

L'origine des jaunisses à mycoplasmes (MLO) des plantes et l'exemple des jaunisses de la vigne

Antoine CAUDWELL

I.N.R.A., Station de Physiopathologie végétale, BV 1540, F. 21034 Dijon Cedex.

RÉSUMÉ

*Jaunisses des plantes,
Mycoplasmes,
MLO,
Vigne,
Flavescence dorée,
Bois noir,
Parasites,
Evolution,
Epidémiologie,
Ecosystèmes,
Avantage sélectif,
Cicadelles,
Vecteurs,
Cycles,
Centre de différenciation.*

L'origine des parasites et des maladies est bien souvent énigmatique. La question essentielle est de savoir comment les parasites, dont les effets les plus évidents sont de tuer ou d'affaiblir leurs hôtes, ont pu traverser l'évolution et arriver jusqu'à nous.

Ces problèmes sont abordés par l'étude des mycoplasmes, agents pathogènes des jaunisses des plantes (MLO). Ces procaryotes ne peuvent se maintenir dans la nature qu'en subissant un cycle qui les mène de la plante à l'insecte vecteur et de celui-ci à la plante.

Nous avons mis en évidence l'existence de CYCLES NATURELS des MLO entre les plantes sauvages sans symptôme et des vecteurs non affectés par la maladie. Les épidémies apparaissent par l'introduction, au contact d'un cycle naturel, d'une plante cultivée (mode DIRECT) ou d'un insecte importé (mode INDIRECT). Cette analyse appliquée à l'exemple des jaunisses à mycoplasmes de la vigne accrédite l'hypothèse d'une origine européenne du bois noir et d'une origine nord américaine de la flavescence dorée.

Le cycle naturel protège donc ses hôtes végétaux et animaux contre l'arrivée de plantes et de vecteurs qui les concurrencent dans leur niche écologique. Ainsi les MLO, et d'autres parasites, pourraient avoir eu pour effet dans l'évolution de donner une stabilité aux écosystèmes, ce qui est nécessaire à l'émergence de caractères nouveaux.

SUMMARY

*Plants yellows,
Mycoplasmas,
MLO,
Grapevine,
Golden chlorosis,
Black wood,
Parasites,
Evolution,
Epidemiology,
Ecosystems,
Selective advantage,
Leafhoppers,
Vectors,
Cycles,
Center of differentiation.*

On the origin of mycoplasma (MLO)-induced yellows diseases in plants, the example of grapevine yellows

The origin of parasites and diseases in plants is often enigmatic. The main question is to know how parasites whose most obvious effect is to kill or weaken their hosts are able to pass through the stages in their evolution to survive up to the present time.

These problems have been tackled through the study of organisms causing yellows diseases in plants (MLOs). These pathogenic procaryotes are only able to survive by achieving a plant-insect vector-plant cycle.

We have shown the existence of NATURAL CYCLES of MLOs between symptomless wild plants and unaffected vectors. Outbreaks occur by intrusion of a cultivated plant (DIRECT mode) or an imported insect (INDIRECT mode) into a natural cycle. This analysis, applied to the example of grapevine yellows *Mycoplasma*, supports the hypothesis of an european origin for the « bois noir » pathogen and of a north american origin for the « flavescence dorée » pathogen.

This natural cycle thus constitutes a protection of the host plants and natural vectors against the input of foreign plants or vectors as competitors in their ecological niche. So, the role of the MLOs and other parasites in evolution could be to provide ecosystems with the stability which is necessary for new characters to emerge.

I. INTRODUCTION

Les jaunisses des plantes forment un groupe de maladies épidémiques, caractérisées par un blocage des conduits libériens. Il en résulte une accumulation des produits de la photosynthèse dans la feuille, qui jaunit et s'épaissit, et un défaut de leur migration vers les organes de réserve. Ce sont des maladies graves, car ces réserves font l'objet de la récolte en agriculture et assurent à la plante ses possibilités d'hibernation.

Certaines jaunisses comme la jaunisse de la betterave ou l'enroulement de la pomme de terre, sont d'origine virale.

Les autres, qui nous intéressent ici, sont causées par des organismes procaryotes sans paroi (MLO = *Mycoplasma*-like organisms) (fig. 1) et appelées pour cette raison JAUNISSES A MYCOPLASMES. Elles se distinguent des jaunisses virales par une stérilité ou une virescence des fleurs (phyllodies, chloranties) et par une prolifération, souvent abondante des pousses (balais de sorcières).

Chez les plantes atteintes des jaunisses à mycoplasmes, les agents pathogènes (MLO) sont localisés dans le liber et plus particulièrement, semble-t-il, dans le cytoplasme du liber (protophloème, cytoplasme périphérique des tubes criblés). Ces organismes sont transmis de plante à plante par

