

Fiche informative sur les organismes de quarantaine

Verticillium* spp. sur houblon*IDENTITE**

Classement taxonomique: Fungi: Ascomycetes (anamorphe probable)

Noms communs: Verticillium Welke, Wirbelpilz-Welke (allemand)
Verticillium wilt (anglais)
Verticilosis (espagnol)
Verticilliose (français)

Liste A2 OEPP: n° 85 (sur houblon)

• ***Verticillium albo-atrum***

Nom: *Verticillium albo-atrum* Reinke & Berthold

Synonymes: *Verticillium albo-atrum* var. *caespitosum* Wollenweber
Verticillium albo-atrum var. *caespitosum* f. *pallens* Wollenweber
Verticillium albo-atrum var. *tuberosum* Rudolph

Code informatique Bayer: VERTAH

Désignation Annexe UE: II/A2 (sur houblon)

• ***Verticillium dahliae***

Nom: *Verticillium dahliae* Klebahn

Synonymes: *Verticillium dahliae* var. *longisporum* C. Stark
Verticillium dahliae var. *medium* Wollenweber
Verticillium albo-atrum auct. pro parte

Code informatique Bayer: VERTDA

Désignation Annexe UE: II/A2 (sur houblon)

Notes sur la taxonomie et la nomenclature: les deux espèces de *Verticillium* (*V. albo-atrum* et *V. dahliae*) étudiées dans cette fiche informative provoquent une verticilliose chez de nombreuses plantes-hôtes. D'un point de vue phytosanitaire, l'OEPP et la Directive Phytosanitaire de l'UE ne tiennent pour importantes que les souches qui attaquent le houblon. Ces souches sont relativement spécifiques du houblon, car elles sont plus agressives sur cette culture, mais pas au point d'être dénommées *formae speciales* ou d'avoir des noms distincts.

PLANTES-HOTES

La principale plante-hôte de *V. albo-atrum* d'un point de vue phytosanitaire en Europe est le houblon (*Humulus lupulus*). D'autres souches attaquent la luzerne (*Medicago sativa*), et ont une importance de quarantaine dans d'autres parties du monde (et l'avaient dans l'UE, jusqu'en 1992). *V. albo-atrum* attaque de nombreuses autres espèces végétales comme le concombre (*Cucumis sativus*), la pomme de terre (*Solanum tuberosum*) et la tomate (*Lycopersicon esculentum*), mais ce ne sont pas des plantes-hôtes importantes d'un point de vue phytosanitaire. *V. dahliae* attaque le houblon mais pas (ou rarement) la luzerne, ainsi qu'une gamme exceptionnellement étendue de cultures annuelles, par exemple cotonnier (*Gossypium* spp.), melon (*Cucumis melo*), colza (*Brassica napus*), fraisier (*Fragaria*

ananassa), pastèque (*Citrullus lanatus*), Solanaceae et diverses plantes ornementales. Il attaque aussi des cultures pérennes, par exemple olivier (*Olea europaea*), pistachier (*Pistacia vera*), avocatier (*Persea americana*), *Prunus* spp. et diverses essences forestières, ainsi que des adventices et même des céréales. De manière peut-être surprenante, les agrumes et les fruits à pépins sont résistants (Tjamos, 1989).

L'importance de quarantaine ne se manifeste pour ces deux *Verticillium* spp. lors d'un concours de circonstances particulières quand: (1) on signale de souches agressives relativement spécifiques de l'hôte; (2) les plantes-hôtes concernées sont importantes pour la région en question; (3) les souches ont une répartition géographique restreinte. Pour ces raisons, c'est seulement sur le houblon que ces deux espèces de *Verticillium* peuvent avoir une importance de quarantaine pour l'OEPP. Les souches concernées provoquent des infections latentes chez d'autres plantes-hôtes, mais celles-ci sont trop nombreuses pour qu'il soit utile de les considérer individuellement comme porteuses des souches houblon. Il existe d'autres souches de *Verticillium* relativement spécifiques de leurs plantes-hôtes et à répartition géographique restreinte, par exemple sur le cotonnier, mais elles n'ont pas été considérées comme des organismes de quarantaine.

