



PEUT-ON SE PASSER DU CUIVRE EN PROTECTION DES CULTURES BIOLOGIQUES ?

RAPPORT DE L'EXPERTISE SCIENTIFIQUE COLLECTIVE - JUIN 2018



Peut-on se passer du cuivre en protection des cultures biologiques ?

Rapport d'expertise scientifique collective

réalisée à la demande du métaprogramme
"Gestion durable de la santé des cultures" de l'INRA
et de l'Institut Technique de l'Agriculture Biologique

Auteurs : **Didier Andrivon** (pilote scientifique), Marc Bardin, Cédric Bertrand, Laurent Brun, Xavier Daire, Véronique Decognet, Frédéric Fabre, Christian Gary, Anne-Sophie Grenier, Josselin Montarry, Philippe Nicot, Philippe Reignault, Lucius Tamm

INRA-DEPE

Juin 2018

Responsable scientifique :

Didier Andrivon – INRA, département Santé des Plantes et Environnement, Rennes

Suivi du projet, rédaction et coordination éditoriale :

Isabelle Savini – INRA, DEPE

Contacts :

Didier Andrivon : didier.andrivon@inra.fr

Isabelle Savini : isabelle.savini@inra.fr

Directeur de la publication :

Guy Richard – INRA, Directeur de la Délégation à l'Expertise, à la Prospective et aux Etudes (DEPE)

Ce rapport d'expertise a été élaboré par les experts scientifiques sans condition d'approbation préalable par les commanditaires ou l'INRA.

Ce rapport, ainsi qu'un document de synthèse (66 pages) et un résumé (8 pages), sont disponibles sur le site web institutionnel de l'INRA (www.inra.fr).

Pour citer ce document :

Andrivon D., Bardin M., Bertrand C., Brun L., Daire X., Decognet V., Fabre F., Gary C., Grenier A.S., Montarry J., Nicot P., Reignault P., Tamm L., 2018. *Peut-on se passer du cuivre en protection des cultures biologiques ?* Rapport d'expertise scientifique collective, INRA, 185 p.

Couverture : crédit photo wikimedia – Pg1945

Introduction

Des utilisations importantes du cuivre, soumises à des restrictions croissantes

Depuis la fin du XIX^e siècle et la mise au point de la bouille bordelaise, le cuivre est un élément majeur des méthodes de protection des cultures contre diverses maladies (mildious, certaines mycoses et la plupart des bactérioses), en particulier sur vigne, productions fruitières et cultures légumières. S'il reste aujourd'hui largement employé dans diverses formes d'agriculture dites "conventionnelles", aux côtés d'autres pesticides, le cuivre joue un rôle crucial dans les systèmes agrobiologiques, car c'est actuellement la seule substance active homologuée en AB ayant à la fois un effet biocide fort et une large gamme d'action.

Si la plupart des utilisations du cuivre sont justifiées par son efficacité biologique, elles posent des problèmes écotoxicologiques (risques avérés pour les populations microbiennes du sol, les vers de terre, certains organismes aquatiques et des auxiliaires des cultures). La mise en évidence de ces impacts environnementaux du cuivre a motivé des restrictions réglementaires d'usage (plafonnement des doses applicables par hectare et par an), et même son interdiction comme pesticide dans certains pays européens (Pays-Bas, Danemark), ce qui génère des distorsions de concurrence entre pays.

Les alternatives à l'emploi du cuivre : des travaux nombreux... nécessitant une synthèse critique des connaissances

Ces restrictions croissantes des doses de cuivre autorisées, ainsi que la menace persistante d'une interdiction totale à l'échelle européenne posent des difficultés aux producteurs, et plus particulièrement aux agriculteurs en AB qui ne peuvent recourir à des pesticides de synthèse. En découle une demande récurrente d'"alternatives" au cuivre adressée à la recherche, qui a émergé il y a une vingtaine d'années mais reste inscrite dans les priorités de recherche récentes (par exemple celles figurant dans le plan français de développement de l'AB "Ambition Bio 2017").

Cette question des "alternatives" au cuivre a donc fait l'objet de nombreux travaux de recherche et de R&D, dont trois programmes européens majeurs depuis le début des années 2000, et de beaucoup d'actions de recherche d'envergure plus limitée partout dans le monde. Il existe également de nombreux essais de solutions alternatives, conduits par les centres techniques et les producteurs, pour évaluer la pertinence technique de telle ou telle molécule ou préparation. Des connaissances ont également été acquises sur les mécanismes biologiques sous-jacents (induction de défense des plantes contre les bioagresseurs, écologie des pathogènes et des agents de lutte biologique...).

Un grand nombre de références techniques a ainsi été accumulé, mais l'adoption en pratique de ces possibles innovations reste limitée. De fait, les résultats restent dispersés, souvent fragmentaires, et peu accessibles. Aucune synthèse complète et critique de ces travaux n'existe en effet à ce jour. Scientifiques et responsables techniques ne disposent donc d'aucun "état de l'art" consolidé, évaluant scientifiquement les efficacités et les limites de ces solutions, pour identifier les priorités de recherche et fonder des préconisations pour la mise en œuvre pratique de ces solutions.

L'intérêt d'une expertise scientifique collective, et son cadrage

Dans ce contexte, le Comité Interne Agriculture Biologique (CIAB) de l'INRA, à l'occasion de rencontres avec les porteurs d'enjeux, a suggéré la conduite d'une analyse critique de l'ensemble des acquis disponibles et validés sur le sujet. Se saisissant de cette proposition, l'Institut Technique de l'Agriculture Biologique (ITAB) et le métaprogramme "Gestion durable de la santé des cultures" (SMaCH -- *Sustainable Management of Crop Health*) de l'INRA ont, conjointement, commandé une expertise scientifique collective (ESCo) visant à réaliser une synthèse pluridisciplinaire et critique des connaissances scientifiques et techniques disponibles sur ce sujet. Ce type d'exercice est conduit à l'INRA par la DEPE (Délégation à l'Expertise, à la Prospective et aux Etudes), selon des règles et procédures de travail définies (*cf.* Encadré 1) : l'analyse de la bibliographie internationale (prioritairement académique) est réalisée par un collectif d'experts scientifiques (chercheurs des organismes publics de recherche et d'enseignement supérieur).

Le périmètre de l'ESCo couvre :

- les différentes solutions techniques possibles : traitements à base de substances d'origine naturelle à effet biocide et/ou stimulant les défenses naturelles des plantes, emploi d'agents microbiologiques de lutte, utilisation de variétés résistantes aux maladies, conduites des peuplements cultivés à visée prophylactique ;
- l'intégration de ces solutions individuelles au sein de systèmes de production/protection intégrée ;
- les freins et conditions nécessaires à l'adoption et à la diffusion des méthodes alternatives.

L'ESCo considère *a priori* tous les "usages" (couple culture x agent pathogène) homologués pour les traitements à base de cuivre, en mettant l'accent sur quelques usages "majeurs" (par l'importance économique des cultures concernées), qui ont fait l'objet du plus grand nombre de travaux.

L'objectif de l'ESCo est de produire une synthèse des connaissances *publiées* utilisable par les différents acteurs concernés, et donc susceptible d'orienter leurs choix, en matière d'actions de recherche ou de R&D, d'incitations visant à favoriser l'émergence d'itinéraires techniques "zéro cuivre"... ou "très bas cuivre". L'ESCo apporte un éclairage, mais ne formule en revanche pas de recommandations.

L'analyse s'est focalisée sur le cas de l'AB, qui est à la fois le mode de production le plus dépendant de l'utilisation de cuivre et le cadre dans lequel ont été produites beaucoup des références disponibles. Cependant, ses résultats intéressent toutes les formes d'agriculture qui cherchent à réduire leur consommation de pesticides de synthèse.

Statut et plan du rapport

Le présent document est le rapport produit par le collectif d'experts. Il mentionne l'ensemble des références bibliographiques mobilisées.

Le premier chapitre rappelle des éléments de contexte – qui ne font pas l'objet du travail scientifique d'expertise. Ces données de cadrage concernent le cuivre (ses usages homologués, les restrictions réglementaires d'utilisation et leur motivation, les utilisations effectives en production...).

Le deuxième chapitre passe en revue les différents leviers techniques disponibles pour lutter directement contre l'agent pathogène et/ou indirectement en augmentant la résistance de la culture : préparations naturelles biocides, agents microbiologiques de biocontrôle, résistance génétique des plantes, stimulateurs de défense naturelle des plantes, homéopathie et isothérapie...

Le troisième chapitre est consacré aux moyens agronomiques visant à limiter les risques phytosanitaires : mesures prophylactiques pour réduire les sources de contamination (élimination des plantes et résidus de culture infectés...), protection physique contre les infections (bâches anti-pluie et anti-grêle...), modes de conduite des plantes ou des couverts (taille des arbres fruitiers, couverts en mélanges...) visant à créer des conditions défavorables au développement ou à la propagation des épidémies.

Le quatrième chapitre examine les données disponibles à l'échelle des systèmes de culture, ainsi que la question des freins à la production et à l'adoption des innovations qui constituent ces systèmes.

Un dernier chapitre de conclusions tire les enseignements des analyses, en termes de disponibilité actuelle des méthodes alternatives au cuivre, de possibilités de mise en œuvre, et de besoins de recherche. Il propose en outre des prototypes (théoriques à ce stade) de systèmes intégrés de protection envisageables pour trois usages majeurs du cuivre.

Encadré 1. L'Expertise scientifique collective (ESCo)

L'ESCo est une activité d'expertise institutionnelle, régie par la charte nationale de l'expertise à laquelle l'INRA a adhéré en 2011. Elle se définit comme une activité d'analyse et d'assemblage de connaissances produites dans des champs très divers du savoir, et pertinentes pour éclairer l'action publique. Cet état des connaissances le plus complet possible, et son analyse, ne fournissent ni avis, ni recommandations, ni réponses directes aux questions qui se posent aux gestionnaires : il a pour seul objet de fournir un état critique des acquis scientifiquement avérés, mais aussi des questions controversées ou des champs mal couverts par l'activité scientifique, sur lequel les décideurs pourront s'appuyer pour établir leurs choix d'action.

L'analyse est conduite par un collectif pluridisciplinaire d'experts chercheurs d'origines institutionnelles diverses. Pour l'ESCo "Cuivre", une dizaine d'experts issus de différents organismes ont été mobilisés. Leur travail s'est appuyé sur un corpus bibliographique de près de 1 000 références, composé essentiellement d'articles scientifiques, complétés par des documents plus techniques. Cet exercice se conclut par la production d'un rapport qui rassemble les contributions des experts, d'une synthèse à l'usage notamment des décideurs, et d'un résumé à diffusion large.