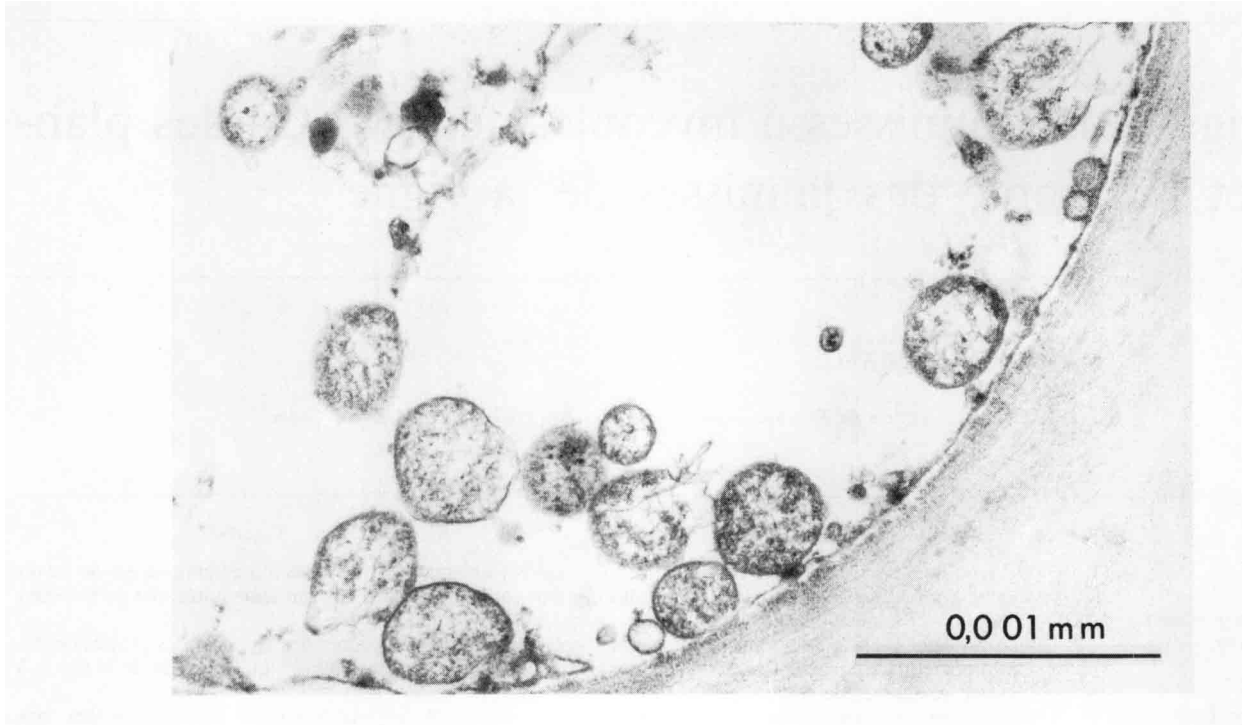


Figure 1

Procaryotes sans paroi (MLO) observés en coupe ultrafine dans les cellules libériennes de fèves infectées par la flavescence dorée. Wallfree procaryotes observed in ultrathin section in phloem cells of flavescence dorée infected broadbean.

Photo Raymonde MEIGNOZ, I.N.R.A. Dijon.

des insectes hémiptères, piqueurs de sève, des cicadelles en général (fig. 2), plus rarement des psylles. L'insecte pique dans les tubes libériens et prélève le procaryote avec sa nourriture. Le MLO se multiplie dans les cellules de la paroi de l'intestin moyen et la traverse. Il gagne ainsi l'hémolymphe, et de là, atteint les divers organes de l'insecte (tubes de Malpighi, corps gras, etc...). L'insecte devient infectieux pour la plante lorsque le MLO atteint les glandes salivaires et il demeure infectieux le reste de sa vie.

L'agent pathogène des jaunisses subit donc un cycle qui le mène de la plante au vecteur et de celui-ci à la plante. Mais, contrairement à certains virus, ou à certains organismes à paroi, voisins des Rickettsies (RLO = Rickettsia like organisms) qui ont également un cycle plante-insecte, les MLO des jaunisses ne sont pas transmis par les œufs de l'insecte. Ils ne sont pas plus transmis de plante à plante par les graines, mais uniquement par voie végétative ou par l'insecte vecteur. Le cycle des jaunisses, plante-insecte-plante, est donc obligatoire : les MLO ne se maintiennent dans la nature que par la multiplication alternative et obligatoire dans les cellules de la plante et dans les cellules de l'insecte.

La vie intracellulaire, la spécificité, le cycle complexe et obligatoire, la difficulté ou l'impossibilité actuelle de la culture *in vitro*, sont autant de caractères qui permettent de faire figurer les agents pathogènes des jaunisses parmi les parasites stricts et obligatoires.

Ils sont connus pour les maladies très graves qu'ils provoquent chez les végétaux. L'insecte vecteur par contre ne semble guère souffrir du parasitisme, bien que l'on ait pu noter des lésions d'organes dans certains cas (WHITCOMB *et al.*, 1967 et 1968). Cette grande différence de sensibilité entre la plante et le vecteur a pu faire penser que la sélection naturelle aurait joué plus longtemps dans les relations entre le MLO et l'insecte qu'entre le MLO et la plante. MARAMOROSCH (1955) a ainsi émis l'hypothèse selon laquelle ces



Figure 2

La cicadelle Scaphoidcus littoralis, vectrice de la flavescence dorée de la vigne.

The leafhopper Scaphoidcus littoralis, vector of the grapevine flavescence dorée.

Photo P. BRUN, I.N.R.A. San Giuliano.

procaryotes, alors considérés comme des virus, auraient été d'abord les hôtes de l'insecte seul.

Cette conception n'a pas tenu compte de l'absence de transmission transovarienne des MLO ni de leur incapacité à se propager au travers du seul vecteur. Elle ne semble donc

pas avoir pris en considération l'ensemble des données du problème que nous allons tenter d'explorer.

Il ne nous appartient pas, dans le cadre de cette étude, de réfléchir à l'origine des organismes procaryotes sans paroi en général. Elle est très certainement diverse. L'étude des séquences des nucléotides des acides nucléiques montre que certains genres, tel *Thermoplasma* sont à rattacher aux Archeo-bactéries (WOESE *et al.*, 1980 ; WOESE, 1981), c'est-à-dire aux phylums qui sont apparus les premiers, lorsque la terre était encore chaude et environnée d'une atmosphère réductrice. Ces groupes sont actuellement isolés dans des niches écologiques rappelant ces anciennes conditions. Les autres procaryotes sans paroi, bactéries sans paroi, (formes L), les rickettsies sans paroi (certaines *Bartonellaceae*) et les mycoplasmes, appartiennent au groupe des eubactéries. On ne connaît pas encore les parentés des agents pathogènes des jaunisses (MLO, Mycoplasma like organisms) qui nous intéressent ici (fig. 1) car ils n'ont pas encore pu être isolés en quantités suffisantes pour que leurs séquences nucléiques aient pu être définies. Il apparaît en tous cas que la classe des Mollicutes, qui groupe tous les procaryotes sans paroi (à l'exception des formes L), recoupe la totalité de la classification des procaryotes, à l'exception des cyanobactéries (tabl. 1). S'il a toujours été utile de faire les premières classifications sur des bases morphologiques, telles ici l'absence de paroi, il sera nécessaire tôt ou tard, de repenser tous ces groupements sur la base des séquences des nucléotides nucléiques qui doivent révéler les parentés au niveau le plus fondamental.

TABLEAU 1

Extrait de la classification des procaryotes
(Génome non séparé du cytoplasme)

I — ARCHAEOBACTÉRIES
Méthanogènes
Halophiles — parfois sans paroi
Thermoplasma — sans paroi
II — EUBACTÉRIES
Classe des Schizomycètes
Ordre des Bactéries
Formes L — sans paroi
Ordre des Rickettsiales
Famille des Rickettsiacées
Famille des Chlamydiacées
Famille des Bartonellacées
• Bartonella
• Hemobartonella — sans paroi
• Eperythrozoon — sans paroi
MLO ? * — sans paroi
Classe des Mollicutes
Ordre des Acholoplasmatales — sans paroi
Ordre des Mycoplasmatales
• Mycoplasma — sans paroi
• Ureaplasma
Ordre (?) des Spiroplasmées — sans paroi
MLO ? (*) — sans paroi

(*) En attendant une meilleure connaissance du génome des MLO, agents pathogènes des jaunisses, nous pouvons faire figurer ceux-ci en deux endroits de la classification :

1) Parmi les mollicutes qui sont censés regrouper tous les procaryotes sans paroi.

2) Parmi les rickettsies, si l'on veut bien retenir que les MLO sont, comme celles-ci, des parasites obligatoires et intracellulaires, transmis d'hôte à hôte par des arthropodes. Cette classification parmi les rickettsies paraîtra la plus logique dès lors que l'on constatera sur ce tableau que tous les procaryotes sans paroi ne pourront jamais rejoindre la classe des mollicutes.

