI, V.; 1983: Infestazioni fogliari di fillossera (*Viteus vitifoliae* Fitch) con complemento dell'olociclo su *Vitis vinifera* L. innestata. *Redia* **66**, 179-194.
- WILLIAMS, R. N.; SHAMBOUGH, G. F. 1987: Grape phylloxera (Homoptera: Phylloxeridae) biotypes confirmed by electrophoresis and host susceptibility. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **81** (1), 1-5.

Reçu le 29 Juillet 1999