

AFPP – 23^e CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 6, 7 ET 8 DÉCEMBRE 2016

**DIFFÉRENCES DE CAPACITÉS D'INDUCTION DE LA GERMINATION DE DEUX PATHOVARS
D'OROBANCHE RAMEUSE SUR UNE GAMME D'HÔTES DES FAMILLES DES BRASSICACÉES ET
FABACÉES**

R. PERRONNE^{(1,2),*}, S. GIBOT-LECLERC^{(1),*}, F. DESSAINT⁽¹⁾, C. REIBEL⁽¹⁾ et V. LE CORRE⁽¹⁾

⁽¹⁾Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France
stephanie.gibot-leclerc@agrosupdijon.fr

⁽²⁾UMR GQE – Le Moulon, INRA, Univ Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-91190, Gif-sur-Yvette, France

*Les deux auteurs ont également contribué à la rédaction de cet article
remi.perronne@moulon.inra.fr

RÉSUMÉ

L'orobanche rameuse (*Phelipanche ramosa* (L.) Pomel) est une adventice holoparasite obligatoire causant d'importantes pertes de rendement dans différentes cultures, et notamment en France dans les parcelles de colza d'hiver. Le taux de germination des graines d'orobanche rameuse, variable entre espèces hôtes, constitue une information importante afin d'identifier le statut des espèces adventices présentes dans la culture (hôte ou non-hôte). Dans cette étude, réalisée en conditions *in vitro*, nous nous sommes focalisés sur deux familles botaniques et deux pathovars d'orobanche rameuse dominants en France. Nous montrons que l'espèce hôte constitue le principal facteur explicatif du taux de germination des graines et que ce taux n'est pas affecté par le pathovar. Parmi les espèces étudiées, le lotier corniculé (*Lotus corniculatus* L.) induit un taux de germination moyen de près de 90% et pourrait représenter un candidat intéressant comme espèce d'interculture dans les parcelles infestées.

Mots-clés : *Phelipanche ramosa*, taux de germination, pathovar « colza », pathovar « chanvre », log odds ratio.

ABSTRACT

DIFFERENCES IN THE GERMINATION ABILITIES OF TWO PATHOVARS OF BRANCHED BROOMRAPE ON BRASSICACEAE AND FABACEAE HOSTS

Branched broomrape (*Phelipanche ramosa* (L.) Pomel) is a holoparasite weed causing significant yield losses on several crops, especially in France on winter oilseed rape fields. The ability to induce germination of seeds of branched broomrape, variable between host species, represent an important information to identify the status of weed species present in the crop (host or non-host). In this study, conducted in *in vitro* conditions, we focused on two botanical families and two dominant pathovars of branched broomrape in France. We show that the host species is the only important explanatory factor of seed germination rate, the latter being not affected by the pathovar. Among the species studied, the birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus* L.) induce a mean germination rate of almost 90% and could be an interesting candidate as intercrop species in infested plots.

Keywords: *Phelipanche ramosa*, germination rate, «oilseed rape» pathovar, «hemp» pathovar, log odds ratio.

INTRODUCTION

L'orobanche rameuse (*Phelipanche ramosa* (L.) Pomel) est une plante holoparasite obligatoire envahissant le système racinaire de nombreuses espèces de dicotylédones par l'intermédiaire d'un haustorium, organe spécialisé permettant la fixation du parasite puis le prélèvement des ressources (Parker et Riches, 1993). L'induction de la germination des graines d'orobanche rameuse représente la première étape de ce processus (Bouwmeester *et al.*, 2003). Cette étape implique la présence de stimulants de germination tels que les strigolactones (Yoneyama *et al.*, 2010) et les isothiocyanates (Auger *et al.*, 2012, Gauthier *et al.*, 2012), conditionnant ainsi la gamme d'espèces hôtes potentielles, c.à.d. susceptible d'induire cette reconnaissance par la graine de la plante parasite (Yoshida et Shirasu, 2012).