Il ne nous appartient pas plus d'examiner ici les origines du parasitisme ou du commensalisme. Il s'est produit à différentes périodes et probablement d'autant plus tôt que l'union se révèle actuellement plus étroite et plus bénéfique aux deux partenaires. L'origine des chloroplastes, par exemple, est considérée comme bactérienne et leur présence, très favorable à leur hôte, est certainement très ancienne (RAVEN, 1970). Il en est de même des symbiontes chez les insectes, parfaitement adaptés à un organe particulier de ceux-ci. L'union des MLO et de leurs hôtes apparaît comme moins primitive, mais cependant ancienne dans l'évolution, tant chez la plante que chez l'insecte, puisqu'il y a, chez chacun d'eux, parasitisme strict et intracellulaire. Nous reviendrons sur l'avantage sélectif que peut représenter le MLO pour ses hôtes, dans ce que nous appellerons le CYCLE NATUREL.

Il est intéressant de remarquer que les plantes à fleurs, seuls hôtes du règne végétal actuellement connus des MLO, sont apparues sur terre au Crétacé, en même temps qu'a eu lieu la grande différenciation des insectes, seuls hôtes des MLO connus dans le règne animal. Il serait hasardeux d'en déduire que ces procaryotes sans paroi se seraient associés aux plantes et aux insectes à cette période ou postérieurement. Le commensalisme des MLO a pu être hérité des ancêtres des plantes à fleurs et des ancêtres des insectes en même temps qu'a été hérité pour ces derniers, le mode de nutrition. Ces héritages au travers de l'évolution ont été étudiés à propos de la dissémination des diaspores végétales par les oiseaux (FERRY & FROCHOT, 1980 et *comm. pers.*).

Nous retiendrons que les agents pathogènes des jaunisses ne se maintiennent dans la nature qu'au prix de leur multiplication alternative et obligatoire dans la plante et dans l'insecte. Leurs caractères de parasitisme strict dans chacun de ces 2 hôtes semble d'autre part accréditer l'hypothèse selon laquelle le commensalisme des MLO serait ancien à la fois dans l'animal et dans le végétal.

Notre analyse nous conduira au cas des jaunisses qui semblent se présenter à nous dans leur état naturel, tel que nous les a livrées l'évolution. Nous étudierons ensuite les modes possibles d'apparition des jaunisses devenues pathogènes pour les plantes. Ces modèles pourront être illustrés par l'analyse de ce que nous savons de l'apparition des jaunisses de la vigne, du bois noir et de la flavescence dorée en particulier. Nous discuterons en conclusion du rôle qu'ont pu avoir ces procaryotes parasites dans l'évolution.

II. LE CYCLE NATUREL DES MLO — LES DEUX MODES D'APPARITION DES JAUNISSES

Nous avons découvert, en 1966, que les cicadelles *Euscelidius variegatus* Kbm recueillies dans un herbage de la zone viticole de Bourgogne étaient porteuses d'une jaunisse, que nous avons appelée Phy (ou φ : phylloïdie), capable de provoquer au laboratoire des symptômes de phylloïdies sur de nombreuses plantes (CAUDWELL *et al.*, 1971). Les symptômes obtenus ainsi de façon artificielle sur *Vicia faba* L., *Chrysanthemum carinatum* Schousbæ., *Vinca rosea* L. etc... sont, selon l'avis de collègues américains et canadiens de passage dans nos serres, identiques sur toutes ces espèces aux symptômes de l'Aster Yellow qui provoque les épidémies que l'on sait en Amérique du Nord. Or, aucun symptôme n'a été trouvé sur aucune plante dans la nature, dans la zone de Bourgogne où ces cicadelles ont été recueillies.

Nous avons donc mis en évidence dans ces herbes de Bourgogne un cas de jaunisse à l'état naturel, tel que nous

l'a amené l'évolution, avec une population de vecteurs cicadelles qui ne semblent pas souffrir du MLO qu'elles portent et des plantes hôtes sauvages que nous n'avons pas pu identifier parce qu'elles ne souffrent pas de façon apparente du MLO qu'elles hébergent.

Nous appellerons CYCLE NATUREL ce cycle des MLO entre des plantes sauvages sans symptôme et des insectes vecteurs non affectés par la maladie.

Les CYCLES NATURELS sont, sans aucun doute, nombreux dans la nature, mais ils ne se voient pas et ne figurent donc pas dans la littérature. Le cas de la jaunisse PHY qui a été découvert sans que se manifeste aucun symptôme dans la nature est exceptionnel. Les CYCLES NATURELS se révèlent plutôt par des symptômes apparaissant sur des plantes introduites. On peut illustrer ce cas par une jaunisse qui s'est manifestée en 1963 sur des plants de *Vinca rosea* plantés en chassis près de Bordeaux (fig. 3) et qui se caractérisait par les symptômes qu'elle provoquait sur les fleurs de Cuscute (BACHELIER & CAUDWELL, 1965). Cette jaunisse est retombée dans la clandestinité dès que les *Vinca* cultivés ont été retirés.

La meilleure expérience que nous ayons des CYCLES NATURELS nous parvient sans doute de l'apparition de nouvelles épidémies de jaunisses. Dans tous ces cas, les symptômes sur les plantes sauvages, souvent recherchés à proximité des foyers, sont rares ou inexistants. Les jaunisses n'apparaissent que sur les plantes cultivées.

L'étude de la jaunisse PHY nous a permis de découvrir un certain nombre de caractères propres aux CYCLES NATURELS. Divers isolements de *E. variegatus* réalisés au même endroit ont livré diverses souches de PHY qui se distinguaient par la gravité des symptômes obtenus sur *Vicia faba*.

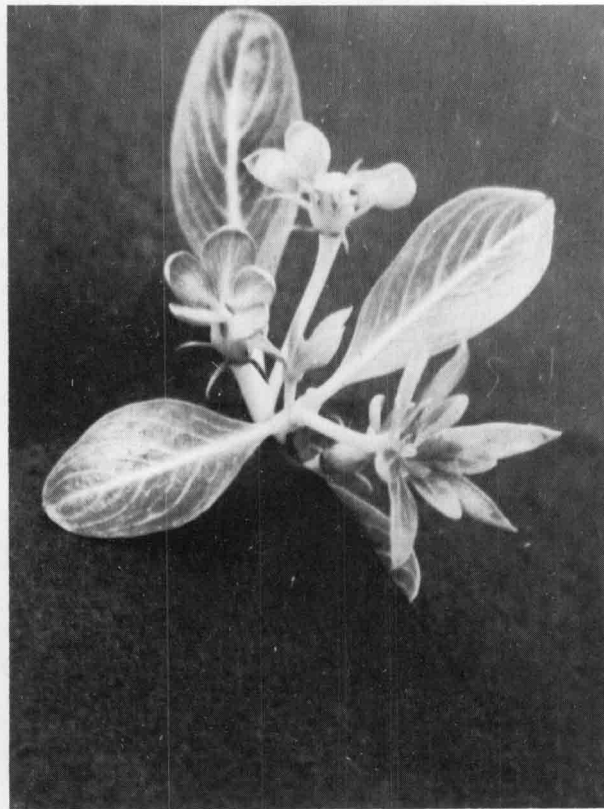


Figure 3

Fleurs de *Vinca rosca* transformées en virescences et en phyllodies par la jaunisse découverte à Bordeaux (1963).