Auteurs et éditeurs de l'expertise

► Experts scientifiques

Responsable scientifique :

Didier ANDRIVON : INRA–SPE*, Rennes, UMR1349 Institut de Génétique Environnement et Protection des Plantes (IGEPP). Directeur de recherche en biologie des populations, épidémiologie des maladies des plantes et protection intégrée de la pomme de terre ; membre du Comité Interne Agriculture Biologique (CIAB) de l'INRA. *Coordination scientifique générale de l'étude et rédaction des parties du rapport sur le contexte, la réglementation, l'innovation.*

Contributeurs :

Marc BARDIN : INRA-SPE, Avignon, UR0407 Pathologie Végétale. Pathologiste et microbiologiste, spécialisé dans la lutte microbiologique contre les champignons pathogènes des cultures. *Co-rédacteur (avec P. Nicot) de la section du rapport consacrée aux agents de lutte biologique.*

Cédric BERTRAND : Université de Perpignan, USR3278 Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE). Président du Groupe Francophone d'Etude des Pesticides Organiques d'Origine Naturel, Président de l'Académie du Biocontrôle et de la Protection Biologique Intégrée, Directeur Scientifique de la société AkiNaO. Phytochimiste, expert en métabolomique environnementale. *Rédacteur de la section du rapport consacrée aux substances naturelles biocides.*

Laurent BRUN : INRA-SPE, PACA, UE0695 Unité Expérimentale Recherches Intégrées – Gotheron. Agronomie et pathologie des arbres fruitiers. ; un des initiateurs de l'essai système BioREco. *Rédacteur ou co-rédacteur des sections consacrées aux arbres fruitiers en matière d'emploi du cuivre, de lutte physique et agronomique, et de systèmes intégrés de lutte.*

Xavier DAIRE : INRA-SPE*, Dijon, UMR1347 Agroécologie. Co-animateur scientifique du RMT Elicitra. Spécialiste de l'étude des SDP en conditions pratiques d'utilisation, et de leurs modes d'action. Phytopathologie, induction de résistance par les éliciteurs chez la vigne. *Co-rédacteur (avec P. Reignault) de la section consacrée aux SDP.*

Frédéric FABRE : INRA-SPE, Bordeaux, UMR1065 Santé et Agroécologie du Vignoble (SAVE). Epidémiologiste et modélisateur, spécialisé dans la gestion durable des résistances végétales. *Co-rédacteur (avec J. Montarry) des parties du rapport dédiées aux résistances végétales et à leur utilisation.*

Christian GARY : INRA-EA, Montpellier, UMR1230 Fonctionnement et conduite des Systèmes de culture Tropicaux et Méditerranéens (SYSTEM). Agronomie, conception de systèmes de culture peu dépendants des pesticides. *Co-rédacteur des sections du rapport consacrées aux méthodes agronomiques de lutte et aux essais d'intégration systémique.*

Josselin MONTARRY : INRA-SPE, Rennes, UMR1349 Institut de Génétique Environnement et Protection des Plantes (IGEPP). Biologiste et généticien des populations ; étude de l'adaptation des agents pathogènes aux résistances végétales. *Co-rédacteur (avec F. Fabre) des parties du rapport dédiées aux résistances végétales et à leur utilisation.*

Philippe NICOT : INRA-SPE, Avignon, UR0407 Pathologie Végétale ; Président de l'OILB-SROP (Organisation internationale de lutte biologique et intégrée). Protection intégrée et lutte biologique contre les maladies des cultures maraîchères et fruitières. *Co-rédacteur (avec M. Bardin) de la section du rapport consacrée aux agents de lutte biologique.*

Philippe REIGNAULT : Université Littoral Côte d'Opale, Calais, Unité de Chimie Environnementale et Interactions sur le Vivant (UCEIV). Professeur de Pathologie végétale, spécialiste de l'étude des interactions plantes-pathogène et des résistances induites. *Co-rédacteur (avec X. Daire) de la section consacrée aux SDP.*

Lucius TAMM : FiBL (*Forschungsinstitut für biologischen Landbau* – Institut de recherche de l'agriculture biologique), Frick (Suisse). Chef du Département Sciences des Plantes et Directeur adjoint du FiBL. Spécialiste des systèmes de protection intégrée en AB. *Contributeur à la section du rapport sur les études systèmes de protection intégrée.*

* CIAB : Comité Interne Agriculture Biologique ;
DEPE : Délégation à l'Expertise, à la Prospective et aux Etudes ;
EA : département Environnement et Agronomie ;
SPE : département Santé des Plantes et Environnement

► Conduite du projet

Isabelle SAVINI : INRA-DEPE*, Paris ; membre du CIAB*. *Suivi du projet, rédaction et coordination éditoriale.*

Kim GIRARD : INRA-DEPE, Paris. *Logistique.*

► Documentation

Véronique DECOGNET : INRA-SPE, Avignon, UR0407 Pathologie Végétale. *Construction et gestion des corpus documentaires, analyse bibliographique.*

Anne-Sophie GRENIER : INRA-SPE, Rennes, UMR1349 IGEPP. *Construction et gestion des corpus documentaires, analyse bibliographique.*

Sommaire

Introduction	3
Auteurs et éditeurs de l'expertise	5
Sommaire	7
1. Eléments de contexte.....	9
1.1. Un problème agronomique préoccupant	9
1.1.1. Le cuivre	9
1.1.2. Utilisation du cuivre en protection des plantes.....	11
1.2. Se passer du cuivre : utopie ou réalité ?	14
Références bibliographiques citées	15
2. Les méthodes alternatives à l'usage du cuivre	19
2.1. Obligations réglementaires pour l'homologation et la commercialisation des produits et des variétés	19
2.1.1. Matières actives et produits à visée phytosanitaire	19
2.1.2. Inscription et commerce des variétés	21
Références bibliographiques citées	22
2.2. Préparations naturelles biocides	23
2.2.1. Origine et mode d'action	23
2.2.2. Préparations naturelles "biocides" approuvées en France et en Europe.....	23
2.2.3. Préparations naturelles biocides à fort potentiel	25
2.2.4. Eléments de conclusion	33
Références bibliographiques citées	33
2.3. Agents microbiens de biocontrôle	37
2.3.1. Modes d'action	37
2.3.2. Facteurs d'efficacité et contraintes d'utilisation.....	39
2.3.3. Inventaire des solutions de biocontrôle microbiologique disponibles ou en développement.....	40
2.3.4. Eléments de conclusions et perspectives	43
Références bibliographiques citées	43
Annexe	44
2.4. Résistance génétique des plantes	66
2.4.1. Résistances chez les espèces végétales traitées au cuivre	68
2.4.2. Gestion durable des résistances.....	77
2.4.3. Eléments de conclusion	83
Références bibliographiques citées	84
Annexe	95
2.5. Stimulateurs des défenses des plantes.....	110
2.5.1. L'induction de résistance par les éliciteurs : bref historique.....	110
2.5.2. Mécanismes de défense des plantes et SDP	111
2.5.3. Inventaire des principaux éliciteurs et de leurs applications	112
2.5.4. Eléments de conclusion	118
Références bibliographiques citées	119
Annexe	126

2.6. Isothérapie, préparations homéopathiques et préparations biodynamiques	130
2.6.1. Définitions et principes d'action	130
2.6.2. Effets phytosanitaires.....	130
2.6.3. Eléments de conclusion	132
Références bibliographiques citées	132
3. Gestion agronomique des risques phytosanitaires	133
3.1. Prophylaxie	133
3.1.1. Définition et principes généraux de fonctionnement.....	133
3.1.2. Méthodes prophylactiques	133
3.1.3. Eléments de conclusion	138
Références bibliographiques citées	139
3.2. Protection physique contre les infections	141
3.2.1. Principes généraux de fonctionnement.....	141
3.2.2. Couvertures anti-pluie.....	141
3.2.3. Bâchage de sources extérieures d'inoculum	144
3.2.4. Eléments de conclusion	144
Références bibliographiques citées	145
3.3. Conduite des plantes et des couverts	146
3.3.1. Architecture des plantes et des couverts.....	146
3.3.2. Associations variétales et végétales	148
3.3.3. Eléments de conclusion	151
Références bibliographiques citées	152
4. Des leviers et pratiques à leur insertion dans des systèmes intégrés de protection	154
4.1. Evaluations et comparaisons de systèmes	156
4.1.1. Viticulture	156
4.1.2. Arboriculture fruitière.....	156
4.1.3. Mildiou de la pomme de terre	158
4.1.4. Eléments de conclusion	159
Références bibliographiques citées	159
4.2. Stratégies d'acteurs, mise à disposition et acceptabilité des innovations	161
4.2.1. Mise à disposition de solution innovantes et stratégies commerciales des industriels.....	161
4.2.2. Acceptabilité en pratique de solutions ou de systèmes innovants.....	162
Références bibliographiques citées	164
4.3. Eléments de conclusion	166
5. Conclusions générales	167
1 - Une masse considérable d'information disponible.....	167
... mais très inégalement répartie entre les champs de recherche et de développement pertinents	167
2 - Des solutions isolées à effets partiels... ..	167
... mais encore insuffisamment intégrées au sein de systèmes intégrés de protection des plantes	169
3 - Se passer du cuivre : des marges de manœuvres considérables.....	169
4 - Plusieurs domaines insuffisamment explorés en recherche, mais cruciaux dans une perspective d'élimination complète du cuivre	173
5 - Des enseignements à tirer depuis et vers les systèmes dits « conventionnels »	173
Annexe. Présentation et analyse bibliométrique du corpus du rapport d'expertise.....	175

1. Éléments de contexte

D. Andrivon

1.1. Un problème agronomique préoccupant

1.1.1. Le cuivre

1.1.1.1. Caractéristiques

Le cuivre (numéro atomique 29 ; masse atomique de 63,5 g et masse volumique de 8,96 g.cm⁻³) est un élément lourd métallique, constituant le 25^e élément par ordre d'abondance dans la croûte terrestre (Adrees *et al.*, 2015).

Présent à l'état natif ou combiné dans de nombreuses régions du globe, aisément malléable, le cuivre est l'un des plus anciens métaux utilisés par l'homme, en particulier sous forme d'alliages comme le bronze, le laiton ou le cupronickel. Conducteur de l'électricité, ductile et non corrodable, il a de multiples applications industrielles (câblages électriques, canalisations, électronique, bâtiment...).

Le cuivre est un élément important pour les systèmes biologiques. Constituant vital impliqué dans le transport des électrons et donc dans le métabolisme énergétique (Baron *et al.*, 1995), il est aussi doté de propriétés antimicrobiennes générant diverses applications en santé humaine (textiles), animale et végétale. Pour ces utilisations sanitaires, il est formulé soit sous forme ionique (sels de cuivre), soit sous forme de nanoparticules pouvant être incorporées à différents supports, en particulier textiles (Borkow *et al.*, 2009; Gabbay *et al.*, 2006). Un consensus se dégage aujourd'hui pour penser que la gestion par l'hôte de l'homéostasie du cuivre, entre composant vital et poison cellulaire, est utilisée par de nombreux organismes pour réguler les infections microbiennes (*cf.* par exemple, Boyd, 2012; Hodgkinson and Petris, 2012; Samanovic *et al.*, 2012).