En France, l'orobanche rameuse a connu une expansion massive dans les parcelles de colza d'hiver (*Brassica napus* subsp. *napus* L.) depuis la fin des années 1990. Cette culture est devenue l'hôte principal de cette plante parasite qui était auparavant principalement inféodée aux cultures de chanvre (*Cannabis sativa* L.), de tabac (*Nicotiana tabacum* L.) et de tomate (*Lycopersicon esculentum* L.) dans le sud-ouest de la France. Dans le contexte actuel, aucun herbicide n'a été homologué en France afin de lutter contre l'orobanche rameuse et aucune résistance variétale majeure et durable n'a été identifiée chez les espèces cultivées parasitées, bien qu'il existe une gamme de tolérance à l'orobanche rameuse parmi les variétés de colza disponibles (Gauthier *et al.*, 2012). Son contrôle repose donc d'une part sur la prévention de la contamination de nouvelles zones géographiques (via notamment des mesures de quarantaine, le nettoyage des outils de travail du sol et des machines de récolte), et d'autre part sur la réduction du stock de graines d'orobanche rameuse dans le sol. Différentes techniques sont alors mises en oeuvre telles que la fumigation, la solarisation, l'induction de « germinations suicides » via l'usage de faux-hôtes en tant que couvert d'interculture, l'usage de cultures pièges¹, le contrôle biologique ou encore la réduction de la gamme des cultures hôtes à l'échelle d'une succession culturale (Parker et Riches, 1993 ; Rubiales *et al.*, 2009 ; Jestin *et al.*, 2014). En cas d'infestations importantes d'une parcelle agricole, pouvant causer d'importantes pertes de rendement, voire un épuisement complet de l'hôte (Gibot-Leclerc *et al.*, 2012), cela peut conduire à l'abandon de la culture concernée ainsi que des autres cultures hôtes de l'orobanche rameuse de la succession culturale pour une longue période. En effet, les graines d'orobanche rameuse peuvent rester viables durant plus d'une dizaine d'années dans le sol, les parcelles contaminées pouvant compter jusqu'à plusieurs dizaines de millions de graines par mètre carré du fait du niveau très élevé de production de graines de cette plante parasite (de 100 000 à 1 000 000 par hampe florale; Gibot-Leclerc *et al.*, 2006).

La réduction des cultures hôtes à l'échelle d'une succession culturale, notamment au profit d'espèces généralement considérées comme immunes telles que les céréales, pourrait cependant ne pas assurer la réduction effective du stock de graines d'orobanche rameuse dans le sol. En effet, certaines espèces adventices sont également parasitées par l'orobanche rameuse et peuvent alors assurer le relais de l'infestation en absence de cultures hôtes (Boulet *et al.*, 2001 ; Gibot-Leclerc *et al.*, 2003), voire augmenter le stock de graines de cette plante parasite durant les périodes d'interculture ou de jachère, notamment lorsque les espèces adventices dominantes sont connues pour être des hôtes préférentiels de l'orobanche rameuse. La caractérisation des capacités d'induction de la germination des graines d'orobanche rameuse d'un grand nombre d'espèces adventices s'avère donc importante notamment afin de connaître le statut des espèces adventices (hôte, non-hôte, faux-hôte) et afin d'identifier des espèces pouvant jouer potentiellement le rôle de cultures pièges.

Le taux de germination des graines d'orobanche rameuse s'avère variable pour une même espèce cultivée (Gibot-Leclerc *et al.*, sous presse). Ces différences de réponses semblent largement associées à l'existence de trois pathovars d'orobanche rameuse génétiquement distincts (Le Corre *et al.*, 2014), chacun étant préférentiellement associé à une culture hôte, c.à.d. le colza, le tabac et le

¹Les espèces faux-hôtes produisent des exsudats racinaires induisant la germination des graines d'orobanche rameuse mais ne permettant pas la fixation de l'haustorium à la racine, tandis que les espèces pièges produisent des exsudats racinaires induisant des taux de germination élevés des graines d'orobanche rameuse, ces espèces pièges étant alors préférentiellement parasitées puis détruites par l'agriculteur avant production de graines .

chanvre. Par ailleurs, ces différences de réponses ne se limitent pas aux seules espèces cultivées, les espèces adventices induisant également un taux de germination variable selon le pathovar d'orobanche rameuse considéré (Gibot-Leclerc et *al.*, sous presse).

Dans la suite de cette étude, nous nous focaliserons sur deux familles botaniques connues pour être préférentiellement parasitées par l'orobanche rameuse, ainsi que sur les deux pathovars « O-colza » et « O-chanvre » représentant les pathovars présents majoritairement dans les principales zones infestées en France (c.à.d. pour le colza, les départements de Charente-Maritime, Charente, Vienne, Deux-Sèvres et Vendée, et pour le chanvre, le département de l'Aube, (Jestin et *al.*, 2014 ; Le Corre et *al.*, 2014) afin de caractériser la capacité de germination de l'orobanche rameuse sur 25 espèces adventices présentes dans différentes tribus plus ou moins proches phylogénétiquement dans chacune des deux familles. Les objectifs de cette étude ont été (1) d'évaluer l'effet du pathovar, de l'espèce hôte - ou de la tribu - et de l'interaction 'pathovar × espèce hôte' sur le taux de germination des graines d'orobanche rameuse, (2) de classer les espèces hôtes selon leur capacité d'induction de la germination comparativement au colza dans les mêmes conditions expérimentales, le colza étant alors considéré comme espèce de référence.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

MATERIEL VEGETAL

Les graines d'orobanche rameuse sont issues de populations collectées dans des parcelles agricoles présentant une forte infestation dans les zones géographiques les plus touchées pour chaque culture hôte. Les graines du pathovar « O-colza » proviennent de Charente-Maritime (Savarit 46° 07' 42" N, 00° 50' 57" O, Saint-Jean d'Angély 45° 56' 39" N, 00° 31' 16" O) et celles du pathovar « O-chanvre » proviennent de l'Aube (Pont-sur-Seine 48° 31' 11" N, 03° 35' 44" E) et de Haute-Saône (Neuville-lès-Champlitte 47° 36' 58" N, 05° 30' 51" E).