Flowers of *Vinca rosca* altered in virescences and phyllodies by the yellow disease found in Bordeaux (1963).

D'autre part, une souche de PHY a été isolée au même endroit d'une autre espèce de Cicadelle, *Aphrodes bicinctus* Schrk. Il est donc possible de voir le lieu du CYCLE NATUREL comme un CENTRE DE DIFFERENCIATION englobant plusieurs lignées de l'agent pathogène, plusieurs insectes vecteurs et probablement plusieurs espèces de plantes hôtes sauvages, les uns et les autres ne souffrant apparemment pas de la maladie.

Quels sont, dans ces conditions, les modes d'apparition des épidémies de jaunisses? Reprenons l'exemple de la jaunisse PHY. Il a suffi d'approcher des fèves sur lesquelles la survie de la Cicadelle *E. variegatus* était possible pour que ces vecteurs, naturellement porteurs de PHY, provoquent une grave jaunisse sur ces végétaux. De même, il a suffi de planter des *Vinca* dans les chassis de Bordeaux pour provoquer une jaunisse sur ces plantes. Le CYCLE NATUREL a été ouvert par l'introduction d'une nouvelle plante hôte de la cicadelle. Nous appellerons MODE DIRECT ce mode d'apparition d'une jaunisse par l'introduction d'une nouvelle plante (fig. 4 et 5).

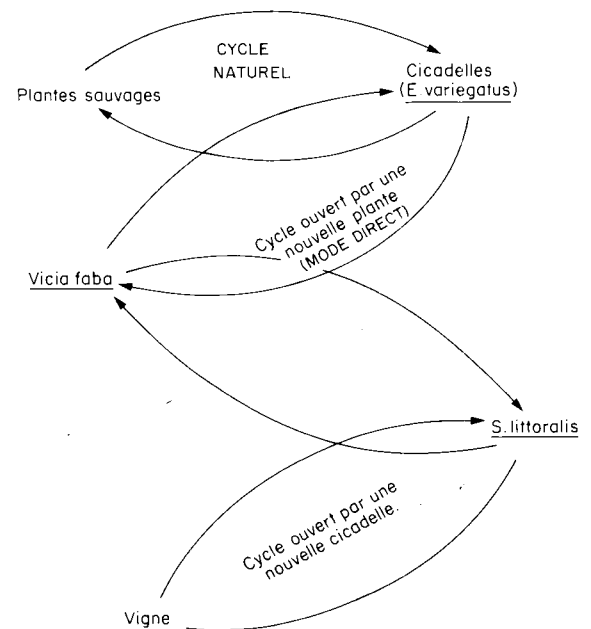


Figure 4

CYCLE NATUREL de la jaunisse PHY (en haut), et modèles réalisés au laboratoire (de haut en bas) par l'introduction de nouvelles plantes (MODE DIRECT), puis d'une nouvelle cicadelle.

Natural cycle of the PHY yellow disease (above) and models built in the laboratory (downwards) by introducing (i) a new plant (DIRECT mode) and (ii) a new leafhopper.

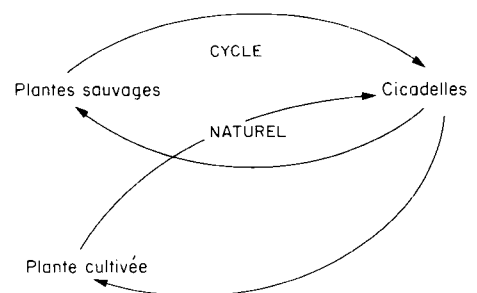


Figure 5

Naissance d'une jaunisse par l'intrusion d'une plante cultivée pouvant servir d'hôte à la cicadelle du cycle naturel (MODE DIRECT).

Triggering of a yellow disease by intrusion of a cultivated plant able to act as a host for the leafhopper of the natural cycle (DIRECT mode).

D'autre part, nous avons pu reprendre la jaunisse PHY sur les fèves ainsi rendues malades, à l'aide d'une autre cicadelle, *Scaphoïdeus littoralis* Ball, connue pour être le vecteur de la flavescence dorée dans le Sud Ouest de la France et connue aussi comme ayant une certaine survie sur *Vicia faba*. Nous avons porté ces *S. littoralis* infectés par PHY sur de jeunes boutures de vigne (variété « Baco 22A ») et nous avons obtenu des symptômes typiques de jaunisse sur la vigne. Les symptômes de la jaunisse PHY sur la vigne étaient voisins mais non identiques à ceux de la flavescence dorée (CAUDWELL *et al.*, 1971). Le cycle fève-*Euscelidius* a été ouvert ici par l'introduction d'une nouvelle cicadelle capable de vivre sur la fève (fig. 4). De même le CYCLE NATUREL pourrait être ouvert par l'introduction d'une nouvelle cicadelle, capable de vivre sur une plante sauvage du cycle naturel. Nous appellerons MODE INDIRECT, ce mode d'apparition d'une jaunisse par l'introduction d'une nouvelle cicadelle (fig. 6).

Le CYCLE NATUREL peut donc être ouvert de deux manières, en introduisant soit une nouvelle plante (MODE DIRECT, fig. 5), soit une nouvelle cicadelle (MODE INDIRECT, fig. 6). Ces deux processus sont, pour l'écologiste, parfaitement symétriques. Le second n'est ici qualifié d'indirect que parce que nous restons dans nos habitudes d'agronome et ne considérons que le résultat final sur les plantes cultivées.

La symétrie parfaite du MODE DIRECT et du MODE INDIRECT permet de penser que les cas, déjà évoqués, de vecteurs présentant des lésions d'organes (Western X disease par ex. WHITCOMB *et al.* 1967, 1968) concerneraient des cicadelles intruses, originellement étrangères au CYCLE NATUREL. Nous avons pu partiellement vérifier cette hypothèse au laboratoire en montrant que la cicadelle *E. variegatus*, introduite expérimentalement dans le cycle de la flavescence dorée, présente une inhibition des glandes salivaires dans les semaines qui précèdent sa mort (CAUDWELL *et al.*, 1978).