REPARTITION GEOGRAPHIQUE

V. albo-atrum est largement répandu et domine *V. dahliae* dans les zones tempérées, alors que *V. dahliae* est largement répandu et dominant dans les zones tropicales et subtropicales. Les pays figurant spécifiquement sur les cartes de répartition (CMI, 1986a, 1986b) n'englobent pas tous ceux où la présence de ces champignons est probable. De plus, comme de nombreux pays, particulièrement en Europe continentale, incluaient *V. dahliae* dans *V. albo-atrum*, certains signalements de *V. albo-atrum* peuvent concerner *V. dahliae*. Il n'est de toute façon pas utile de signaler la répartition de l'espèce qui est très large, mais plutôt celle des formes spécifiques du houblon, dans la mesure où leur présence ou leur existence est reconnue par les pays concernés.

- **Verticillium albo-atrum sur houblon**

Les souches spécifiques et particulièrement agressives sur houblon ont surtout été étudiées au Royaume-Uni. Dans la majorité des autres pays où *V. albo-atrum* a été signalé sur houblon, il n'y a pas d'informations disponibles sur la spécificité ou l'agressivité. La maladie se rencontre probablement dans d'autres pays producteurs de houblon, mais probablement sous une forme modérée.

OEPP: Allemagne (verticilliose légère à modérée), Belgique, France (non confirmé), Luxembourg, Pologne, Royaume-Uni (verticilliose légère à modérée), Russie, Slovaquie.

Amérique du Nord: Etats-Unis (rars cas de verticilliose modérée en Oregon uniquement).

Océanie: Nouvelle-Zélande (rars cas de verticilliose modérée sur la South Island uniquement).

UE: présent.

Carte de répartition: voir CMI (1986a, n° 365), qui concerne le champignon sur toutes ses plantes-hôtes, pas uniquement sur houblon.

- **Verticillium dahliae sur houblon**

La verticilliose du houblon est généralement attribuée à *V. albo-atrum*, mais parfois c'est *V. dahliae* qu'on isole. Comme on peut le voir ci-dessous, les signalements nationaux spécifiques sont rares, mais la verticilliose du houblon due à *V. dahliae* peut en fait se produire chaque fois que l'hôte et le pathogène se trouvent ensemble. Jusqu'à récemment rien ne suggérait que des souches spécifiques puissent être impliquées. Bien que l'on ait signalé des souches avec des différences de pathogénicité en Allemagne (Zinkernagel, 1982), le service allemand de la protection des végétaux ne considère actuellement pas que des souches de *V. dahliae* spécifiques du houblon soient présentes dans ce pays. Une souche agressive envers le houblon a été étudiée au Royaume-Uni (Chambers *et al.*, 1985).

OEPP: Allemagne, Belgique (non confirmé), Royaume-Uni.

Asie: Azerbaïdjan.

Amérique du Nord: Etats-Unis (California, Oregon).

UE: présent.

Carte de répartition: voir CMI (1986b, n° 366), qui concerne le champignon sur toutes ses plantes-hôtes, pas uniquement sur houblon.

BIOLOGIE

Cycle biologique, dynamique des populations et seuils climatiques

La forme de survie de *V. albo-atrum* est un mycélium latent, dans le sol ou sur des résidus végétaux, à la surface du sol ou dans le sol lui-même. Le mycélium ou des conidies peuvent infecter des plantes par des racines saines ou blessées. Après l'invasion des racines, le mycélium passe dans les faisceaux vasculaires de la plante entière et provoque ensuite un dépérissement. Sur houblon, la vitesse et la gravité du développement de la maladie sont inversement proportionnels à la température du sol. L'augmentation de la verticilliose est en moyenne de 7,7% par diminution de 1°C de la température du sol. Une augmentation des précipitations accroît l'incidence de la maladie chez le houblon alors qu'une pluviosité exceptionnellement faible ou forte la réduit (Talboys & Wilson, 1970).

Une infection latente de dicotylédones adventices peut avoir lieu, ce qui rend extrêmement difficiles la détection et l'éradication de la maladie. La persistance saprophytique du champignon dans le sol est une phase de déclin, qui se produit surtout en l'absence de dicotylédones; le champignon peut disparaître sous une prairie herbacée en 3-5 ans (Sewell & Wilson, 1974).