1.1.1.2. Profil toxicologique et écotoxicologique

- *Concentration et accumulation dans les sols*

La concentration normale en cuivre dans les roches de la croûte terrestre est en moyenne de 55 mg.kg⁻¹ (Wuana and Okieimen, 2011). Elle varie de 3 à 100 mg.kg⁻¹ dans les sols naturels, selon le substrat sous-jacent et le type de sol, et entre 5 et 30-45 mg.kg⁻¹ dans les sols agricoles non pollués (Marschner, 2012; Wyszowska *et al.*, 2013). Dans ces sols non pollués, la concentration en cuivre dans la solution du sol est généralement très basse, et s'établit en moyenne entre 11 et 0,8 µM en sols sableux et calcaires, respectivement (Mench, 1990). Une fraction importante du cuivre du sol est en effet retenue sur les matrices argilo-humiques, et ne passe donc pas dans la solution du sol (Barancikova and Makovnikova, 2003; Covelo *et al.*, 2007).

Les activités humaines, et en particulier l'application répétée de pesticides à base de cuivre, sont la principale source de pollution cuprique des sols agricoles, et causent une accumulation parfois massive de cet élément dans les horizons superficiels. En Europe, l'application quasi ininterrompue de bouillie bordelaise [Ca(OH)₂+CuSO₄] pour lutter contre le mildiou de la vigne a très fortement accru le niveau de contamination des sols viticoles en cuivre, jusqu'à des concentrations pouvant atteindre 200, voire 500 mg.kg⁻¹ (Brun *et al.*, 1998; Mackie *et al.*, 2012; Michaud *et al.*, 2007). Chaque application de bouillie bordelaise apporte durablement entre 3 et 5 kg.ha⁻¹ de cuivre métal dans les sols viticoles champenois (Brun *et al.*, 1998).

- *Phytotoxicité*

Des concentrations excédentaires en cuivre ont des effets nocifs reconnus sur la croissance et le développement de la plupart des plantes. Elles réduisent en particulier la biomasse totale et le développement des systèmes aérien et racinaire. Certaines espèces ou familles, en particulier les légumineuses, la vigne, le houblon ou les céréales, sont tout spécialement affectées (Wyszowska *et al.*, 2013). Il existe également des différences variétales au sein des espèces dans leur tolérance aux fortes concentrations de cuivre.

La toxicité du cuivre est directement reliée à la biodisponibilité des ions cuivriques. Ainsi, les concentrations médianes toxiques pour les plantes sont de seulement 2 μM en solution nutritive (Kopittke *et al.*, 2010). Une partie importante de l'effet toxique du cuivre provient de l'inhibition de la photosynthèse et de la dégradation des chloroplastes (Petit *et al.*, 2012), conduisant ainsi à une chlorose plus ou moins sévère. Le cuivre en excès dégrade la membrane lipidique des chloroplastes (Szalontai *et al.*, 1999), affectant les réactions claires de la photosynthèse liées aux photosystèmes I et II (Baron *et al.*, 1995; Sandmann and Boger, 1980). Il inhibe également la synthèse de l'acide δ -amino-lévilinique, précurseur de la chlorophylle, et l'activité de la proto-chlorophyllide réductase, une enzyme qui catalyse la réduction de la proto-chlorophyllide en chlorophyllide (Stiborova *et al.*, 1986). Enfin, une inhibition directe de l'activité de la Rubisco par substitution des ions Mg^{2+} ou par interaction avec les groupes SH de l'ATPase pourrait également intervenir dans la réduction de l'activité photosynthétique (van Assche and Clijsters, 1990).

Perturbant le métabolisme oxydatif de la plante, le cuivre en excès induit également les défenses générales de la plante, contribuant ainsi à un coût métabolique. Certains auteurs ont même imaginé pouvoir employer cette induction de résistance par le composé toxique lui-même pour accroître la résistance des plantes aux herbivores (Boyd, 2012).

Enfin, il faut noter que les applications de cuivre ne sont pas sans incidence sur la composition à la récolte des plantes traitées, et donc sur leur qualité d'utilisation. Il est ainsi avéré que l'application de cuivre, quelle qu'en soit la forme chimique (sulfate, oxychlorure, hydroxyde), diminue la teneur en polyphénols des feuilles d'olivier (Ferreira *et al.*, 2007), et donc leurs propriétés anti-oxydantes et antimicrobiennes exploitées en phytothérapie, mais aussi pour la préservation des denrées agro-alimentaires (De Leonardis and Macciola, 2010). Elle change également la concentration et l'équilibre en composés aromatiques des cônes de houblon employés en brasserie (Morimoto *et al.*, 2010).

- *Ecotoxicologie*

Si les effets délétères d'excès en cuivre sur les communautés microbiennes des sols semblent bien établis (Bunemann *et al.*, 2006), ils sont plus controversés pour d'autres espèces indicatrices, en particulier les vers de terre. Certains travaux montrent des surmortalités significatives pour des concentrations voisines de 150 mg.kg^{-1} de sol (e.g., Bundy *et al.*, 2008), alors que d'autres ne détectent aucun effet sur la mortalité ou sur le poids corporel à des concentrations équivalentes (Nahmani *et al.*, 2007). Le cuivre semble toutefois avoir une faible toxicité aigüe pour l'espèce test de ver de terre *Eisenia foetida*, avec des concentrations létales 50 supérieures à 555 mg.kg^{-1} de sol sec dans une série de 12 études de laboratoire en conditions standardisées ; il est beaucoup plus toxique pour d'autres composants de la faune du sol, comme le Collembole *Folsomia candida* (Frampton *et al.*, 2006). A des concentrations plus faibles, une toxicité chronique pour les vers de terre est souvent observée : retard à la maturité sexuelle, diminution du nombre de cocons et réduction du taux d'éclosion (Cedergreen *et al.*, 2013; Nahmani *et al.*, 2007; Spurgeon and Hopkin, 1996), toxicité qui semble augmenter aux températures basses (Cedergreen *et al.*, 2013). Ce dernier point est toutefois controversé, d'autres études rapportant au contraire une toxicité plus forte à des températures élevées (Heugens *et al.*, 2001) ; cette différence de résultats est peut-être attribuable, au moins en partie, à des différences de méthodologie (durée constante d'exposition *versus* stade physiologique constant), même si ce facteur ne semble pas suffisant pour rendre compte à lui seul de l'inversion de tendance entre études. Des doses sub-létales de cuivre, même sans effets mesurables sur les paramètres du cycle de vie, ont par ailleurs des effets notables sur la physiologie des vers de terre (Bundy *et al.*, 2008). Il est donc raisonnable de penser que les pollutions cuivriques des sols ont des effets chroniques de long terme sur la dynamique des populations de vers de terre et d'autres composantes de la faune des sols importantes pour le bouclage des cycles biogéochimiques, même si des modèles de dynamique des populations calibrés à partir de mesures de traits d'histoire de vie en conditions expérimentales de laboratoire suggèrent que le développement des populations de vers de terre n'est affecté que par des concentrations de cuivre létales pour les adultes (Spurgeon *et al.*, 2003). Signalons enfin un dernier effet secondaire, potentiellement important dans des stratégies de protection intégrée, des applications de cuivre : leur toxicité pour des espèces fongiques impliquées dans le biocontrôle, comme *Beauveria bassiana* (Martins *et al.*, 2014).

Les rejets de cuivre, qu'ils soient réguliers ou sous forme d'à-coups ponctuels comme c'est vraisemblablement le cas lors d'applications agricoles, impactent également fortement les organismes aquatiques. Un modèle récent, incluant des éléments déterministes (simulation des processus démographiques) et stochastiques, montre que les effets sur le phytoplancton (microalgues) et les crustacés aquatiques (daphnies) sont drastiques (extinction complète des populations) à des concentrations supérieures ou égales à 28 μg de cuivre par litre d'eau, et qu'à des

concentrations plus faibles (10-15 $\mu\text{g.l}^{-1}$), des rejets ponctuels rendent la dynamique des populations très oscillatoire (Camara *et al.*, 2017). Ces résultats complètent les nombreux travaux sur les effets nocifs du cuivre ingéré par les organismes aquatiques (DeForest and Meyer, 2015).

Signalons également que divers cas d'intoxication chronique au cuivre chez des animaux d'élevage sains par simple ingestion d'eau ont été rapportés, avec des effets très délétères sur le système nerveux, ce qui soulève des questions importantes sur les concentrations de cuivre admissibles pour les eaux potables (Pal *et al.*, 2014). Enfin, notons que le cuivre d'origine alimentaire est reconnu comme responsable principal chez l'Homme de la maladie de Wilson, et est fortement suspecté d'être également impliqué dans les troubles de la cognition des patients souffrant de la maladie d'Alzheimer (Brewer, 2012).

Les **nanoparticules** contenant du cuivre et relarguées dans l'environnement sont également toxiques sur les deux compartiments du système plante-sol, du fait d'une augmentation de la génération de formes réactives de l'oxygène (Anjum *et al.*, 2015). Toutefois, il n'est pas encore clair si les mécanismes impliqués dans cette toxicité concernent les nanoparticules elles-mêmes, ou le relargage d'ions cuivriques. Les effets sont néanmoins similaires à ceux d'une hyper-accumulation d'ions dans les couches superficielles des sols, à savoir une réduction forte de croissance des plantes exposées et une modification de la balance ionique des tissus végétaux (Anjum *et al.*, 2015). Les effets écotoxicologiques de ces nanoparticules sur le compartiment microbien des sols restent encore peu caractérisés, mais sont cependant avérés : réduction de la diversité microbienne, effets antimicrobiens sur certaines composantes favorables à la croissance des plantes dans les communautés bactériennes telluriques (Baek and An, 2011; Mahapatra *et al.*, 2008), ou réduction de la production de sidérophores (Dimkpa *et al.*, 2012), molécules bactériennes impliquées dans la chélation du fer depuis le sol et dans son assimilation par les végétaux et les microbes. Ces effets délétères sur le fonctionnement microbiologique des sols sont généralement attribués à la libération d'ions cuivriques, même si les effets au champ sont encore mal caractérisés et insuffisamment connus (Collins *et al.*, 2012). Il semble par ailleurs que ces nanoparticules impactent fortement d'autres compartiments environnementaux que le sol, en particulier les milieux aquatiques : les poissons, crustacés et algues semblent en effet plus sensibles que les bactéries du sol à la toxicité des nanoparticules à base d'oxydes de cuivre (CuO) (Bondarenko *et al.*, 2013).