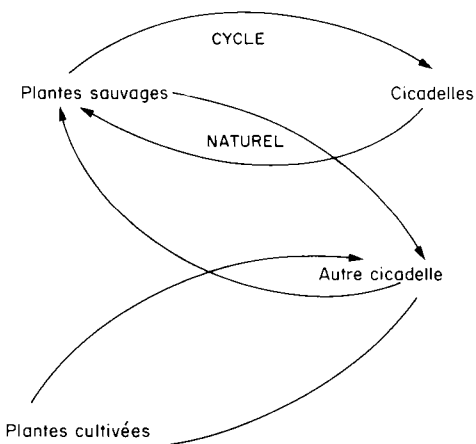


Figure 6
Naissance d'une jaunisse par l'intrusion d'un nouveau vecteur, capable de vivre sur la plante sauvage et sur des plantes cultivées (MODE INDIRECT).

Ce mode indirect est parfaitement symétrique du mode direct, du point de vue écologique. Il ne devient indirect que si l'on revient aux plantes cultivées.

Triggering of a yellow disease by intrusion of a new vector able to survive on the wild plant and on the crop plants (INDIRECT mode). This indirect mode is perfectly symmetric to the direct mode from an ecological point of view. It is indirect only if one considers the cultivated plants.

III. L'ORIGINE PROBABLE DU BOIS NOIR DE LA VIGNE

Des symptômes de jaunisses, appelés « bois noir », identiques à ceux de la flavescence dorée, existent sur les vignes de Chardonnay des vignobles de Bourgogne, du Jura, de Champagne et de Suisse.

Nous avons montré que le bois noir n'est pas transmis par la cicadelle vectrice de la flavescence dorée, *S. littoralis*. D'autre part, ce ne sont pas les mêmes cépages qui sont sensibles au bois noir et à la flavescence dorée. On peut donc considérer ces deux jaunisses de la vigne comme distinctes (CAUDWELL, 1981).

Le bois noir a causé de graves épidémies en Bourgogne et dans le Jura dans les années d'après guerre pendant lesquelles les insecticides contre les vers de la grappe n'étaient pas d'un usage courant. Actuellement le bois noir n'apparaît plus sur de nouveaux cepages dans les vignobles âgés. Il apparaît par contre dans les premières années des plantations. Ceci est peut-être à mettre en relation avec le fait que les vignes ne sont pas traitées aux insecticides durant les 3 ou 4 premières années, avant la première récolte.

Cette apparition du bois noir dans les premières années a été constatée autant dans les régions traditionnellement plantées en vigne que dans les régions qui n'ont jamais porté de vigne précédemment. Elle a été notée aussi bien dans les vignes de production que dans les plantations clonées dont les bois avaient été reconnus indemnes de bois noir. On peut dire cependant que l'épidémie ne se déclenche que si la plantation est faite sur les collines bien exposées qui sont prédisposées à la culture de la vigne. Aucune épidémie ne se déclenche dans les plantations de plaine.

Les foyers de bois noir dans les jeunes plantations sont le plus souvent centrés sur le bord du vignoble et ils se développent ensuite de façon épidémique vers l'intérieur de la plantation.

Ce sont donc des situations écologiques qui conditionnent l'apparition du bois noir, avant que se manifestent les foyers et l'épidémie dans le vignoble.

Il en résulte que nous pouvons penser que le bois noir existe sur une plante sauvage sans symptôme selon un CYCLE NATUREL, sur toutes les collines bien exposées du Nord Est de la France. La plantation de la vigne à proximité provoque l'épidémie (fig. 7). Nous nous trouvons très certainement dans le cas d'une jaunisse du mode DIRECT où l'épidémie est provoquée par l'apport d'une plante cultivée, la vigne. Il en résulterait que la cicadelle vectrice du bois

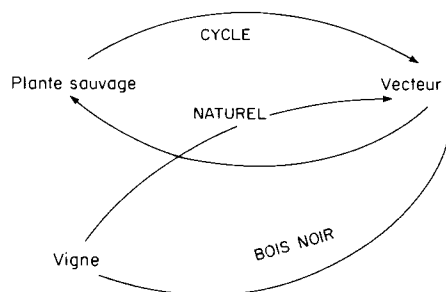


Figure 7
SCHÉMA HYPOTHÉTIQUE de l'épidémiologie du BOIS NOIR (MODE DIRECT).

Hypothetical scheme of the « BOIS NOIR » epidemic (DIRECT mode).

vectrice du bois noir serait capable de vivre, aussi bien sur une plante sauvage — qui serait son hôte naturel — que sur la vigne. Elle serait à rechercher dans des sites écologiquement bien définis des expositions Est et Sud, favorables à la vigne dans les régions du Nord Est de la France.

Le cas de la Vergilbungskrankheit (VK) des vallées du Rhin et de la Moselle ressemble à celui du bois noir (GAERTEL, 1965). Ces deux jaunisses de la vigne sont voisines géographiquement et elles se ressemblent par leurs symptômes et leurs caractères épidémiques. En outre, *S. littoralis*, vecteur de la flavescence dorée ne transmet pas plus la VK qu'il ne transmet le bois noir (CAUDWELL & GAERTEL, non publié). Ces deux maladies pourraient donc être identiques.

On peut rapprocher du mode DIRECT le cas de la maladie de Pierce qui sévit dans les vignes de Californie. Cette maladie n'est pas une jaunisse. Elle est provoquée par de petites bactéries localisées dans le bois et transmises par de nombreuses espèces de cicadelles qui se nourrissent en piquant les vaisseaux du bois. Le CYCLE NATUREL de l'agent pathogène se fait sur des plantes sauvages buissonnantes poussant à proximité des points d'eau et ne montrant pas de symptôme. La vigne est infectée par les cicadelles venant de ces plantes sauvages. Cependant la maladie ne peut être transmise de la vigne à la vigne, par suite d'une difficulté de la vection.

IV. LES HYPOTHÈSES SUR L'ORIGINE DE LA FLAVESCENCE DORÉE

L'épidémie de flavescence dorée est née vers 1950 à partir de deux foyers très localisés dans les vignobles de Gascogne, l'un situé en Chalosse, l'autre en Armagnac (fig. 8).

Elle a été propagée en France, à partir de ces foyers, par une cicadelle, *S. littoralis*, originaire des vignobles de la

région des grands lacs d'Amérique du Nord. Cet insecte était connu aux Etats-Unis et au Canada comme inféodé exclusivement à la vigne dans cette région qui est le pays d'origine de *Vitis labrusca*.

Une quarantaine d'espèces du genre *Scaphoideus* existent en Amérique du Nord. L'une d'elles, *S. luteolus* Van Duzee est aux Etats-Unis le vecteur d'une jaunisse de l'orme, appelée Elm Phloem Necrosis. Le genre *Scaphoideus* s'est donc différencié en Amérique du Nord et il est indiscutablement originaire de cette partie du monde (DELONG, 1939).