D'après les caractéristiques biologiques présentées ci-dessus, la verticilliose est principalement une maladie qui se transmet par le sol ou les débris végétaux (c'est certainement le cas sur houblon). Dans les zones où *V. albo-atrum* est répandu, on a peu accordé de considération aux autres modes de transmission. Cependant, la récente dissémination de la verticilliose sur luzerne en Amérique du Nord a attiré l'attention sur d'autres modes (par exemple les insectes; Harper & Huang, 1984), qui peuvent ne pas être importants en épidémiologie normale mais qui peuvent introduire la maladie dans des nouvelles zones, malgré les mesures phytosanitaires prises pour éviter les modes habituels de transmission. Bien que l'on pensait autrefois que la transmission par les semences de *Verticillium* était limitée à quelques cas (par exemple chez le tournesol; Sackston & Martens, 1959), quelques exceptions ont été signalées ces dernières années, en particulier *V. albo-atrum* sur luzerne (Huang *et al.*, 1985). Les semences ont probablement été le principal mode de dissémination du pathogène vers de nouvelles zones en Amérique du Nord.

De manière générale, la biologie de *V. dahliae* est similaire à celle de *V. albo-atrum*. Le champignon survit pendant de plus longues périodes sur des particules du sol ou des débris végétaux, car il forme des microsclérotés qui sont ses formes de survies qui peuvent résister à des conditions défavorables pendant 14 ans (Wilhelm, 1955). Comme le montre sa répartition géographique, les températures chaudes sont plus favorables à *V. dahliae* qu'à *V. albo-atrum*.

Le problème des souches spécifiques d'hôtes

L'importance de quarantaine des *Verticillium* spp. est fortement liée à l'existence de souches spécifiques d'hôtes et à leurs modes d'apparition de dissémination et de sélection. Ces phénomènes sont interprétés de manière un peu différente dans chaque pays et en liaison avec les différentes plantes-hôtes, et cette fiche tente de présenter les différentes possibilités. Au Royaume-Uni, le houblon est attaqué par des souches de *V. albo-atrum* qui ont été décrites classiquement comme "modérées" (ou "sporadiques") et "progressives". Ces dernières, au moins, sont spécifiques du houblon. La verticilliose du houblon était

grave dans le sud-est du Royaume-Uni, où des souches progressives étaient présentes, jusqu'à ce que des cultivars tolérants soient cultivés partout. Dans les West Midlands, où uniquement des souches modérées étaient présentes, des cultivars sensibles pouvaient être cultivés. Cependant à la fin des années 1980 il est apparu: (1) qu'il existait une variation continue dans la gravité des souches; (2) que cette variation existait dans toutes les zones de culture du houblon du Royaume-Uni. Le modèle décrit traditionnellement de verticilliose progressive restreinte au sud-est et absente des West Midlands, ne correspondait donc plus à la réalité. La forme progressive de la maladie n'a jamais été reconnue comme une entité distincte en dehors du Royaume-Uni, même si des différences d'agressivité entre souches ont été signalées en Allemagne (Zinkernagel, 1982).

La verticilliose du houblon attribuée à *V. dahliae* est modérément sévère en Allemagne, où Zinkernagel (1982) a signalé des différences d'agressivité entre des souches de *V. dahliae* comme entre souches de *V. albo-atrum* (voir ci-dessus). Chambers *et al.* (1985) ont décrit un isolat très virulent de *V. dahliae* au Royaume-Uni. Ailleurs en Europe et hors d'Europe, la verticilliose du houblon est toujours modérée et on ne connaît pas de souches spéciales.

Il peut être utile de décrire plus en détail la situation du Royaume-Uni (Sewell & Wilson, 1984). D'anciens cultivars commerciaux comme Fuggle étaient tolérants à *V. albo-atrum*. Sous une pression sélective, des populations de *V. albo-atrum* ont apparemment donné des souches plus sévères ("progressives") (appelées V1); plus tard sont apparues les souches supervirulentes V2 et V3, qui ont surmonté la tolérance d'autres cultivars. Le classement de la résistance de quatre cultivars envers une souche hautement virulente de *V. albo-atrum* a montré que Fuggle présentait une résistance faible, Bramling Cross une résistance modérée, Wye Target une résistance forte et Wye 27/57/264 une résistance très élevée (Talboys, 1987). Clarkson & Heale (1985) ont confirmé qu'il y avait des différences significatives de pathogénicité entre trois isolats modérés (M18, M33, M50) et trois isolats progressifs (PV1, PV2, PV3) de *V. albo-atrum* du houblon testés sur Fuggle, Wye Challenger et Wye Target. Il est donc probable que les différences de souches de *V. albo-atrum* sur houblon au Royaume-Uni proviennent de la présence d'un lot spécifique de cultivars, associé à ces souches, et que ces différences n'ont pas d'importance ailleurs.