1.1.2. Utilisation du cuivre en protection des plantes

1.1.2.1. Réglementation

Au plan réglementaire, l'emploi du cuivre à des fins phytosanitaires est actuellement autorisé en France et dans la plupart des autres pays de l'UE, en agriculture conventionnelle comme en agriculture biologique (Council Regulation (EC), 2007), à une dose maximale de 6 $\text{kg.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ de Cu métal (GRAB - Groupe de recherche en agriculture biologique, 2014). Certains pays ont toutefois décidé de limiter plus encore ces doses autorisées. C'est le cas de la Suisse, qui restreint cet emploi à 4 $\text{kg.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ sur la plupart des cultures (moyenne lissée sur 5 ans, avec des pics possibles jusqu'à 6 $\text{kg.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ en cas de forte pression phytosanitaire une année donnée), voire même à 2 $\text{kg.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ pour les petits fruits et à 1,5 $\text{kg.ha}^{-1}\text{.an}^{-1}$ pour les fruits à noyaux (Speiser *et al.*, 2015). D'autres pays (Pays-Bas, Scandinavie) ou associations (Demeter en Allemagne, par exemple) ont pour leur part choisi d'interdire entièrement les utilisations phytosanitaires du cuivre, en AB comme en AC, tout en conservant un usage fertilisant. L'emploi phytosanitaire du cuivre est actuellement en cours de réexamen : ce travail, piloté par l'EFSA (Agence Européenne pour la Sécurité Alimentaire), a débouché sur un rapport (Arena *et al.*, 2018) qui servira de base aux discussions en vue de la ré-homologation ou non du cuivre. Cette question n'est pas abordée dans la présente ESCo, qui porte exclusivement sur les alternatives à l'emploi du cuivre.

L'autorisation en AB d'une préparation contenant des ingrédients issus de l'industrie semble parfois incongrue, au regard de la nature du cahier des charges de ce mode de production (Dixon, 2004). Quoi qu'il en soit, la mise en évidence d'effets environnementaux négatifs des produits à base de cuivre motive les restrictions réglementaires d'usage évoquées ci-dessus, qui ne sont pas sans conséquences. En effet, le différentiel réglementaire entre pays et productions, voire entre cahiers des charges, génère des impasses techniques dans les pays ayant aboli l'usage du cuivre et donc une diminution sensible de la production de denrées biologiques, comme c'est le cas aux Pays-Bas pour la pomme de terre (van Bueren *et al.*, 2008), mais il crée aussi une distorsion de concurrence entre producteurs des différents pays et donc une requête de la part des pays qui ont banni l'emploi du cuivre pour

Tableau 1-1. Usages actuels homologués du cuivre en France
(sources : base de données Ephy et Guide ITAB 2017)

	Culture	Maladies / agents pathogènes	
		Bactérioses	Maladies fongiques
Arboriculture fruitière et viticulture	Agrumes	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv <i>citri</i> et <i>citrumelo</i> , <i>X. citri</i> subsp <i>citri</i>	
	Arbres et arbustes		Maladies diverses
	Cerisier	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> <i>Pseudomonas</i>	<i>Coryneum</i> et <i>Polystigma</i>
	Fruits à coque (noyer, noisetier, amandier)	<i>Pseudomonas avellanae</i> et <i>P. syringae</i> pv. <i>coryli</i> <i>Xanthomonas campestris</i> pv <i>juglandis</i>	
	Kiwi	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>actinidiae</i>	
	Olivier	Chancre (<i>Pseudomonas savastanoi</i>)	Maladie de l'œil de paon, <i>Fusicoccum</i>
	Pêcher (+ abricotier)	<i>Xanthomonas arboricola</i> pv. <i>pruni</i> <i>Pseudomonas</i>	Cloque(s) <i>Coryneum</i> et <i>Polystigma</i>
	Pommier (+ poirier, cognassier, nashi)	<i>Pseudomonas</i>	Chancre européen (<i>Nectria galligena</i>) Maladies du feuillage Tavelure (<i>Venturia inaequalis</i>)
	Prunier	Bactérioses	Tavelure(s) Cloque
	Cassissier		Maladies du feuillage
	Framboisier		Maladies du feuillage
Grandes cultures	Vigne	Broussins (<i>Agrobacterium vitis</i>)	Excoriose (<i>Phomopsis viticola</i>) Mildiou (<i>Plasmopara viticola</i>)
	Blé		Champignons autres que pythiacées [Trt. des semences] : pourriture (<i>Bipolaris sorokiniana</i>), piétin-échaudage (<i>Gaeumannomyces graminis</i>), fusarioses (<i>Fusarium graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>Microdochium nivale</i>)
	Seigle		Champignons autres que pythiacées [Trt. des semences] : fusarioses (<i>Microdochium nivale</i> , <i>Fusarium</i> sp.)
Cultures maraîchères	Pomme de terre		Mildiou(s) : <i>Phytophthora infestans</i>
	Artichaut	Bactérioses	Mildiou(s)
	Carotte		Champignons (pythiacées)
	Céleris	Bactérioses	
	Chicorées - prod. racines	Bactérioses	
	Chicorées - prod. chicons	Bactérioses [Trt. semences et plants]	
	Choux	<i>Pseudomonas fluorescens</i> (broccoli) <i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>campestris</i>	Mildiou(s)
	Concombre (+ cornichon, courgette)		Mildiou
	Fraisier	Bactérioses	Maladies des taches brunes
	Haricots	Bactérioses	
	Houblon		Mildiou(s)
	Laitue	Bactérioses	Mildiou(s)
	Melon	<i>Acidovorax citruli</i> <i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>cucurbitae</i>	Mildiou
	Oignon	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>allii</i>	Mildiou(s)
	Poireau	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>porri</i>	Mildiou(s)
	Tomate	<i>Pseudomonas syringae</i> <i>Clavibacter michiganensis</i> <i>Erwinia chrysanthemi</i> <i>Ralstonia</i> nombreuses <i>Xanthomonas</i>	Mildiou(s) : <i>Phytophthora infestans</i>
	Usages divers	Plantes d'intérieur et de balcon	
Porte graine			Maladies diverses
Porte graine - Betteraves industrielle et fourragère			Mildiou(s)
Porte graine – PPAMC*, Florales et Potagères			Mildiou et rouille blanche Rouille(s)
PPAMC		Bactérioses	Maladies fongiques (mildiou)
Rosier			Chancre à champignons
	Traitements généraux		Protection des plaies [Trt. des troncs et branches]

généraliser cette interdiction, requête à laquelle s'opposent activement, et non sans succès, les administrations concernées. Cependant, ces pressions amènent à des restrictions réglementaires croissantes concernant l'emploi du cuivre (réductions des doses autorisées, menace persistante d'interdiction totale), qui posent des difficultés aux producteurs, en particulier aux producteurs en AB qui ne peuvent recourir à des fongicides de synthèse. En découle une demande récurrente d'"alternatives" au cuivre adressée à la recherche, encore inscrite en 2014 dans les priorités de recherche du plan Ambition Bio 2017, et des travaux expérimentaux assez nombreux pour identifier, tester et valider de telles alternatives dans des systèmes de production sans cuivre, ou à faible utilisation de ce métal.

1.1.2.2. Emplois du cuivre

- *Historique*

Le cuivre est utilisé en protection des plantes contre diverses maladies, en particulier les mildioux, différentes mycoses, mais aussi diverses bactérioses (Ayres, 2004 ; Fones and Preston, 2013), en particulier sur vigne, cultures fruitières et légumières (Tableau 1-1 ci-contre). Il constitue la seule matière active à effet fongicide fort et gamme d'action large homologuée en AB. Son remplacement dans ce mode de production est donc bien plus problématique qu'en AC, système dans lequel des solutions alternatives sous forme de pesticides de synthèse existent le plus souvent, au moins contre les maladies majeures. Le cuivre est principalement employé dans des formulations à base de sels de cuivre (sulfate ou hydroxyde), combinés à des adjuvants. La fameuse bouille bordelaise (sulfate de cuivre + chaux) est emblématique de ces types de formulation, et est à l'origine des pratiques dite de sulfatage des cultures. Sa découverte, ou plus exactement sa mise au point par Millardet, est bien connue, et constitue l'un des tournants de la protection scientifique des cultures (Ayres, 2004).

- *Consommation effective*

Parmi les données relativement récentes concernant les taux d'utilisation du cuivre en AB figurent, pour la France, une enquête menée par l'ITAB en 2009 sur différents types de productions (Jonis, 2009), et un travail similaire mais plus récent effectué en Suisse (Speiser *et al.*, 2015). Il existe également quelques indications ponctuelles dans des guides de prescription, mais qui ne reflètent pas nécessairement les pratiques réelles des agriculteurs.

Les deux enquêtes, en France et en Suisse, montrent que la consommation effective de cuivre est souvent sensiblement inférieure aux doses maximales autorisées. Ainsi, Speiser *et al.* (2015) rapportent une consommation moyenne inférieure à 3 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (soit 70% des 4 kg autorisés) en cultures de pomme de terre, de céleris ou de cépages européens (sensibles au mildiou) de vigne, et tombant à 0,1 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en production de concombre, de petits fruits rouges (myrtille, framboise, groseille) ou de choux. Elle s'établit aux environs de 2,5 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (63% du maximum permis) pour la production de cerises, et de 1 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en production de pomme et de poire (soit environ 60 à 80% du maximum autorisé). En France, la consommation annuelle de cuivre en viticulture biologique avoisine en moyenne 5 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en année à forte pression de mildiou (soit environ un an sur deux lors de la première décennie du XXI^e siècle), avec cependant de très fortes disparités selon les régions : 1,6 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en Alsace, 5,6 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en Val de Loire, et jusqu'à plus de 6 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en Champagne, Midi-Pyrénées ou Languedoc-Roussillon (Jonis, 2009). Les disparités interannuelles, fonction de l'intensité de la pression parasitaire, sont également marquées : la consommation moyenne annuelle française est ainsi de seulement 3 kg.ha⁻¹.an⁻¹ en année de faible pression maladie, contre 5 en année de forte pression. Des tendances très similaires sont relevées en arboriculture fruitière et en productions légumières, selon la même enquête. Les chiffres français sont en général sensiblement plus élevés que les valeurs rapportées dans l'enquête suisse ; cela provient sans doute pour partie de la plus grande diversité des terroirs, mais aussi du fait que les valeurs françaises correspondent à des données plus anciennes. Ainsi, les résultats de l'enquête donnent des valeurs plus élevées en viticulture et en arboriculture que les préconisations des guides récents destinés aux producteurs. Il est donc vraisemblable que la consommation actuelle de cuivre en France est inférieure aux valeurs collectées dans l'enquête de 2009, sans que des données plus récentes ne permettent toutefois de l'avérer avec certitude.

Plus récemment, un nombre croissant d'articles mentionne le développement de l'emploi de nanoparticules à base d'oxydes de cuivre (nano-CuO et nano-CuCO₃) comme biocides pour le traitement des bois et des produits dérivés du bois contre les champignons et insectes responsables de biodégradation : 72 000 t de cuivre sont utilisées annuellement sous cette forme en Amérique du Nord, qui représente la moitié du marché des produits de protection du bois (Evans *et al.*, 2008).

- *Efficacité*

Il existe plusieurs manières d'évaluer l'efficacité du cuivre. L'une est de considérer les réductions d'incidence ou de sévérité de maladies dans des parcelles traitées par rapport à des témoins non traités. L'autre est de considérer les différences de rendement entre ces deux types de parcelles. La plupart des références sont issues de parcelles expérimentales, qui ne représentent donc pas forcément des conditions effectives de production 'en vraie grandeur'. Toutefois, des gains de rendements moyens d'environ 20% pour la pomme de terre grâce aux traitements cupriques ont été généralement observés (Speiser *et al.*, 2006). D'après une synthèse allemande, l'emploi de cuivre éviterait des pertes moyennes de 10 à 15% en productions légumières et ornementales, 15 à 20% en culture de pomme de terre et 50 à 100% en arboriculture fruitière (Wilbois *et al.*, 2009).