Les plantes hôtes ont été choisies parmi les Brassicacées et les Fabacées, ces deux familles botaniques étant connues pour être préférentiellement parasitées par l'orobanche rameuse (Parker et Riches, 1993). Le taux de germination des graines d'orobanche rameuse a été estimé pour 26 espèces (15 Brassicacées et 11 Fabacées; Tableau I).

DISPOSITIF EXPERIMENTAL: CO-CULTURE *IN VITRO* DES ESPECES HOTES ET DE L'OROBANCHE RAMEUSE

La co-culture *in vitro* en conditions stériles a pour objectif de déterminer si les exsudats racinaires des espèces hôtes testées ont la capacité d'induire la germination des graines d'orobanche rameuse. Une désinfection des graines d'orobanche rameuse est tout d'abord réalisée, puis une centaine de graines sont déposées sur un disque de papier Whatman® GF/A, et cinq disques sont déposés sur une feuille de papier Whatman® GF/A au fond d'une boîte de Pétri (Ø 90mm) et hydratés. Les boîtes de pétri sont placées à l'obscurité à 20°C durant 14 jours afin de préconditionner les graines d'orobanche rameuse (Gibot-Leclerc et *al.*, 2004). En parallèle, une désinfection est également réalisée sur les graines des espèces hôtes, puis trois graines sont placées dans une boîte en plastique rectangulaire dans laquelle a été coulée une solution nutritive de Murashige et Skoog (MS ½) contenant 1% d'agar. Les boîtes plastiques sont placées dans une chambre de culture climatisée à une température de 23 ± 1°C (jour) et de 18 ± 1°C (nuit) présentant une durée de photopériode de 16 h à 70 μmol m⁻² s⁻¹. Après développement du système racinaire de la plante hôte, les cinq disques de papier Whatman® GF/A présentant les graines d'orobanche rameuse préconditionnées sont transférées sur les racines de la plante hôte. Après trois semaines de co-culture orobanche rameuse-espèce hôte (température de 23 ± 1°C le jour, de 18 ± 1°C la nuit, photopériode de 16h à 70 μmol m⁻² s⁻¹), les disques de papier sont retirés et le nombre de graines d'orobanche rameuse germées et non germées est compté sous microscope.

Compte tenu du nombre d'espèces considérées et de la variabilité connue des taux de germination au sein d'une même espèce hôte entre pathovars et au sein de chaque pathovar (Gibot-Leclerc et *al.*, sous presse), plusieurs sessions expérimentales ont été conduites, parfois durant

différentes années, afin d'évaluer le taux de germination moyen des graines d'orobanche rameuse (Tableau I). Ces sessions sont cependant toutes réalisées dans les mêmes conditions de co-culture *in vitro*.

Tableau I : Liste des espèces de Brassicacées (en haut) et de Fabacées (en bas), ainsi que leur code EPPO, leur tribu, le nombre de répétitions de co-culture *in vitro* réalisé (pathovar « O-chanvre » à gauche, pathovar « O-colza » à droite, séparés par une barre verticale) et le taux de germination moyen des graines d'Orobanche rameuse pour les deux pathovars (en %).

Lists of Brassicaceae (top) and Fabaceae species (bottom), as well as their EPPO code, their tribes, the number of experimental repetitions performed (« O-hemp » pathovar at left, « O-oilseed rape » pathovar at right, separated by a vertical line) and the average rate of germination of branched broomrape for pathovars (in %).

espèce hôte	EPPO	tribu	répétition	taux de germination moyen	
				« O-chanvre »	« O-colza »
BRASSICACÉES					
<i>Brassica rapa</i> L.	BRSRA	Brassicaceae	3 3	2,4	2,7
<i>Brassica napus subsp. napus</i> L. (winter)	BRSNW	Brassicaceae	8 11	8,5	18,0
<i>Eruca vesicaria subsp sativa</i> (Miller) Thell.	ERUVE	Brassicaceae	3 3	35,9	0,1
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	RAPRA	Brassicaceae	5 5	4,6	13,5
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) Allioni	RASRU	Brassicaceae	3 3	1,9	0,2
<i>Sinapis arvensis</i> L.	SINAR	Brassicaceae	5 5	23,5	18,2
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	ARBTH	Camelineae	7 8	28,8	34,0
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	BARVU	Cardamineae	5 5	6,6	12,7
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	CAPBP	Camelineae	5 5	1,1	1,6
<i>Capsella rubella</i> Reut.	CAPRU	Camelineae	5 5	1,2	0,1
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	CARHI	Cardamineae	8 8	49,8	45,4
<i>Cardaria draba</i> L.	CADDR	Lepidieae	4 4	31,8	27,3
<i>Lepidium campestre</i> (L.) R. Br.	LEPCA	Lepidieae	5 5	14,6	33,8
<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	SSYOF	Sisymbrieae	5 5	6,7	1,5
<i>Thlaspi arvense</i> L.	THLAR	Thlaspideae	2 3	21,9	1,7
FABACÉES					
<i>Lathyrus latifolius</i> L.	LTHLA	Fabeae	1 4	0,2	0,2
<i>Vicia cracca</i> L.	VICCR	Fabeae	2 5	0,4	0,1
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	ONBVI	Hedysareae	2 5	0,0	2,8
<i>Lotus corniculatus</i> L.	LOTCO	Loteae	4 6	45,9	89,8
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	LOTPE	Loteae	1 5	68,9	62,9
<i>Medicago lupulina</i> L.	MEDLU	Trifolieae	3 6	0,3	0,8
<i>Melilotus altissimus</i> Thuill.	MEUAT	Trifolieae	1 3	23,8	6,8
<i>Melilotus sulcata</i> Desf.	MEUSU	Trifolieae	1 4	0,0	8,4
<i>Trifolium album</i> Loisel.	MEUAL	Trifolieae	4 6	0,1	5,8
<i>Trifolium pratense</i> L.	TRFPR	Trifolieae	4 6	0,1	0,3
<i>Trifolium repens</i> L.	TRFRE	Trifolieae	3 6	1,1	2,1