DETECTION ET IDENTIFICATION

Symptômes

Les plantes atteintes peuvent être regroupées par îlots ou réparties dans toute la houblonnière. Les symptômes sont très fréquents et graves les années humides ou dans les zones où le sol est excessivement humide en été. L'intensité de la maladie varie de saison en saison; les plantes atteintes une année peuvent sembler saines l'année suivante et pendant ensuite plusieurs années. Les premiers symptômes sur feuilles apparaissent fin juillet ou début août sous forme d'un jaunissement des feuilles inférieures qui s'étend progressivement aux feuilles placées plus haut sur la tige; la plante n'est atteinte en entier qu'occasionnellement. Les feuilles inférieures se dessèchent, se flétrissent et peuvent chuter, alors que des zones nécrotiques cunéiformes peuvent se développer sur les feuilles supérieures. Les tiges sont souvent renflées ("grosse tige") et peuvent paraître extérieurement marron et liégeuses. En entaillant ou en coupant la tige à environ 0,3-1 m de la base on révèle la décoloration marron clair caractéristique des tissus ligneux internes.

Ces symptômes sont ceux du type modéré ou fluctuant qui est le plus fréquent. Avec des souches plus agressives et des cultivars plus sensibles (cette combinaison devrait devenir de plus en plus rare dans la pratique) les symptômes peuvent être d'un type "progressif" plus grave. Un nouveau foyer commence habituellement à partir d'une plante infectée, mais lorsque les symptômes deviennent manifestes le foyer est souvent composé de plusieurs plantes infectées. Sur feuilles, l'infection commence à être visible à partir de la

fin mai. Les feuilles du bas de une ou plusieurs tiges virent au jaune. Ce jaunissement progresse vers le haut en quelques jours, et en une semaine, la moitié, ou plus de la moitié des feuilles sur les tiges touchées est jaune ou déjà morte. D'autres tiges sur les plantes atteintes peuvent commencer à présenter des symptômes. On observe parfois des bandes tigrées sur les feuilles supérieures. Après 2-3 semaines, toutes les feuilles sont mortes et ont généralement chuté, les plantes meurent souvent avant la fin de la saison. Les tiges sont rarement renflées mais présentent la décoloration interne marron caractéristique lorsqu'on les coupe. Finalement, elles noircissent. Les plantes qui survivent à l'hiver ne forment souvent que quelques tiges frêles la saison suivante qui présentent rapidement des symptômes et meurent.

Morphologie

Les conidies sont formées individuellement à l'extrémité de phialides, elles sont principalement unicellulaires mais parfois elles présentent un septum, et ont une dimension de 3,5-10,5(-12,5) x 2-4 µm. Elles sont hyalines, de forme ellipsoïdale à subcylindrique irrégulière. Les phialides sont portées par des conidiophores à ramifications verticillées dont la base est plus sombre en culture sur des tissus végétaux. Le mycélium latent marron foncé à noirâtre est la structure d'hibernation caractéristique de *V. albo-atrum*, qui ne forme ni microsclérotés ni chlamydozores. *V. dahliae*, en revanche, peut former des microsclérotés marron foncé à noirs provenant d'une seule hyphes par bourgeonnements successifs et composés de cellules renflées presque globulaires. Cette structure de latence, importante épidémiologiquement a une forme qui varie, allongée à sphérique irrégulière, et un diamètre de 15-50(-100) µm. Consulter aussi Hawksworth & Talboys (1970).