Si la plupart des utilisations du cuivre sont justifiées par son efficacité biologique, certaines sont inutiles mais néanmoins préconisées. C'est par exemple le cas des applications contre la moniliose des fleurs de l'abricotier, qui 'bénéficie' des traitements de printemps homologués contre la bactériose. Alors même qu'une synthèse des résultats d'essais et d'observations au champ montre que ces applications printanières sont sans effet, voire néfastes, sur le contrôle de la maladie (Mercier *et al.*, 2012) et que les produits cupriques ne disposent d'ailleurs pas d'homologation pour cet usage, ces applications restent souvent préconisées 'par précaution'. Ces usages abusifs sont toutefois sans doute assez rares, et restent difficiles à tracer dans la littérature scientifique et technique: personne n'écrit d'article à propos de méthodes systématiquement inefficaces !

- *Durabilité*

Il existe peu de cas identifiés d'évolution des populations parasites en réponse aux traitements à base de cuivre. Ainsi, nous n'avons pas trouvé trace dans la littérature scientifique spécialisée d'indications suggérant l'apparition de résistance au cuivre chez les oomycètes agents de mildiou. Cependant, la durabilité des systèmes phytosanitaires à base de cuivre n'est pas définitivement avérée. En effet, et au-delà des effets écotoxicologiques évoqués plus haut, des modifications de la sensibilité de bactéries cibles des traitements sont parfois observées au champ. Ainsi, les différentes espèces de *Xanthomonas* (*X. vesicatoria*, *X. euvesicatoria*, *X. perforans* et *X. gardneri*), responsables de dégâts chez la tomate et le piment, étaient initialement contrôlées par des applications de cuivre, mais des populations bactériennes résistantes au cuivre sont rapidement apparues, ce qui a rendu ce moyen de lutte inefficace (de Souza *et al.*, 2008; Marco and Stall, 1983). Très récemment, Abbasi *et al.* (2015) rapportent que près de 90% des souches de terrain de *Xanthomonas* échantillonnées sur tomate dans l'Ontario sont résistantes au cuivre dans un test de croissance *in vitro*, la plupart restant fortement pathogènes. Des résultats antérieurs en Floride montrent toutefois que les souches sensibles et résistantes au cuivre de *Xanthomonas vesicatoria* restent contrôlées de manière similaire par les applications au champ de traitements cupriques ; cela suggère que la résistance mesurée *in vitro* n'est pas forcément indicatrice d'une perte effective de performance au champ des produits à base de cuivre pour le contrôle des taches bactériennes de la tomate (Jones *et al.*, 1991).

1.2. Se passer du cuivre : utopie ou réalité ?

La forte pression réglementaire pour limiter ou supprimer les conditions d'usage phytosanitaire du cuivre impose la recherche de méthodes alternatives pour protéger efficacement les cultures, en particulier les productions biologiques. Il s'agit là d'une priorité politique, mais aussi scientifique, ancienne, mais qui reste aujourd'hui entièrement d'actualité. Ainsi, en France, elle figure en bonne place dans les actions ciblées par le plan Ambition Bio ; elle a également généré plusieurs projets collaboratifs de recherche depuis le début des années 2000 à l'échelle européenne.

La plupart de ces actions de recherche se sont intéressées à un éventail large d'alternatives possibles, au premier rang desquelles figurent la résistance génétique des variétés (Speiser *et al.*, 2006), l'emploi de bio-pesticides (micro-organismes ou extraits d'organismes vivants à efficacité antimicrobienne) ou de stimulateurs des défenses naturelles des plantes, mais aussi diverses pratiques agronomiques à vocation prophylactique. Un grand nombre de références techniques a ainsi été accumulé, mais l'adoption en pratique de ces innovations reste limitée. Par ailleurs, il n'existe pas à notre connaissance d'analyse approfondie du corpus de connaissances générées par ces recherches, des opportunités réelles d'emploi (conditions requises, niveau d'efficacité...) et des freins à une diffusion plus large des solutions les plus performantes. Enfin, la majorité des travaux portent sur des évaluations de leviers individuels, mais

peu tentent de les insérer au sein de systèmes de protection intégrée : elles se placent donc délibérément dans une posture de substitution ("quoi à la place du cuivre ?") plus que de reconception des itinéraires de production.

C'est pourquoi, suite à une suggestion du CIAB (Comité Interne Agriculture Biologique de l'INRA) consécutive à différents échanges avec les acteurs de l'AB, l'ITAB et l'INRA, *via* le métaprogramme SMAcH (*Sustainable Management of Crop Health* – en français, Gestion Durable de la Santé des Cultures) ont souhaité financer une Expertise Scientifique Collective (ESCo), pour d'une part analyser l'ensemble des acquis disponibles concernant les alternatives individuelles au cuivre mais aussi les systèmes intégrés de protection des cultures biologiques (cible prioritaire mais non exclusive des applications de cuivre), et les freins et leviers relatifs à leur adoption en pratique, et d'autre part proposer des pistes d'action pour orienter la recherche et la R&D, ainsi éventuellement que l'action publique, en vue de favoriser l'émergence d'itinéraires 'zéro cuivre' ou 'très bas cuivre' assurant une protection durable et écologiquement vertueuse. La méthodologie propre aux ESCo permettait en effet de traiter les différentes dimensions du sujet, tout en produisant un document de référence, en assurant une cohérence globale des conclusions, et en apportant des éléments d'information factuels sur des techniques ou itinéraires en émergence ou alternatifs.

Références bibliographiques citées

- Abbasi, P.A.; Khabbaz, S.E.; Weselowski, B.; Zhang, L., 2015. Occurrence of copper-resistant strains and a shift in *Xanthomonas* spp. causing tomato bacterial spot in Ontario. *Canadian Journal of Microbiology*, 61 (10): 753-761. [Texte intégral](#)
- Adrees, M.; Ali, S.; Rizwan, M.; Ibrahim, M.; Abbas, F.; Farid, M.; Zia-ur-Rehman, M.; Irshad, M.K.; Bharwana, S.A., 2015. The effect of excess copper on growth and physiology of important food crops: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22 (11): 8148-8162. [Texte intégral](#)
- Anjum, N.A.; Adam, V.; Kizek, R.; Duarte, A.C.; Pereira, E.; Iqbal, M.; Lukatkin, A.S.; Ahmad, I., 2015. Nanoscale copper in the soil-plant system - toxicity and underlying potential mechanisms. *Environmental Research*, 138: 306-325. [Texte intégral](#)
- Arena, M.; Auteri, D.; Barmaz, S.; Bellisai, G.; Brancato, A.; Brocca, D.; Bura, L.; Byers, H.; Chiusolo, A.; Marques, D.C.; Crivellente, F.; De Lentdecker, C.; Egsmose, M.; Erdos, Z.; Fait, G.; Ferreira, L.; Goumenou, M.; Greco, L.; Ippolito, A.; Istace, F.; Jarrah, S.; Kardassi, D.; Leuschner, R.; Lythgo, C.; Magrans, J.O.; Medina, P.; Miron, I.; Molnar, T.; Nougadere, A.; Padovani, L.; Morte, J.M.P.; Pedersen, R.; Reich, H.; Sacchi, A.; Santos, M.; Serafimova, R.; Sharp, R.; Stanek, A.; Streissl, F.; Sturma, J.; Szentes, C.; Tarazona, J.; Terron, A.; Theobald, A.; Vagenende, B.; Verani, A.; Villamar-Bouza, L.; Efsa, 2018. Peer review of the pesticide risk assessment of the active substance copper compounds copper(I), copper(II) variants namely copper hydroxide, copper oxychloride, tribasic copper sulfate, copper(I) oxide, Bordeaux mixture. *Efsa Journal*, 16 (1): 25 p. [Texte intégral](#)
- Ayres, P.G., 2004. Alexis Millardet: France's forgotten mycologist. *Mycologist*, 18 (1): 23-26. [Texte intégral](#)
- Baek, Y.W.; An, Y.J., 2011. Microbial toxicity of metal oxide nanoparticles (CuO, NiO, ZnO, and Sb2O3) to *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, and *Streptococcus aureus*. *Science of the Total Environment*, 409 (8): 1603-1608. [Texte intégral](#)
- Barancikova, G.; Makovnikova, J., 2003. The influence of humic acid quality on the sorption and mobility of heavy metals. *Plant Soil and Environment*, 49 (12): 565-571. [Texte intégral](#)
- Baron, M.; Arellano, J.B.; Gorge, J.L., 1995. Copper and photosystem II - a controversial relationship. *Physiologia Plantarum*, 94 (1): 174-180. [Texte intégral](#)
- Bondarenko, O.; Juganson, K.; Ivask, A.; Kasemets, K.; Mortimer, M.; Kahru, A., 2013. Toxicity of Ag, CuO and ZnO nanoparticles to selected environmentally relevant test organisms and mammalian cells in vitro: a critical review. *Archives of Toxicology*, 87 (7): 1181-1200. [Texte intégral](#)
- Borkow, G.; Zatcoff, R.C.; Gabbay, J., 2009. Reducing the risk of skin pathologies in diabetics by using copper impregnated socks. *Medical Hypotheses*, 73 (6): 883-886. [Texte intégral](#)
- Boyd, R.S., 2012. Plant defense using toxic inorganic ions: Conceptual models of the defensive enhancement and joint effects hypotheses. *Plant Science*, 195: 88-95. [Texte intégral](#)
- Brewer, G.J., 2012. Metals in the causation and treatment of Wilson's disease and Alzheimer's disease, and copper lowering therapy in medicine. *Inorganica Chimica Acta*, 393: 135-141. [Texte intégral](#)
- Brun, L.A.; Maillet, J.; Richarte, J.; Herrmann, P.; Remy, J.C., 1998. Relationships between extractable copper, soil properties and copper uptake by wild plants in vineyard soils. *Environmental Pollution*, 102 (2-3): 151-161. [Texte intégral](#)
- Bundy, J.G.; Sidhu, J.K.; Rana, F.; Spurgeon, D.J.; Svendsen, C.; Wren, J.F.; Sturzenbaum, S.R.; Morgan, A.J.; Kille, P., 2008. 'Systems toxicology' approach identifies coordinated metabolic responses to copper in a terrestrial non-model invertebrate, the earthworm *Lumbricus rubellus*. *Bmc Biology*, 6. [Texte intégral](#)
- Bunemann, E.K.; Schwenke, G.D.; Van Zwieten, L., 2006. Impact of agricultural inputs on soil organisms - a review. *Australian Journal of Soil Research*, 44 (4): 379-406. [Texte intégral](#)