Quand et comment *S. littoralis* est-il arrivé en France ? Le Professeur RIBAUT de Toulouse qui travaillait près de la région qui allait être le théâtre de l'épidémie de flavescence dorée n'a pas cité cette cicadelle dans sa faune des hémiptères mise au point en 1927 (RIBAUT, 1952). C'est donc entre 1927 et 1950 que *S. littoralis* a été apporté d'Amérique du Nord en France.

Ce voyage s'est très probablement effectué pour la cicadelle sous la forme d'œufs portés par des bois de vigne. On sait que les œufs sont déposés par l'insecte dans les bandes de phloème en voie d'excoriation des bois de deux ans ou plus, ou encore à proximité des yeux du bois d'un an. Le transfert de l'insecte sous cette forme est extrêmement efficace et une attention doit être portée à ce fait lors des transports, des exportations et des importations de bois de vigne.

La cicadelle, importée sous forme d'œufs, est saine dans tous les cas puisque les jaunisses ne sont pas transmises par les œufs de l'insecte.

Notre ignorance concerne donc avant tout l'origine de l'agent pathogène lui-même. Est-il français d'origine ou américain ?

Dans l'hypothèse d'une origine française de l'agent pathogène, il faudrait supposer que la flavescence dorée

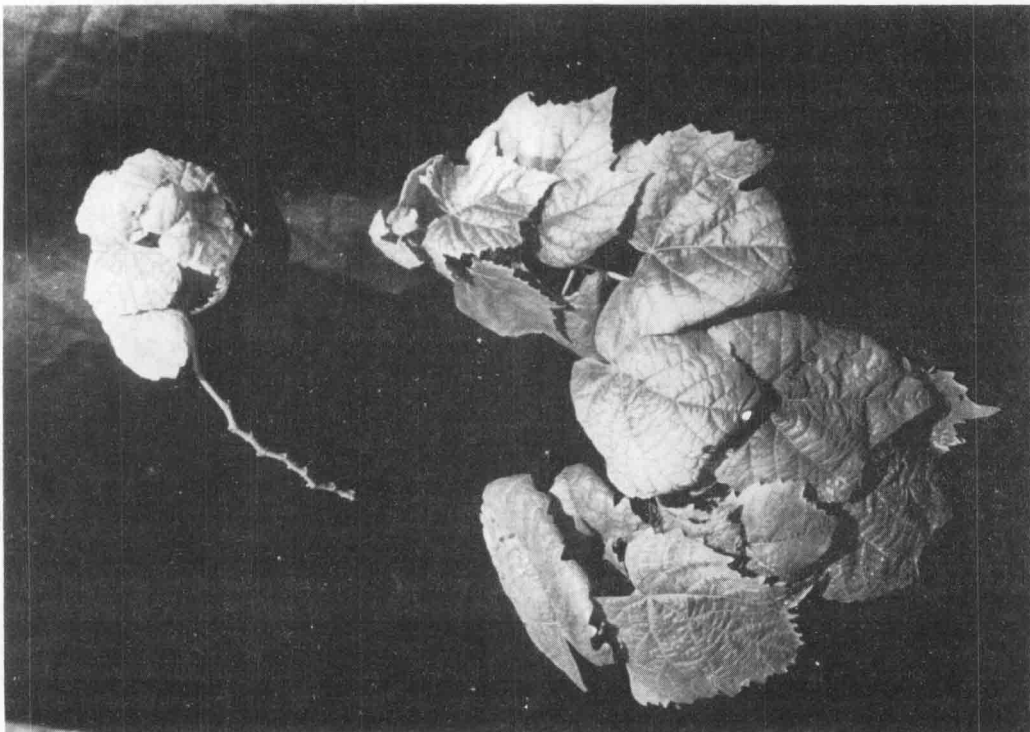


Figure 8

Rameaux de vigne atteinte de flavescence dorée (Baco 22 A). A noter l'aspect métallique des feuilles.

Branches of a grapevine (Baco 22 A) affected by flavescence dorée. Note the metallic aspect of the leaves.

aurait existé en Gascogne sous la forme d'un cycle faisant intervenir une plante cultivée sensible ou une plante sauvage non sensible et une cicadelle différente de *S. littoralis* qui n'était pas encore venue d'Amérique. Aucune jaunisse de plante cultivée n'ayant existé en Gascogne à cette époque, il faudrait supposer l'existence d'un CYCLE NATUREL sur plantes sauvages existant en Armagnac ou en Chalosse. L'épidémie aurait alors été provoquée par l'importation de la cicadelle américaine qui, serait venue ouvrir le CYCLE NATUREL selon le mode INDIRECT (fig. 6).

Cette hypothèse paraît se heurter à deux difficultés au moins. Tout d'abord, la cicadelle américaine, *S. littoralis*, est connue comme ne vivant que sur la vigne. On peut la faire survivre artificiellement sur quelques autres espèces, mais il ne semble pas qu'elle s'en nourrisse volontiers ou qu'elle quitte la vigne pour cela. Cette cicadelle ne serait donc guère capable d'ouvrir un CYCLE NATUREL se déroulant sur une autre plante. La seconde difficulté de cette hypothèse serait qu'elle impliquerait la naissance d'épidémies un peu partout, au fur et à mesure de l'invasion de la région par *S. littoralis*. Or, ce ne fût pas le cas. La flavescence dorée s'est développée uniquement à partir de ses premiers foyers, dans des zones encore aujourd'hui limitées, tandis que *S. littoralis* occupe maintenant tout le sud de la France, le Nord de l'Italie et le Tessin. L'hypothèse d'une origine française de l'agent pathogène nous obligerait donc à supposer en outre que le CYCLE NATUREL n'existerait que dans un ou deux sites écologiques dans la petite région où se sont trouvés les premiers foyers. Ce serait étonnant car les premières communes touchées par la maladie ressemblent beaucoup à leurs voisines, du point de vue climatique et édaphique. La région n'est aucunement compartimentée écologiquement. En résumé, il est douteux que l'agent pathogène de la flavescence dorée soit français d'origine.

L'hypothèse d'une origine américaine de la flavescence dorée est beaucoup plus vraisemblable et elle ne pose même aucune difficulté. Dans cette hypothèse, l'agent pathogène aurait été apporté, comme la cicadelle, d'Amérique en France. Rien n'est plus facile, il suffit de transporter des bois infectés ou en état d'incubation. Depuis l'arrivée du phylloxera en Europe et l'introduction du greffage sur des porte-greffes de *Vitis* américains, tout un courant d'importation de vigne n'a cessé de se faire d'Amérique en Europe. Il est indifférent de savoir si l'agent pathogène est arrivé avant ou après les œufs de *S. littoralis*, ou encore, dans le même voyage, peut-être sur les mêmes bois. Cependant la colonisation la plus efficace se fait lorsque l'importation de la cicadelle précède celle de l'agent pathogène. Ainsi le vecteur peut prélever celui-ci au moment où apparaissent les symptômes, même si ceux-ci sont suivis de la mort de la vigne ou d'un rétablissement de la plante.