ANALYSES STATISTIQUES

Le taux de germination a été calculé en sommant les résultats obtenus pour l'ensemble des disques de papier présents sur une même plante et sur les trois plantes contenues dans une même boîte. Afin d'estimer le pouvoir explicatif du pathovar d'orobanche rameuse, de l'espèce hôte et de l'interaction 'pathovar × espèce hôte', un modèle logistique quasi-binomial a été appliqué sur les données – du fait de la forte surdispersion des valeurs – puis une analyse de déviance a été conduite, basée sur le test de Fisher (Zuur et *al.*, 2009). La déviance associée à l'éventuel effet de la session expérimentale a été prise en compte avant d'analyser les effets des autres facteurs. Par ailleurs, compte tenu de la structuration phylogénétique du jeu de données, c.à.d. deux familles botaniques et plusieurs tribus par famille, nous avons estimé le pouvoir explicatif de la tribu, sur la base d'un modèle comparable à celui présenté ci-dessus, mais en remplaçant l'espèce hôte par la tribu. Compte tenu du dispositif expérimental, une même session expérimentale ne couvrant pas l'ensemble des espèces des deux familles botaniques étudiées, nous avons choisi de présenter les résultats pour chaque famille considérée séparément.

Dans le but de comparer la capacité d'induction de la germination du colza et des espèces hôtes étudiées, nous avons par ailleurs calculé pour chaque espèce hôte, le logarithme de l'odds ratio (par la suite $\log OR$, équation de l'odds ratio [1]) en considérant le taux de germination des graines d'Orobanche rameuse sur colza durant la même session expérimentale comme référence. Un $\log OR$ inférieur à 0 indique que la probabilité que l'orobanche rameuse germe sur l'espèce hôte est inférieure à la probabilité qu'elle germe sur colza, et inversement un $\log OR$ supérieur à 0 indique que la probabilité que l'orobanche rameuse germe sur l'espèce hôte est supérieure à la probabilité qu'elle germe sur colza dans des conditions expérimentales identiques.

$$OR = \frac{p/(1-p)}{q/(1-q)} \quad [1]$$

avec p correspondant au taux de germination d'une graine d'orobanche rameuse en présence d'une espèce hôte et q correspondant au taux de germination d'une graine d'orobanche rameuse en présence de colza. Seul le pathovar « O-colza » a été considéré dans cette comparaison, celui-ci étant le pathovar majoritaire dans la principale zone infestée par l'orobanche rameuse sur la culture de colza. Les $\log OR$ des différentes espèces hôtes ont été estimés sur la base d'un modèle quasi-binomial n'intégrant que deux variables explicatives du fait des résultats obtenus lors de la précédente analyse statistique: l'espèce hôte et la session expérimentale. Un modèle a été appliqué pour chacune des familles séparément afin d'estimer les $\log OR$ dans des conditions expérimentales similaires.

RÉSULTATS

INFLUENCE DE L'ESPECE HOTE, DE LA TRIBU ET DU PATHOVAR SUR LE TAUX DE GERMINATION DES GRAINES D'OROBANCHE RAMEUSE

La co-culture *in vitro* a permis de mettre en évidence des capacités d'induction de la germination des graines d'orobanche rameuse du pathovar « O-colza » par l'ensemble des 26 espèces hôtes considérées et de celles du pathovar « O-chanvre » sur la très grande majorité des espèces à l'exception des espèces *O. viciifolia* (ONBVI) et de *M. sulcata* (MEUSU) (Tableau I). Le taux de germination des graines d'orobanche rameuse en présence d'une espèce hôte potentielle varie très largement, de 0,1% pour certaines espèces de trèfles *T. album* (MEUAL), *T. pratense* (TRFPR), de vesces (VICCR) ou la roquette (ERUVE), jusqu'à près de 90% pour le lotier corniculé (LOTCO) en présence de graines d'orobanche rameuse du pathovar « O-colza » (Tableau I). Dans la cadre de ces expérimentations, le colza d'hiver induit lui-même des taux de germination élevés, et en moyenne plus élevés sur des graines du pathovar « O-colza » comparé au pathovar « O-chanvre » (18% vs 8,5%).