- Camara, B.I.; Yamapi, R.; Mokrani, H., 2017. How do copper contamination pulses shape the regime shifts of phytoplankton-zooplankton dynamics? *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 48: 170-178. [Texte intégral](#)
- Cedergreen, N.; Norhave, N.J.; Nielsen, K.; Johansson, H.K.L.; Marcussen, H.; Svendsen, C.; Spurgeon, D.J., 2013. Low temperatures enhance the toxicity of copper and cadmium to *Enchytraeus crypticus* through different mechanisms. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 32 (10): 2274-2283. [Texte intégral](#)
- Collins, D.; Luxton, T.; Kumar, N.; Shah, S.; Walker, V.K.; Shah, V., 2012. Assessing the impact of copper and zinc oxide nanoparticles on soil: A Field Study. *Plos One*, 7 (8). [Texte intégral](#)
- Council Regulation (EC), 2007. No. 834/2007 of 28 June 2007 on organic production and labeling of organic products and repealing regulation (EEC) No 2092/91. *Official Journal of the European Union*, L 189 (20 July 2007): 1–23. [Texte intégral](#)
- Covelo, E.F.; Vega, F.A.; Andrade, M.L., 2007. Competitive sorption and desorption of heavy metals by individual soil components. *Journal of Hazardous Materials*, 140 (1-2): 308-315. [Texte intégral](#)
- De Leonardis, A.; Macciola, V., 2010. Olive biophenols as food supplements and additives. *Olives and Olive Oil in Health and Disease Prevention*. 283-289. [Texte intégral](#)
- de Souza, M.F.M.; Rodrigues, R.; do Amaral, A.T.; Sudre, C.P., 2008. Resistance to *Xanthomonas* spp. in tomato: diallel analysis and gene effects estimative in a breeding programme carried out in Brazil. *Journal of Phytopathology*, 156 (11-12): 660-667. [Texte intégral](#)
- DeForest, D.K.; Meyer, J.S., 2015. Critical Review: Toxicity of dietborne metals to aquatic organisms. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 45 (11): 1176-1241. [Texte intégral](#)
- Dimkpa, C.O.; McLean, J.E.; Britt, D.W.; Johnson, W.P.; Arey, B.; Lea, A.S.; Anderson, A.J., 2012. Nanospecific Inhibition of pyoverdine siderophore production in *Pseudomonas chlororaphis* O6 by CuO Nanoparticles. *Chemical Research in Toxicology*, 25 (5): 1066-1074. [Texte intégral](#)
- Dixon, B., 2004. Pushing Bordeaux mixture. *Lancet Infectious Diseases*, 4 (9): 594-594. [Texte intégral](#)
- Evans, P.; Matsunaga, H.; Kiguchi, M., 2008. Large-scale application of nanotechnology for wood protection. *Nature Nanotechnology*, 3 (10): 577-577. [Texte intégral](#)
- Ferreira, I.; Barros, L.; Soares, M.E.; Bastos, M.L.; Pereira, J.A., 2007. Antioxidant activity and phenolic contents of *Olea europaea* L. leaves sprayed with different copper formulations. *Food Chemistry*, 103 (1): 188-195. [Texte intégral](#)
- Fones, H.; Preston, G.M., 2013. The impact of transition metals on bacterial plant disease. *Fems Microbiology Reviews*, 37 (4): 495-519. [Texte intégral](#)
- Frampton, G.K.; Jansch, S.; Scott-Fordsmand, J.J.; Rombke, J.; Van den Brink, P.J., 2006. Effects of pesticides on soil invertebrates in laboratory studies: A review and analysis using species sensitivity distributions. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 25 (9): 2480-2489. [Texte intégral](#)
- Gabbay, J.; Borkow, G.; Mishal, J.; Magen, E.; Zatcoff, R.; Shemer-Avni, Y., 2006. Copper oxide impregnated textiles with potent biocidal activities. *Journal of Industrial Textiles*, 35 (4): 323-335. [Texte intégral](#)
- GRAB - Groupe de recherche en agriculture biologique, 2014. Liste des produits phytosanitaires autorisés en agriculture biologique sur cultures maraîchères et fraise. [Texte intégral](#)
- Heugens, E.H.W.; Hendriks, A.J.; Dekker, T.; van Straalen, N.M.; Admiraal, W., 2001. A review of the effects of multiple stressors on aquatic organisms and analysis of uncertainty factors for use in risk assessment. *Critical Reviews in Toxicology*, 31 (3): 247-284. [Texte intégral](#)
- Hodgkinson, V.; Petris, M.J., 2012. Copper homeostasis at the host-pathogen interface. *Journal of Biological Chemistry*, 287 (17): 13549-13555. [Texte intégral](#)
- Jones, J.B.; Woltz, S.S.; Jones, J.P.; Portier, K.L., 1991. Population dynamics of *Xanthomonas campestris* pv *vesicatoria* on tomato leaflets treated with copper bactericides. *Phytopathology*, 81 (7): 714-719. [Texte intégral](#)
- Jonis M, 2009. Usage du cuivre en agriculture biologique – résultats d'enquêtes. In: Itab, ed. Usage du cuivre pour la production de vin, fruits et légumes biologiques, 3-25. [Texte intégral](#)
- Kopittke, P.M.; Blamey, F.P.C.; Asher, C.J.; Menzies, N.W., 2010. Trace metal phytotoxicity in solution culture: a review. *Journal of Experimental Botany*, 61 (4): 945-954. [Texte intégral](#)
- Mackie, K.A.; Muller, T.; Kandeler, E., 2012. Remediation of copper in vineyards - A mini review. *Environmental Pollution*, 167: 16-26. [Texte intégral](#)
- Mahapatra, O.; Bhagat, M.; Gopalakrishnan, C.; Arunachalam, K.D., 2008. Ultrafine dispersed CuO nanoparticles and their antibacterial activity. *Journal of Experimental Nanoscience*, 3 (3): 185-193. [Texte intégral](#)
- Marco, G.M.; Stall, R.E., 1983. Control of bacterial spot of pepper initiated by strains of *Xanthomonas campestris* pv *vesicatoria* that differ in sensitivity to copper. *Plant Disease*, 67 (7): 779-781. [Texte intégral](#)
- Marschner, P., 2012. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, 3rd Edition. San Diego: Elsevier Academic Press Inc, 651 p.
- Martins, F.; Pereira, J.A.; Baptista, P., 2014. Oxidative stress response of *Beauveria bassiana* to Bordeaux mixture and its influence on fungus growth and development. *Pest Management Science*, 70 (8): 1220-1227. [Texte intégral](#)
- Mench, M., 1990. Transfert des oligo-éléments du sol à la racine et absorption. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, 76 (2): 17-30.
- Mercier, V.; Stevenin, S.; Ondet, S.J., 2012. *Monilia laxa* sur fleurs d'abricotiers: stades sensibles et traitements cupriques. Actes des Journées techniques légumes et cultures pérennes biologiques, Avignon (France), 2012/12/11-13, 163-164.
- Michaud, A.M.; Bravin, M.N.; Galleguillos, M.; Hinsinger, P., 2007. Copper uptake and phytotoxicity as assessed *in situ* for durum wheat (*Triticum turgidum durum* L.) cultivated in Cu-contaminated, former vineyard soils. *Plant and Soil*, 298 (1-2): 99-111. [Texte intégral](#)

- Morimoto, M.; Kishimoto, T.; Kobayashi, M.; Yako, N.; Iida, A.; Wanikawa, A.; Kitagawa, Y., 2010. Effects of Bordeaux mixture (copper sulfate) treatment on blackcurrant/muscat-like odors in hops and beer. *Journal of the American Society of Brewing Chemists*, 68 (1): 30-33. [Texte intégral](#)
- Nahmani, J.; Hodson, M.E.; Black, S., 2007. Effects of metals on life cycle parameters of the earthworm *Eisenia fetida* exposed to field-contaminated, metal-polluted soils. *Environmental Pollution*, 149 (1): 44-58. [Texte intégral](#)
- Pal, A.; Jayamani, J.; Prasad, R., 2014. An urgent need to reassess the safe levels of copper in the drinking water: Lessons from studies on healthy animals harboring no genetic deficits. *Neurotoxicology*, 44: 58-60. [Texte intégral](#)
- Petit, A.N.; Fontaine, F.; Vatsa, P.; Clement, C.; Vaillant-Gaveau, N., 2012. Fungicide impacts on photosynthesis in crop plants. *Photosynthesis Research*, 111 (3): 315-326. [Texte intégral](#)
- Samanovic, M.I.; Ding, C.; Thiele, D.J.; Darwin, K.H., 2012. Copper in microbial pathogenesis: Meddling with the Metal. *Cell Host & Microbe*, 11 (2): 106-115. [Texte intégral](#)
- Sandmann, G.; Boger, P., 1980. Copper-mediated lipid peroxidation processes in photosynthetic membranes. *Plant Physiology*, 66 (5): 797-800. [Texte intégral](#)
- Speiser, B.; Mieves, E.; Tamm, L., 2015. Utilisation de cuivre par les paysans bio suisses dans différentes cultures. *Recherche Agronomique Suisse*, 6 (4): 160-165. [Texte intégral](#)
- Speiser, B.; Tamm, L.; Amsler, T.; Lambion, J.; Bertrand, C.; Hermansen, A.; Ruissen, M.A.; Haaland, P.; Zarb, J.; Santos, J.; Shotton, P.; Wilcockson, S.; Juntharathep, P.; Ghorbani, R.; Leifert, C., 2006. Improvement of late blight management in organic potato production systems in Europe: Field tests with more resistant potato varieties and copper based fungicides. *Biological Agriculture & Horticulture*, 23 (4): 393-412. [Texte intégral](#)
- Spurgeon, D.J.; Hopkin, S.P., 1996. Effects of metal-contaminated soils on the growth, sexual development, and early cocoon production of the earthworm *Eisenia fetida*, with particular reference to zinc. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 35 (1): 86-95. [Texte intégral](#)
- Spurgeon, D.J.; Svendsen, C.; Weeks, J.M.; Hankard, P.K.; Stubberud, H.E.; Kammenga, J.E., 2003. Quantifying copper and cadmium impacts on intrinsic rate of population increase in the terrestrial oligochaete *Lumbricus rubellus*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 22 (7): 1465-1472. [Texte intégral](#)
- Stiborova, M.; Doubravova, M.; Brezinova, A.; Friedrich, A., 1986. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley *Hordeum vulgare* L. *Photosynthetica*, 20 (4): 418-425.
- Szalontai, B.; Horvath, L.I.; Debreczeny, M.; Droppa, M.; Horvath, G., 1999. Molecular rearrangements of thylakoids after heavy metal poisoning, as seen by Fourier transform infrared (FTIR) and electron spin resonance (ESR) spectroscopy. *Photosynthesis Research*, 61 (3): 241-252. [Texte intégral](#)
- van Assche, F.; Clijsters, H., 1990. Effects of metals on enzyme activity in plants. *Plant Cell and Environment*, 13 (3): 195-206. [Texte intégral](#)
- van Bueren, E.T.L.; Tiemens-Hulscher, M.; Struik, P.C., 2008. Cisgenesis does not solve the late blight problem of organic potato production: alternative breeding strategies. *Potato Research*, 51 (1): 89-99. [Texte intégral](#)
- Wilbois, K.-P.; Kauer, R.; Fader, B.; Kienzle, J.; Haug, P.; Fritzsche-Martin, A.; Drescher, N.; Reiners, E.; Röhrig, P., 2009. Kupfer als pflanzenschutzmittel unter besonderer Berücksichtigung des ökologischen landbaus (Copper as plant protection product with special regards to organic farming). *Journal für Kulturpflanzen*, 61 (4): 140-152. [Texte intégral](#)
- Wuana, R.A.; Okieimen, F.E., 2011. Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation. *Isrn Ecology*, 2011: 20 p. [Texte intégral](#)
- Wyszkowska, J.; Borowik, A.; Kucharski, M.; Kucharski, J., 2013. Effect of cadmium, copper and zinc on plants, soil microorganisms and soil enzymes. *Journal of Elementology*, 18 (4): 769-796. [Texte intégral](#)

2. Les méthodes alternatives à l'usage du cuivre

2.1. Obligations réglementaires pour l'homologation et la commercialisation des produits et des variétés

D. Andrivon, M. Bardin, P. Nicot, C. Bertrand

La mise sur le marché de substances, préparations ou variétés n'est pas exempte de contraintes réglementaires, destinées à assurer l'utilisateur de la nature et de la qualité de ce qu'il achète, le consommateur de l'innocuité des produits, et l'industriel de ses droits. Ces exigences réglementaires sont pour la France majoritairement d'origine communautaire, la réglementation nationale pouvant toutefois aller plus loin que les règles adoptées à l'échelle de l'Union Européenne.