Nous pouvons penser que la flavescence dorée et son vecteur ont été introduits en France avec des importations de *Vitis labrusca*, puisque c'est cette espèce qui existe naturellement dans la région d'origine de *S. littoralis* (vignobles de l'Est des Etats-Unis).

Un cycle américain *V. labrusca*-*S. littoralis* représenterait-il alors le CYCLE NATUREL de la flavescence dorée ? Ceci paraît probable, mais il faudrait pour cela que *V. labrusca* ne soit pas sensible à cette maladie. Nous avons éprouvé, il y a une dizaine d'années, la sensibilité de quelques variétés de *V. labrusca* à la contamination naturelle de la flavescence dorée par *S. littoralis* dans la région d'Armagnac. Les variétés dont nous disposions, « Isabel », « Concord », etc... sont, on le sait, légèrement mâtinées de *V. vinifera*,

puisqu'elles sont devenues hermaphrodites. Cependant, elles n'ont pas montré de symptômes. Le « Noah » (*V. labrusca* × *V. riparia*) et le « Baco 22A » (Noah × *V. vinifera*) sont beaucoup plus sensibles que leurs parents.

Dans les dernières décennies, de nombreux vignobles de *V. vinifera* ou d'hybrides de *Vitis* américains × *V. vinifera* ont été plantés dans la région des grands lacs américains en vue d'améliorer la qualité des produits de ces vignobles. Or, nous savons qu'une épidémie de jaunisse appelée « Leafcurl and Berry Shivel » s'est développée dans le Nord de l'état de New York, sur la variété hybride « de Chaunac » (UYEMOTO, 1976).

Il sera nécessaire d'éprouver par des tests sérologiques (ISEM) la parenté ou l'identité de cette jaunisse et de la flavescence dorée. Nous espérons que nous serons bientôt en mesure d'apporter cet élément décisif à notre réflexion. Si le « Leafcurl and Berry Shivel » est bien la flavescence dorée, nous aurions eu en Amérique un nouveau cas de jaunisse survenue selon le MODE DIRECT, par l'introduction des hybrides de *vinifera*.

Nous pouvons penser, en résumé, que la flavescence dorée est une jaunisse d'origine américaine dont l'état originel doit être représenté, dans la région des grands lacs d'Amérique du Nord, par un cycle naturel *V. labrusca*-*S. littoralis*. L'arrivée de cette maladie en Europe a dû se faire par l'importation des variétés de *V. labrusca*, considérées comme intéressantes par les sélectionneurs français de porte-greffes et d'hybrides. Cette introduction a dû amener en Europe la totalité du CYCLE NATUREL *V. labrusca*-*S. littoralis* de la flavescence dorée (fig. 9).

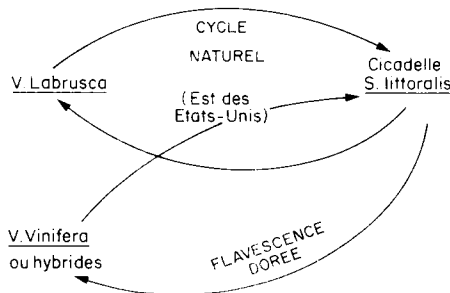


Figure 9

SCHEMA HYPOTHETIQUE de l'épidémiologie de la FLAVESCENCE DORÉE. Le cycle aurait été importé dans son état naturel d'Amérique en Europe.

Hypothetical scheme of the « Flavescence dorée » epidemic. The natural cycle was probably imported in its natural state from America to Europe.

V. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A. L'origine des jaunisses de la vigne

Les jaunisses de la vigne ne nous paraissent aucunement constituer un groupe à part dans les jaunisses des plantes en général. Nous l'avons vu à propos de la jaunisse PHY, et également du bois noir, et probablement de la Vergilbungskrankheit. La flavescence dorée serait plus spécifique de la vigne du fait simplement que son vecteur ne se plaît pas sur les autres plantes. Nous avons cependant reconstitué en laboratoire un autre cycle de cette maladie sur *Vicia faba* et *Euscelidius variegatus*, qui est plus maniable pour l'étude de l'agent pathogène.

L'origine européenne du bois noir et probablement de la Vergilbkrankheit ne fait guère de doute. On peut dire seulement que ces jaunisses banales ne sont devenues jaunisses de la vigne que parce qu'elles existaient dans des régions viticoles.

L'analyse de la flavescence dorée montre au contraire l'origine américaine de la cicadelle vectrice *S. littoralis* et aussi de l'agent pathogène.

Notons que l'importation d'un CYCLE NATUREL (MLO, Plante et insecte) d'un continent à un autre, comme ce fut apparemment le cas pour la flavescence dorée, ne doit être possible que si les deux régions ont un climat comparable. L'apparition actuelle de jaunisses de la vigne dans les régions subtropicales (Nord du Chili, Sud de l'Australie, Argentine) semble exclure *a priori* qu'il puisse s'agir de la flavescence dorée. Nous savons en effet que les conditions climatiques de la Corse sont tout à fait limites pour la levée hivernale de la diapause des œufs de *S. littoralis*. Nous serions donc enclin à penser que ces jaunisses des vignes subtropicales (Amarillamiento de Elqui au Chili et peut-être en Argentine, Rhine Riesling Problem en Australie, etc.) dériveraient de jaunisses locales ou de CYCLES NATURELS locaux devenus jaunisses de la vigne à la façon du bois noir (mode DIRECT), au moment où ces régions sont devenues viticoles.

B. La fréquence du mode DIRECT et du mode INDIRECT

Nous avons remarqué au cours de cette brève étude que tous les cas étudiés de jaunisses, même de celles qui ont été provoquées par l'importation d'une cicadelle étrangère (flavescence dorée), se ramènent finalement au mode DIRECT (fig. 5) et non au mode INDIRECT (fig. 6). Ce mode INDIRECT pourrait-il donc être considéré comme rare ? Il fait appel à deux opérations successives qui ont chacune peu de chances de se produire, du fait des barrières de spécificité propres à l'agent pathogène et des préférences trophiques de l'insecte. Les chances d'apparition du mode INDIRECT sont donc le produit des deux probabilités et elles sont, de ce fait, beaucoup plus faibles que les chances d'apparition du mode DIRECT qui est lié à une seule de ces deux probabilités. Il paraît donc normal que ce mode DIRECT (fig. 5) soit de beaucoup le plus fréquent. Il n'est pas exclu que le mode INDIRECT ne puisse se produire que sur une longue échelle de temps qui échappe à notre courte période d'observation.