Sur la base d'analyses de déviance suivant un modèle logistique quasi-binomial, le taux de germination des graines d'orobanche rameuse est avant tout expliqué par la nature de l'espèce hôte ou de sa tribu (Tableau IIA-IIB) et ce pour les deux familles botaniques, la session expérimentale ayant un pouvoir explicatif comparativement réduit, et statistiquement significatif uniquement pour la famille

des Brassicacées. Le pathovar d'Orobanche rameuse considéré – c.à.d. « O-colza » ou « O-chanvre » – ne semble pas influencer le taux de germination des graines et aucune interaction entre le pathovar et l'espèce hôte (Tableau IIA) ou la tribu (Tableau IIB) n'a été identifiée.

COMPARAISON DES CAPACITES D'INDUCTION DE LA GERMINATION PAR LE COLZA ET LES ESPECES HOTES

Sur la base des expérimentations en co-culture, en calculant un logOR comparant chaque espèce hôte au colza considéré comme espèce de référence et en se focalisant sur le pathovar « O-colza » via un modèle quasi-binomial intégrant l'espèce hôte et la session expérimentale comme variables explicatives, il apparaît que la majorité des espèces étudiées ont en moyenne des capacités d'induction de la germination plus faibles que le colza dans les mêmes conditions expérimentales (Figure 1). Cependant, beaucoup d'espèces hôtes présentent une variabilité élevée de leur taux de germination, expliquant que seulement 11 espèces hôtes présentent un logOR significativement différent de celui du colza (Figure 1). Parmi ces espèces, davantage de Brassicacées présentent des taux de germination significativement plus élevés que le colza (*C. hirsuta*, *A. thaliana*, *L. campestre*, respectivement CARHI, ARBTH, LEPCA) tandis que parmi les Fabacées, seul *L. corniculatus* (LOTCO) a des capacités d'induction de la germination significativement beaucoup plus élevées que celles du colza, tandis que les Fabeae et Trifolieae présentent des capacités d'induction de la germination souvent significativement plus faibles que celles du colza (Figure 1).

Tableau II: Analyse de déviance basée sur un modèle quasi-binomial appliqué sur les données de 15 espèces hôtes de la famille des Brassicacées (à gauche) et 11 espèces hôtes de la famille des Fabacées (à droite) considérées séparément. La déviance associée à l'éventuel effet de la session expérimentale a été prise en compte avant d'analyser les effets des autres facteurs. La *P-value* est obtenue par un test de Fisher. A: facteurs explicatifs: la session expérimentale, le pathovar, l'espèce hôte et l'interaction 'pathovar × espèce hôte'. B: facteurs explicatifs: la session expérimentale, le pathovar, la tribu et l'interaction 'pathovar × tribu'.

Analysis of deviance for the germination rate of seeds of branched broomrape based on a quasi-binomial model based on 15 host species of Brassicaceae (left) and 11 species of Fabaceae (right) families considered separately. The deviance associated with the potential effect of the experimental session was taken into account before assessing the effects of the other explanatory variables. P-value based on F-test. A: explanatory factors: experimental session, pathovar, host species and the interaction 'pathovar × host species'. B: explanatory factors: experimental session, pathovar, tribe and the interaction 'pathovar × tribe'.

A - facteurs explicatifs	BRASSICACÉES			FABACÉES		
	ddl	F (statistique)	P(>F)	ddl	F (statistique)	P(>F)
session expérimentale	1	18,1394	< 0,001 ***	2	2,1223	0,129 n.s.
pathovar	1	0,0028	0,958 n.s.	1	1,9757	0,167 n.s.
espèce hôte	14	11,9323	< 0,001 ***	10	28,3004	< 0,001 ***
pathovar × espèce hôte	14	1,7785	0,114 n.s.	10	0,9576	0,489 n.s.
B - facteurs explicatifs	ddl	F (statistique)	P(>F)	ddl	F (statistique)	P(>F)
session expérimentale	1	9,2574	0,003**	2	1,1822	0,312 n.s.
pathovar	1	0,0014	0,969 n.s.	1	1,0905	0,300 n.s.
tribu	5	6,1421	< 0,001 ***	3	49,9628	< 0,001 ***
pathovar × tribu	5	0,6222	0,683 n.s.	3	0,0325	0,992 n.s.