2.1.1. Matières actives et produits à visée phytosanitaire

2.1.1.1. Catégorisation des matières actives et produits

Tous les produits ou préparations à visée sanitaire, y compris ceux destinés au biocontrôle (préparations naturelles, micro- et macro-organismes utilisables en lutte biologique, stimulateurs de défense des plantes, produits sémi-chimiques), nécessitent, comme tous les produits à but phytopharmaceutique, de se conformer à la réglementation issue du Règlement (CE) n°1107/2009 du 21 octobre 2009 (Langlet, 2016; Union Européenne, 2009).

Ce règlement catégorise les différents produits à action phytosanitaire en trois groupes, selon leur profil attendu de risque toxicologique et écotoxicologique :

- Substances de base (Art. 23),
- Substances à faible risque (Art. 47),
- Produits phytosanitaires.

Ces produits et préparations requièrent une autorisation de mise sur le marché (AMM) et une inscription à l'annexe 1 du Règlement suscitée pour pouvoir être commercialisés, mais les modalités de cette homologation sont allégées pour les deux premières catégories (Bertrand, 2016).

Les substances de base correspondent à des substances non initialement élaborées pour être utilisées en protection des plantes mais qui peuvent avoir un intérêt pour celle-ci (denrées alimentaires...) et sont sans impact négatif répertorié sur la santé humaine ou l'environnement. Ces substances sont une catégorie de produits utilisables en vue de renforcer la santé des cultures, mais distincte des produits phytosanitaires.

En France, la réglementation utilise la notion de préparations naturelles peu préoccupantes (PNPP) – qui n'existe pas dans la législation européenne. La Loi d'avenir pour l'agriculture, l'alimentation et la forêt (2014) définit les PNPP (Art. 50) comme composées exclusivement de substances de base (au sens du Règlement (CE) n°1107/2009) et de substances naturelles à usage biostimulant. L'activité de ces dernières n'est pas phytopharmaceutique (toute allégation d'une autre activité que celle de biostimulant est interdite). L'allègement de la procédure d'homologation pour les substances de base et les PNPP, destinée à favoriser l'arrivée rapide de ce type de produits sur le marché, n'est pas sans conséquence. Il peut conduire certains dépositaires à entretenir un certain flou entre l'usage déclaré et celui véritablement recherché, le cas typique étant celui de produits de biocontrôle commercialisés comme "biostimulants" pour éviter une homologation lourde et coûteuse.

2.1.1.2. Processus d'homologation

La procédure d'homologation (Figure 2.1-1) se décompose en deux étapes : l'homologation de la matière active au niveau européen, puis l'autorisation de mise sur le marché (AMM) au niveau national. Au niveau européen, la demande est évaluée par l'EFSA (*European Food Safety Authority*) autour de trois caractéristiques : les propriétés physico-chimiques de la matière active, son risque pour la santé humaine (toxicologie et résidus) et son risque pour l'environnement (survie et comportement dans l'environnement et écotoxicologie). A la suite de ce rapport d'expertise, et si celui-ci est favorable, la matière active est inscrite à l'annexe 1 du règlement 540/2011. La liste des produits est disponible sur la liste 'EU Pesticide Database' (Union Européenne, 2016), régulièrement mise à jour.

Le produit formulé est ensuite évalué au niveau national. La demande comprend, en plus des dossiers permettant de constituer le rapport d'évaluation européen, des données d'efficacité du produit et des données sur les usages (culture, dose d'application). En France, c'est l'ANSES (Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail) qui délivre les autorisations de mise sur le marché. La liste des produits homologués en France est disponible sur le site internet de l'ANSES (ANSES, 2016).

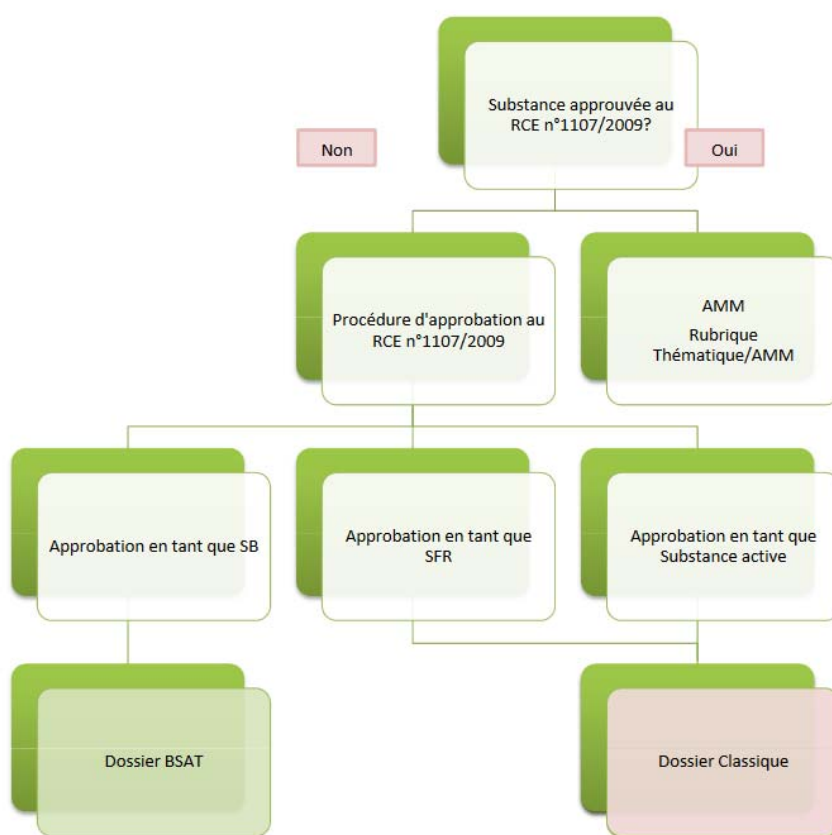


Figure 2.1-1. Les étapes d'autorisation d'une substance ou préparation à effet sur la santé des végétaux (Source : ITAB and ONEMA, 2013). SB = substance de base ; SFR : substance à faible risque.

2.1.1.3. Biocontrôle et AB

Les produits destinés au biocontrôle sont recensés sur une liste spécifique après homologation (*cf.* note de service DGAL/SDQSPV/2017-826 du 18-10-2017 ; Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, 2017). Il est important de remarquer qu'il n'y a aucunement équivalence entre inscription sur la liste Biocontrôle et possibilité d'utilisation en agriculture biologique : plusieurs produits de la liste Biocontrôle ne sont pas homologués en agriculture biologique, et certains produits utilisés en AB (dont les préparations à base de cuivre) ne sont pas éligibles à la liste Biocontrôle. De ce fait, tout nouveau produit homologué et disposant d'une Autorisation de Mise sur le Marché fait l'objet d'une instruction complémentaire quant à son éligibilité au cahier des charges de l'AB.

2.1.2. Inscription et commerce des variétés

2.1.2.1. Principes

Avant d'être commercialisées, les nouvelles variétés doivent subir des tests afin de pouvoir être inscrites sur une des listes du Catalogue officiel des variétés, lorsque celui-ci existe pour l'espèce considérée (cas de la plupart des espèces cultivées non forestières). En France, le CTPS (Comité Technique Permanent de la Sélection), organisé en 14 sections spécialisées par espèce ou groupe d'espèces, est chargé de gérer le Catalogue officiel. Le CTPS rassemble tous les partenaires privés et publics de la filière semences et plants, et a un rôle de conseil et d'appui auprès du Ministère de l'Agriculture.

L'étude des variétés en vue de leur inscription officielle (Figure 2.1-2) comprend :

- **la vérification de la nouveauté et de la conformité du type variétal** (épreuves dites de DHS : Distinction, Homogénéité et Stabilité). La variété doit ainsi faire la preuve : de son caractère distinct par rapport à toutes les variétés déjà inscrites, en particulier *via* des comparaisons morphologiques détaillées ; de son homogénéité entre les individus de la variété ; et de la stabilité dans le temps de ses caractéristiques. D'une à trois années d'études et d'observations (critères morphologiques, physiologiques et biochimiques) sont nécessaires pour achever ces épreuves ;
- **l'évaluation du progrès génétique apporté par la nouvelle variété** (épreuves dite de VATE : Valeur Agronomique, Technologique et Environnementale). Applicables uniquement aux espèces de grande culture, ces épreuves doivent permettre de démontrer une amélioration agronomique (meilleure tolérance au froid, aux maladies...) et/ou technologique (meilleure aptitude à la transformation ou à l'utilisation technologique, qualité alimentaire accrue...). Depuis quelques années, cette évaluation intègre également des critères environnementaux (adaptation aux conditions de milieux et aux itinéraires techniques limitant les fongicides, l'azote ou l'eau...). La VATE nécessite deux années d'étude.

L'ensemble de ces épreuves est conduit, sous la responsabilité et pour le compte du CTPS, par la section d'étude des variétés du GEVES (Groupement d'Etude et de contrôle des Variétés Et des Semences). Depuis 1989, le GEVES est un Groupement d'Intérêt Public qui regroupe le Ministère de l'Agriculture, l'INRA et le GNIS (Groupement National Interprofessionnel des Semences). Le GEVES utilise à cette fin un réseau national de 6 stations autonomes et 7 associées à l'INRA. Plus de 1 500 variétés nouvelles sont étudiées chaque année.