C. Les MLO dans l'évolution

Il est intéressant à la fin de cette étude, de reprendre l'analyse de l'hypothèse de MARAMOROSCH, (1955), selon laquelle la gravité des symptômes chez les plantes et la bénignité des symptômes chez le vecteur feraient penser que la sélection naturelle aurait joué plus longtemps sur le vecteur et que les MLO seraient, à l'origine, des hôtes des insectes.

L'existence de CYCLES NATURELS (plantes sauvages sans symptôme et cicadelles) montre qu'en fait la sélection naturelle a joué dans l'évolution, aussi bien sur les espèces végétales que sur les espèces animales. Cette vue est confirmée par la grande adaptation intracellulaire des MLO à la plante et au vecteur et par la stabilité du cycle plante-insecte retrouvé identique dans toutes les parties du monde.

La plante n'est sensible que lorsqu'elle est importée pour la culture, c'est-à-dire étrangère à la sélection qui a pu se faire au cours de l'évolution.

Nous avons évoqué les raisons que nous avons de penser que, symétriquement, la cicadelle du CYCLE NATUREL serait non sensible, sans lésions internes, tandis qu'une cicadelle importée dans le cycle pourrait présenter des signes pathologiques.

Dans ces conditions, l'idée selon laquelle les plantes seraient plus sensibles que les vecteurs serait basée uniquement sur le fait que les maladies des plantes cultivées nous intéressent beaucoup plus que celles des cicadelles intruses.

En corollaire, nous pourrions concevoir, comme voie de recherche des vecteurs naturels d'une maladie, la recherche des signes pathologiques chez ces vecteurs. Dans ces conditions, *S. littoralis*, vecteur naturel, ne devrait pas montrer de lésions lorsqu'il est infecté par la flavescence dorée. Il en serait de même du vecteur du bois noir. Par contre, la cicadelle vectrice de la Western X disease d'Amérique du Nord, qui présente de graves lésions, serait un vecteur intrus dans le CYCLE NATUREL de cette maladie.

Nous avons vu au début de cette étude que le commensalisme de deux êtres vivants est d'autant plus ancien que leur union est plus bénéfique. Nous pensons que l'union des MLO avec la plante d'une part, et avec l'insecte vecteur d'autre part, est ancienne en ce qui concerne les partenaires du CYCLE NATUREL. Nous pouvons nous demander si cette union peut présenter un avantage sélectif.

Dans un écosystème où il existe un CYCLE NATUREL, comprenant des plantes sauvages et des cicadelles, les unes et les autres bien adaptées au procaryote intracellulaire, celui-ci protège ses hôtes végétaux et animaux contre l'arrivée de plantes et de cicadelles qui les concurrencent dans leur niche écologique. Les intrus non adaptés au MLO sont atteints par la maladie et mis en état d'infériorité. Il est évident que cette protection existe même dans le cas où toutes les plantes et toutes les cicadelles des espèces du CYCLE NATUREL ne seraient pas habitées par les MLO dans l'écosystème.

Le même raisonnement peut s'appliquer aux virus qui se transmettent naturellement par la graine, par insectes ou par nématodes. Il peut s'appliquer aussi à d'autres parasites obligatoires, protozoaires, rickettsies, rouilles ou plathelminthes, et nous éclairer sur la façon dont ces organismes, très pathogènes pour les hôtes que nous leur connaissons actuellement, ont pu traverser l'évolution sur des hôtes sauvages.

Les MLO, et peut-être aussi ces autres parasites, pourraient donc avoir eu pour effet dans l'évolution de donner aux écosystèmes une certaine stabilité dans la composition des espèces végétales et animales et de favoriser la constitution de l'individualité des écosystèmes. Or, nous savons que l'individualité des isolats et des écosystèmes est dans l'évolution indispensable à l'émergence des caractères nouveaux.

Réciproquement, ces CYCLES NATURELS de MLO, virus ou parasites s'opposent à l'introduction par l'homme de plantes nouvelles, et donc à l'agriculture. Ils s'opposent aux échanges internationaux et réservent ainsi du travail aux chercheurs... pour des millénaires.

Reçu le 2 juillet 1982.
Accepté le 24 septembre 1982.

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable de remercier le Docteur Camille FERRY de la Faculté de Médecine de Dijon, pour les entretiens que nous avons eus sur le rôle des parasites et des commensaux dans l'évolution des espèces et sur leur propre évolution.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Caudwell A., Bachelier J. C.**, 1965. Note sur un virus provoquant des proliférations des fleurs de Cuscutes. *Ann. Epiphyt.*, 16, 77-81.
- Caudwell A., Larrue J., Kuszala Catherine**, 1971. Pluralité des jaunisses de la vigne. *Ann. Phytopathol.*, 3, 95-105.
- Caudwell A., Larrue J., Kuszala Catherine**, 1978. The loss of Infectivity of the Leafhopper Vectors infected from a long Time by Yellow Type Diseases, as a Symptom of Disease. *Zentralbl. f. Bakt., Paras., Infekt., Hyg.*, 241, 228-229.
- Caudwell A.**, 1981. La Flavescence dorée de la Vigne en France. *Phytoma*, 325, 16-19.
- Delong D. M.**, 1939. A review of the genus *Scaphoideus*. *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 41, 33-45.
- Ferry C., Frochet B.**, 1980. Bird communities and the dissemination of forest plants. *Bird Census Work and Nature conservation*. DDA-Göttingen, 136-140.
- Gaertel W.**, 1965. Untersuchungen über das Auftreten und das Verhalten der *Flavescence dorée* in den Weinbaugebieten an Mosel und Rhein. *Weinb. u Keller*, 12, 347-376.
- Maramorosch K.**, 1955. Multiplication of plant viruses in Insect Vectors. *Adv. in Virus Res.*, III, 221-249. Academic press inc. New York.
- Raven P. H.**, 1970. A multiple Origin for Plastids and Mitochondria. *Science*, 169, 641.
- Ribaut H.**, 1952. *Faune de France (Homoptères)*, Lechevalier, Paris, 474 pp.
- Uyemoto J. K.**, 1976. A new disease affecting the grapevine variety de Chaunac. *Proc. Am. Phytopathol. Soc.*, 1, 146.
- Whitcomb R. F., Jensen D. D., Richardson J.**, 1967. The infection of leafhoppers by Western X-disease virus. Salivary, neutral and adipose histopathology. *Virology*, 31, 539-549.
- Whitcomb R. F., Jensen D. D., Richardson J.**, 1968. The infection of leafhoppers by Western X disease virus. Pathology in the alimentary tract. *Virology*, 34, 69-78.
- Woese C. R., Maniloff J., Zablen L. B.**, 1980. Phylogenetic analysis of the mycoplasmas. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 77, 494-498.
- Woese C.**, 1981. Les Archacobactéries. *Pour la Science*, 46, 56-59.