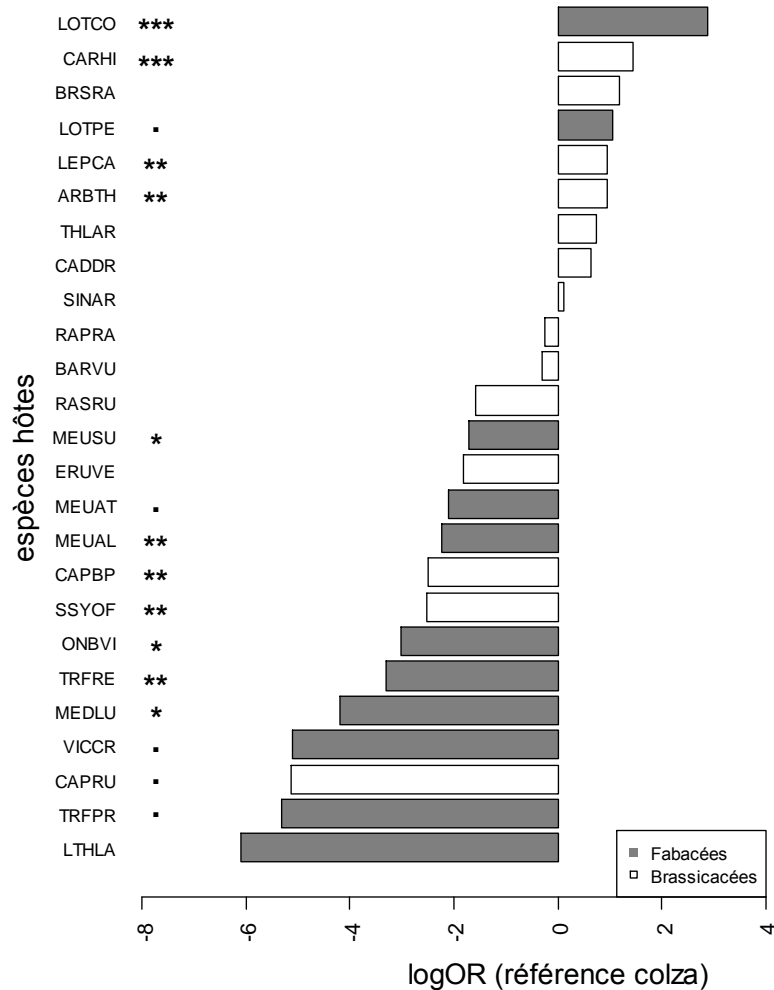


Figure 1: Valeur moyenne du logOR du taux de germination des graines d'orbanche rameuse pour 25 espèces d'hôtes des familles des Brassicacées et Fabacées pour le pathovar « O-colza » en considérant le taux de germination des graines d'orbanche rameuse sur colza durant la même session expérimentale comme référence. En gris, les Fabacées. En blanc, les Brassicacées. Les espèces hôtes dont le logOR est significativement différent de zéro (avec le colza considéré comme espèce de référence) sont indiquées : '****' $P < 0.001$, '***' $P < 0.01$, '**' $P < 0.05$, '.' $P < 0.1$. Les p -values sont estimées via un modèle quasi-binomial appliqué sur les données des espèces hôtes des familles des Brassicacées et Fabacées considérées séparément, avec pour variables explicatives l'effet de l'espèce hôte et celui la session expérimentale.

Average value of the rate of germination of branched broomrape seeds for 25 host species of Brassicaceae and Fabaceae families for « O-oilseed rape » pathovar, considering the rate of germination of branched broomrape seeds on oilseed rape in the same experimental repetition as reference. In gray, Fabaceae species. In white, Brassicaceae species. Host species with a logOR significantly different from zero (with oilseed rape considered as a reference) are indicated: '****' $P < 0.001$, '***' $P < 0.01$, '**' $P < 0.05$, '.' $P < 0.1$. P -values are based on a quasi-binomial model applied to the data of the host species of the Brassicaceae and Fabaceae families considered separately, with two explanatory variables, the host species and the experimental session.

DISCUSSION

Cette étude de co-culture *in vitro* a tout d'abord mis en évidence que l'ensemble des 26 espèces étudiées – le colza et 25 espèces adventices – ont la capacité d'induire la germination des graines du pathovar « O-colza » et, à deux exceptions près, les graines du pathovar « O-chanvre ». Ces résultats confirment la très large gamme d'espèces hôtes pouvant induire la germination des graines d'orobanche rameuse (Boulet et al., 2001 ; Gibot-Leclerc et al., 2003). Les taux de germination apparaissent cependant très variables entre espèces adventices hôtes évaluées dans le cadre de cette étude. De nombreuses espèces adventices étudiées présentent des taux de germination plus faibles que celui du colza d'hiver dans les mêmes conditions expérimentales. L'espèce hôte représentée dans cette étude, l'unique facteur largement explicatif du taux de germination des graines d'orobanche rameuse, mais la tribu semble également constituer un niveau phylogénétique pertinent pour estimer le taux de germination, les espèces d'une même tribu présentant souvent des taux de germination assez comparables. Au contraire, les capacités d'induction de la germination des espèces hôtes ne semblent pas affectées par les pathovars d'orobanche rameuse testés dans cette étude, même s'il existe une certaine variabilité dans le taux de germination moyen entre les deux pathovars. Néanmoins, ce résultat n'est pas généralisable à d'autres pathovars. D'après une précédente étude (Gibot-Leclerc et al., sous presse), le pathovar « O-tabac » se caractérise en effet par un taux de germination beaucoup plus élevé sur la même gamme d'espèces adventices Brassicacées et un taux de germination beaucoup plus faible sur colza.