Méthodes de détection et d'inspection

On peut facilement identifier *V. albo-atrum* après isolation à partir de tissus végétaux suspects (tiges ou plantes), ainsi que *V. dahliae* après isolation à partir du xylème de racines, tiges, branches, rameaux et même de feuilles et de graines de plantes-hôtes suspectes. Les efforts récents pour détecter ces deux espèces de champignons se sont surtout portés sur l'utilisation des sondes d'hybridation d'ADN (Heale *et al.*, 1990; Robb *et al.*, 1990). Un test ELISA est utilisé en France pour *V. albo-atrum* pour analyser les pélargoniums certifiés (OEPP/EPPO, 1992).

MOYENS DE DEPLACEMENT ET DE DISPERSION

Comme ce sont des champignons transmis par le sol, les *Verticillium* spp. ne se disséminent pas facilement sur de longues distances. En général le transport par l'homme de terre, de plantes avec un sol d'accompagnement (bulbes et tubercules) ou de matériel de plantation est le mode de dissémination le plus probable vers de nouvelles zones. C'est pourquoi on a appliqué au Royaume-Uni des restrictions sur les déplacements de matériel de plantation de houblon, de sol et de machines ainsi que des tuteurs à houblon afin d'essayer d'éviter la dissémination de la verticilliose progressive à partir du sud-est de l'Angleterre.

NUISIBILITE

Impact économique

V. albo-atrum et *V. dahliae* provoquent généralement une maladie modérée du houblon qui peut néanmoins être grave lorsque des souches agressives attaquent des cultivars sensibles. C'est ainsi que le pathogène a pratiquement éliminé la culture du houblon dans le sud-est de l'Angleterre dans les années 1940, mais la sélection de cultivars tolérants à la verticilliose ainsi que l'application de diverses mesures agronomiques ont permis de maintenir la production. L'apparition de souches capables d'attaquer les cultivars tolérants constitue la principale menace pour le secteur du houblon en Angleterre (Talboys, 1987). Ailleurs, la

verticilliose du houblon n'a qu'une importance modérée et n'a jamais présenté de problèmes particuliers comme au Royaume-Uni.

Lutte

L'utilisation de matériel de plantation indemne de maladie est essentielle chez le houblon. La lutte dépend aussi de l'utilisation de cultivars résistants comme cela a été présenté dans le paragraphe 'Biologie'.

Risque phytosanitaire

EPPO a classé les souches de *V. albo-atrum* et *V. dahliae* attaquant le houblon comme organismes de quarantaine A2 (OEPP/EPPO, 1982), mais aucune autre organisation régionale de protection des végétaux ne l'a fait. La principale justification de cette position est l'hypothèse de l'existence de souches distinctes "progressives" qui sont absentes de certaines zones (en particulier des zones de production de houblon dans les West Midlands en Angleterre). Si l'on accepte l'existence d'une variation continue de l'agressivité dans toutes les zones productrices de houblon du Royaume-Uni, le statut de quarantaine de ces *Verticillium* spp. sur houblon doit probablement être révisé. Une lutte sujette à réglementation reste peut-être appropriée mais plutôt sous forme d'un schéma de certification du matériel de plantation.

MESURES PHYTOSANITAIRES

Au Royaume-Uni des mesures étaient prises pour éviter la dissémination des souches progressives de *V. albo-atrum* sur houblon. Elles impliquaient l'arrachage et la destruction des plantes malades, la mise en prairie des zones infestées pendant plusieurs années et l'exclusion des plantations atteintes comme sources de matériel de multiplication. En principe, seul le matériel de plantation certifié était autorisé à être transporté. Les déplacements de tuteurs à houblon usagés et d'équipement de récolte étaient interdits. Enfin, dans les zones où la verticilliose progressive n'était pas présente, on ne pouvait cultiver que des cultivars sensibles (afin de pouvoir détecter facilement les attaques). La récente modification de la théorie sur la verticilliose du houblon au Royaume-Uni s'est traduit, en particulier, par une modification de ces règlements. On n'essaie plus d'éradiquer la maladie et les restrictions sur les choix de cultivars ont été levées. En revanche, les restrictions sur le matériel de plantation, les tuteurs usagés et les équipements sont maintenues.

L'OEPP recommande (OEPP/EPPO, 1990) que le matériel de plantation de houblon provienne d'un champ indemne de verticilliose au cours des 5 dernières années et que les envois ainsi que leurs plantes-mères se soient révélées indemnes de la maladie lors de la dernière période de végétation. Ces mesures conviennent aussi bien pour un schéma national de certification que pour la certification phytosanitaire internationale.