Compte tenu de l'importance des deux pathovars « O-chanvre » et « O-colza » dans les deux principales zones de culture infestées par l'orobanche rameuse en France (zone est et zone sud-ouest ; Jestin et al., 2014 ; Le Corre et al., 2014), le résultat de la présente étude apparaît important. En effet, considéré conjointement avec le pouvoir explicatif élevé de la tribu phylogénétique, ce résultat suggère qu'une série exhaustive d'expériences de co-culture *in vitro* de l'ensemble des combinaisons 'espèce hôte x pathovar' pourrait être réduite à l'analyse d'une espèce adventice par tribu (ex. l'espèce connue pour être dominante dans la culture d'intérêt infestée) et pour un pathovar (ex. le pathovar dominant dans la zone d'étude) sans d'importantes pertes d'information, autorisant alors l'évaluation d'une plus grande gamme d'hôtes au sein de ces familles et la prédiction du taux de germination de certaines espèces hôtes. Ces hypothèses nécessitent cependant d'être validées sur la base d'un jeu de données complémentaire d'espèces de ces mêmes familles.

Dans le contexte d'expansion massive de l'orobanche rameuse dans les parcelles de colza d'hiver, sur la base des $\log OR$ estimés en conditions de co-culture *in vitro*, trois groupes d'espèces hôtes pourraient être définies. Un premier groupe serait constitué d'espèces présentant des taux de germination significativement inférieurs à ceux du colza dans les mêmes conditions expérimentales: MEDLU, TRFRE, ONBVI, SSYOF, CAPBP, MEUAL et MEUSU. Un second groupe serait constitué d'espèces présentant des taux de germination significativement supérieurs à ceux du colza: LOTCO, CARHI, LEPCA et ARBTH. Un troisième groupe serait constitué d'espèces présentant des taux de germination comparables à ceux du colza, c.à.d. dont le taux de germination moyen est comparable ou dont la variabilité du taux de germination est très élevée entre répétitions expérimentales: LTHLA, TRFPR, CAPRU, VICCR, MEUAT, ERUVE, RASRU, BARVU, RAPRA, SINAR, CADDR, THLAR, LOTPE et BRSRA. Les résultats de cette étude suggèrent qu'une solution envisageable pour lutter contre l'orobanche rameuse consisterait en un semis, en interculture, d'espèces présentant des capacités d'induction de la germination très élevées qui pourraient ensuite être détruites avant production de graines de l'orobanche rameuse (Rubiales et al., 2009 ; Nowak et Leflon, 2010), jouant ainsi un rôle *épuration* du stock de graines du sol. Parmi les espèces étudiées, le lotier corniculé (*Lotus corniculatus* L.) pourrait représenter un candidat intéressant. Cette espèce induit en effet un taux de germination moyen des graines d'orobanche rameuse de près de 90% pour le pathovar « O-colza » (ce taux présentant par ailleurs une faible variabilité, deux tiers des taux de germination étant compris entre 83% et 97%) et présente rarement des fixations sur ses racines en conditions de co-culture *in vitro*. La confirmation d'un comportement similaire en plein champ reste cependant à vérifier avant toute recommandation de cette espèce comme couvert d'interculture pour lutter contre l'orobanche rameuse. Par ailleurs,

compte tenu de l'efficacité relative des différentes méthodes proposées pour lutter contre l'orobanche rameuse (Rubiales et *al.*, 2009), seule une approche intégrée utilisant différentes méthodes pourra conduire à une réduction efficace du stock de graines (Jestin, 2013). À titre d'exemple, le choix d'espèces pertinentes en interculture destinées à être détruites nécessite d'être combiné à des mesures de prévention du risque de contamination (nettoyage des outils de travail du sol et des machines de récolte, réduction des cultures hôtes à l'échelle de la succession culturale, notamment pour les successions culturales incluant colza et melon, colza et tabac, colza et chanvre) et au choix de variétés plus tolérantes à l'orobanche rameuse (Gauthier et *al.*, 2012) pour assurer une gestion optimale de l'orobanche rameuse en parcelle agricole.