BIBLIOGRAPHIE

- Chambers, D.A.; Talboys, P.W.; Davies, M.K. *et al.* (1985) Diseases of hops. In: *Report East Malling Research Station for 1984*, pp. 179-183.
- Clarkson, J.M.; Heale, J.B. (1985) Pathogenicity and colonization studies on wild-type and auxotrophic isolates of *Verticillium albo-atrum* from hop. Heterokaryon compatibility and genetic recombination within a host plant between hop wilt isolates of *Verticillium albo-atrum*. *Plant Pathology* **34**, 119-128, 129-138.
- CMI (1986a) *Distribution Maps of Plant Diseases* No. 365 (edition 4). CAB International, Wallingford, Royaume-Uni.
- CMI (1986b) *Distribution Maps of Plant Diseases* No. 366 (edition 4). CAB International, Wallingford, Royaume-Uni.

- Harper, A.M.; Huang, H.C. (1984) Contamination of insects by the plant pathogen *Verticillium albo-atrum* in an alfalfa field. *Environmental Entomology* **13**, 117-120.
- Hawksworth, D.L.; Talboys, P.W. (1970) *Verticillium dahliae*. *CMI Descriptions of Pathogenic Fungi and Bacteria* No. 256. CAB International, Wallingford, Royaume-Uni.
- Heale, J.B.; Fabb, A.; Bainbridge, B. (1990) DNA restriction fragment length polymorphism studies applied to strains of *Verticillium albo-atrum* from hop compared with other host strains of *V. albo-atrum* and *V. dahliae*. In: *Abstracts of the 5th International Verticillium Symposium, Leningrad, USSR*, p. 96.
- Huang, H.C.; Hanna, M.R.; Kokko, E.G. (1985) Mechanisms of seed contamination by *Verticillium albo-atrum* in alfalfa. *Phytopathology* **75**, 482-488.
- OEPP/EPPO (1982) Data sheets on quarantine organisms No. 85, Hop-infecting strains of *Verticillium albo-atrum* and *V. dahliae*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **12** (1).
- OEPP/EPPO (1990) Exigences Spécifiques de Quarantaine. *Document technique OEPP* n° 1008.
- OEPP/EPPO (1992) Schéma de certification n° 3. Certification sanitaire du pèlargonium. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* **22**, 285-296.
- Robb, J.; Hu, X.; Schmidt, J.; Nazar, R. (1990) DNA hybridization probes for the identification and quantification of *V. dahliae* and *V. albo-atrum*. In: *Abstracts of the 5th International Verticillium Symposium, Leningrad, USSR*, p. 97.
- Sackston, W.E.; Martens, J.W. (1959) Dissemination of *Verticillium albo-atrum* on seed of sunflower (*Helianthus annuus*). *Canadian Journal of Botany* **37**, 759-768.
- Sewell, G.W.F.; Wilson, J.F. (1974) The influence of normal tillage and non-cultivation on verticillium wilt of the hop. *Annals of Applied Biology* **76**, 37-47.
- Sewell, G.W.F.; Wilson, J.F. (1984) The nature and distribution of *Verticillium albo-atrum* strains highly pathogenic to the hop. *Plant Pathology* **33**, 39-51.
- Talboys, P.W. (1987) Verticillium wilt in English hops: retrospect and prospect. *Canadian Journal of Plant Pathology* **9**, 68-77.
- Talboys, P.W.; Wilson, J.F. (1970) Effect of temperature and rainfall on the incidence of wilt (*Verticillium albo-atrum*) in hops. *Annals of Applied Biology* **66**, 51-58.
- Tjamos, E.C. (1989) Problems and prospects in controlling verticillium wilt. In: *Vascular wilt diseases of plants* (Ed. by Tjamos, E.C.; Beckman, C.), pp. 441-456. Springer-Verlag, Berlin, Allemagne.
- Wilhelm, S. (1955) Longevity of the verticillium wilt fungus in the laboratory and in the field. *Phytopathology* **45**, 180-181.
- Zinkernagel, V. (1982) Zur Entwicklung von *Verticillium* spp. in anfälligen und toleranten Hopfensorten nach natürlicher und künstlicher Infektion.. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* **89**, 205-218.