PERSPECTIVES

Les méthodes de lutte via l'usage de faux-hôtes ou de plantes pièges semblent représenter une solution intéressante afin épurer le stock de graines du sol dans les parcelles fortement infestées. Cependant, le choix des espèces faux-hôtes ou piège optimales s'avère difficile, notamment du fait de la variabilité des taux de germination induits par une même espèce hôte, de l'existence d'un effet pathovar sur le taux de germination (Gibot-Leclerc et *al.*, sous presse) et de la large gamme d'espèces hôtes potentielles de cette plante parasite. Cependant, une espèce semée en couvert d'interculture induisant de très forts taux de germination des graines d'orobanche rameuse et présentant un comportement préférentiellement de faux-hôte, c.à.d. dont les exsudats racinaires induisent la germination mais ne permettent pas la fixation de l'haustorium à la racine, pourrait représenter une technique de lutte intéressante et peu coûteuse, dont la biomasse produite pourrait par ailleurs être valorisée, par exemple en tant qu'engrais vert comme précédent d'une culture principale.

REMERCIEMENTS

Ce projet a été financièrement supporté par le projet PheraFAB, CASDAR 2013 « Semences et sélection végétale » (AAP N° C-2013-07).

BIBLIOGRAPHIE

- Auger B., Pouvreau J.B., Pouponneau K., Yoneyama K., Montiel G., Le Bizec B., Yoneyama K., Delavault P., Delourme R., Simier P., 2012 - Germination stimulants of *Phelipanche ramosa* in the rhizosphere of *Brassica napus* are derived from the glucosinolate pathway. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25, 993-1004.
- Boulet C., Labrousse P., Arnaud MC., Zehhar N., Fer A., 2001 - Weed species present various responses to *Orobanche ramosa*. In: Proceedings of the Seventh International Parasitic Weed Symposium. Faculté des Sciences de Nantes, Nantes, France, France, 228-231.
- Bouwmeester H.J., Matusova R., Zhongkuis S., Beale M.H., 2003 - Secondary Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 358-364.
- Gauthier M., Véronési C., El-Halmouch Y., Leflon M., Jestin C., Labalette F., Simier P., Delourme R., Delavault P., 2012 - Characterisation of resistance to branched broomrape, *Phelipanche ramosa*, in winter oilseed rape. *Crop Protection*, 42, 56-63.
- Gibot-Leclerc S., Brault M., Pinochet X., Sallé G., 2003 - Potential role of winter rape weeds in the extension of broomrape in Poitou-Charentes. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 645-658.
- Gibot-Leclerc S., Corbineau F., Sallé G., Côme D., 2004 - Responsiveness of *Orobanche ramosa* L. seeds to GR24 as related to temperature, oxygen availability and water potential during preconditioning and subsequent germination. *Plant Growth Regulation*, 43, 63-71.
- Gibot-Leclerc S., Pinochet X., Sallé G., 2006 - Orobanche rameuse (*Orobanche ramosa* L.) du colza : un risque émergent sous surveillance. *Oléagineux, Corps Gras, Lipides*, 13, 200-205.
- Gibot-Leclerc S., Sallé G., Reboud X., Moreau D., 2012 - What are the traits of *Phelipanche ramosa* (L.) Pomel that contribute to the success of its biological cycle on its host *Brassica napus* L.? *Flora*, 207, 512-521.

- Gibot-Leclerc S., Perronne R., Dessaint F., Reibel C., Le Corre V., sous presse - Assessment of phylogenetic signal in the germination ability of *Phelipanche ramosa* on *Brassicaceae* hosts. *Weed Research*. <http://dx.doi.org/10.1111/wre.12222>
- Jestin C., 2013 - La lutte contre l'Orobanche rameuse: panorama des solutions. *In: Colloque l'Orobanche rameuse en France, France*, 10-17.
- Jestin C., Boulet C., Molénat D., Leflon M., Benharrat H., Baraton E., Legros S., Simier P., 2014 - Évaluation de l'efficacité de différentes pratiques culturales dans la lutte contre l'Orobanche rameuse par une méthode de quantification du stock grainier et cartographie du parasite sur le territoire français. *Innovations Agronomiques*, 34, 157-173.
- Le Corre V., Reibel C., Gibot-Leclerc S., 2014 - Development of microsatellite markers in branched broomrape *Phelipanche ramosa* L. (Pomel) and evidence for host-associated genetic divergence. *International Journal of Molecular Sciences*, 15, 994-1002.
- Nowak B., Leflon M., 2010 - Lutter contre l'Orobanche rameuse: un travail de longue haleine. *Perspectives Agricoles*, 372, 59-61.
- Parker C., Riches C.R., 1993 - *Parasitic weeds and their control of the World: biology and control*. CAB, Wallingford. 332 p.
- Rubiales D., Fernandez-Aparicio M., Wegmann K., Joel D.M., 2009 - Revisiting strategies for reducing the seedbank of *Orobanche* and *Phelipanche* spp. *Weed Research*, 49, 23-33.
- Yoneyama K., Awad A.A., Xie, X., Yoneyama K., Takeuchi, Y., 2010 - Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants. *Plant and Cell Physiology*, 51, 7, 1095-1103.
- Yoshida S., Shirasu K., 2012 - Plants that attack plants: molecular elucidation of plant parasitism. *Current Opinion in Plant Biology*, 15, 708-713.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A., Smith G.M., 2009 - *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. New York. 574 p.