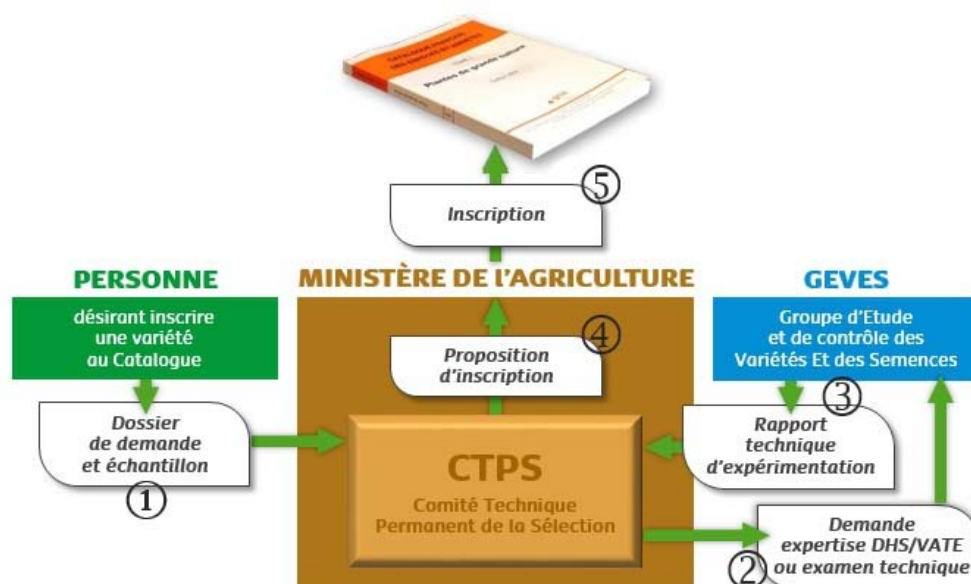


Figure 2.1-2. Les étapes et acteurs impliqués dans l'inscription officielle d'une variété cultivée (Source : GNIS - Groupement national interprofessionnel des semences et plants, 2017-2018)

2.1.2.2. Le cas particulier des variétés anciennes ou locales

Pour les variétés anciennes ou locales, souvent moins homogènes, les règles d'inscription sur les listes du Catalogue officiel ont été assouplies. Cela permet de garantir leur authenticité et de remettre sur le marché des variétés oubliées. C'est ainsi que les variétés dites de "conservation" (races primitives et variétés naturellement adaptées aux conditions locales et régionales et menacées d'érosion génétique) pour les espèces de grandes cultures et potagères, ainsi que les variétés "sans valeur intrinsèque" pour les espèces potagères, bénéficient d'un dispositif particulier permettant leur inscription, leur production et leur commercialisation.

Références bibliographiques citées

- ANSES - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2016. E-phy : Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages, des matières fertilisantes et des supports de culture autorisés en France. [Texte intégral](#)
- Bertrand, C., 2016. Introduction au bio-contrôle : constats, prévisions et exigences réglementaires ; le cas particulier des extraits naturels. *Journées Techniques PNPP, Substances naturelles en production végétale*, Paris (France), 2016/04/26-27, 3 p. [Texte intégral](#)
- GNIS - Groupement national interprofessionnel des semences et plants, 2017-2018. Inscription des variétés au Catalogue officiel français. [Texte intégral](#)
- ITAB - Institut technique de l'agriculture biologique; ONEMA - Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques, 2013. *Guide pédagogique « Procédures réglementaires applicables aux produits de bio-contrôle »*, 64 p. [Texte intégral](#)
- Langlet, X., 2016. Les produits de « Biocontrôle », Aspects réglementaires & cadre réglementaire ; Développer & favoriser le biocontrôle. *Congrès Natural Products and Biocontrol*, Perpignan (France), 2016/09/21.
- Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, 2017. Note de service DGAL/SDQSPV/2017-826 du 18/10/2017 *Bulletin officiel du Ministère de l'agriculture et de l'alimentation*. [Texte intégral](#)
- Union Européenne, 2009. Règlement (CE) n° 1107/2009 du Parlement européen et du Conseil du 21 octobre 2009 concernant la mise sur le marché des produits phytopharmaceutiques et abrogeant les directives 79/117/CEE et 91/414/CEE du Conseil. *Journal officiel de l'Union Européenne*, 1-50. [Texte intégral](#)
- Union Européenne, 2016. Pesticides database. [Texte intégral](#)

2.2. Préparations naturelles biocides

C. Bertrand

Cette section détaille les préparations ou substances naturelles biocides aujourd'hui disponibles ou en développement, et potentiellement utilisables comme alternatives au cuivre. Elle ne traite que des préparations à effet antimicrobien direct. Les préparations d'origine naturelle, comme la laminarine (oligosaccharide extrait d'algue) ou le COS-OGA (chito-oligosaccharides ou chitosan, provenant essentiellement de l'exosquelette de crustacés), dont l'action est essentiellement médiée par l'élicitation de réactions de défense de la plante, seront traitées dans la section 2.5.

2.2.1. Origine et mode d'action

Les substances actives organiques biocides sont issues d'extraits végétaux ou de métabolites microbiens. Elles sont constituées soit d'extraits végétaux comprenant un mélange de composés, soit de molécules purifiées.

Les modes d'action antimicrobiens de la plupart de ces préparations sont rarement connus dans le détail, mais la plupart de ces substances biologiquement actives inhibent soit la croissance des colonies ou des hyphes, soit la formation de spores. Les voies physiologiques et moléculaires impliquées, notamment pour des composés antifongiques, ne sont pas claires (Toquin *et al.*, 2010) : seules quelques recherches y ont été consacrées, pour certains composés actifs contre des souches pathogènes pour l'homme. Ainsi les travaux de Shen *et al.* (2016) mettent en évidence l'implication de l'oxyde nitrique dans la mort cellulaire d'*Aspergillus flavus* après un traitement au thymol (composé majoritaire de certaines huiles essentielles) : une cascade de réactions cellulaires induite par le thymol et impliquant la génération d'espèces radicalaires oxydantes *via* la voie de l'oxyde nitrique induirait cette mort cellulaire.

2.2.2. Préparations naturelles "biocides" approuvées en France et en Europe

2.2.2.1. Préparations à base d'huile essentielle d'agrumes

Trois préparations (noms commerciaux ESSEN'CIEL, LIMOCIDE et PREV-AM) à base d'huiles essentielles d'agrumes, en particulier d'orange douce, sont autorisées en agriculture biologique pour certaines applications. Ces préparations peuvent être utilisées sur carotte, chicorée et culture florale contre l'oïdium (ANSES - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2016). De Lima *et al.* (2016) ont mis en évidence une activité *in vitro* de ces préparations contre *Alternaria* sur carotte, sans que celle-ci n'affecte pour autant la germination des graines. Ces mêmes préparations ont également montré une activité inhibitrice (*in vitro*) de la germination des conidies de *Venturia inaequalis* (Nagy *et al.*, 2014).

2.2.2.2. Sels de calcium, de sodium et de potassium

Deux préparations à base de bicarbonate de potassium sont aujourd'hui autorisées en agriculture biologique : l'ARMICARB et le K-BLOC (ITAB - Institut technique de l'agriculture biologique, 2015). Le bicarbonate de potassium réduit de manière significative, en conditions de culture biologique, la tavelure du pommier et est, dans certains cas, aussi efficace que le soufre mouillable (Jamar *et al.*, 2007; Jamar *et al.*, 2010). Par ailleurs, Dagostin *et al.* (2011) ont montré une efficacité sur vigne contre le mildiou sur grappes équivalente à celle de la référence. Dans des conditions contrôlées sous serre, une seule pulvérisation de 0,5 ou 1% (poids / volume) de bicarbonate de potassium sur jeunes plants de pommier, 24 heures avant ou 24 heures après l'inoculation artificielle, contrôle de manière significative la maladie. Une plus grande efficacité du bicarbonate de potassium est observée lorsque la période d'application est proche de la période d'inoculation. Une augmentation significative de son activité fongicide est observée lorsque le bicarbonate de potassium est mélangé à des huiles minérales (Jamar *et al.*, 2007). L'utilisation de cette synergie est possible en systèmes conventionnels, mais peut s'avérer problématique en AB vu l'origine des huiles minérales, issues du raffinage industriel du pétrole.

Des applications au champ d'hydroxyde de calcium (chaux éteinte), positionnées peu avant ou à la fin de l'infection, ont aussi donné de bons résultats contre la tavelure du pommier (Montag *et al.*, 2005).

Le bicarbonate de sodium a montré une activité contre la tavelure du pommier sous serre en condition d'inoculation artificielle ; cependant dans ces conditions et pour une même concentration, le bicarbonate de potassium en combinaison avec des huiles minérales affiche une activité plus élevée (Jamar *et al.*, 2007; Jamar *et al.*, 2010).

2.2.2.3. Soufre

Le soufre, principalement utilisé contre les oïdiums, est homologué pour un seul usage du cuivre : la tavelure du pommier. Le soufre et le polysulfure de calcium sont des biocides complémentaires du cuivre pour la protection des pommiers biologiques contre la tavelure : ils sont employés en verger pendant les périodes de sensibilité des fruits à la rugosité (provoquée par le cuivre).

2.2.2.4. Substances de base d'origine végétale ou animale

Outre le bicarbonate de sodium (European Food Safety Authority, 2015) et l'hydroxyde de calcium (European Food Safety Authority, 2014d) traités au paragraphe 2.2.2.2, sont approuvés en Europe en 2017 comme substances de bases et classés dans la catégorie fongicide (en couvrant potentiellement des usages du cuivre) : la prêle (European Food Safety Authority, 2013), la lécithine (European Food Safety Authority, 2014a), l'écorce de saule (European Food Safety Authority, 2014b), le vinaigre (European Food Safety Authority, 2014c) et l'ortie (European Food Safety Authority, 2016 ; Encadré 2.2-1) (Tableau 2.2-1).

Tableau 2.2-1. Préparations naturelles "biocides" approuvées en 2017 en France et en Europe

Substance	Homologation Catégorie* ; date	Usage (culture / pathogène)	Produits commerciaux
<i>Substances de base</i>		Usages **	
Hydroxyde de calcium (chaux éteinte)	F ; 07/2015	Pommier / chancre (<i>Nectria</i>)	
Bicarbonate de sodium	F ; 12/2015	Pommier / tavelure	
Prêle (<i>Equisetum arvense</i>)	F ; 07/2014	Pommier / tavelure Pêcher / cloque Vigne / mildiou	
Extrait d'écorce de saule (<i>Salix</i> spp.)	F ; 07/2015	Pommier / tavelure Pêcher / cloque Vigne / mildiou	
Ortie (<i>Urtica</i> spp.)	F ; 2017	Vigne / mildiou Pomme de terre / mildiou	
Vinaigre (acide acétique)	B, F ; 07/2015	Blé (Trt Sem.) / Champignons autres que pythiacées	
Lécithines	F ; 07/2015	Pêcher / cloque Vigne / mildiou	
<i>Substances actives</i>		Usages homologués	
Soufre		Pommier / tavelure	nombreux produits
Bicarbonate de potassium		Pommier / tavelure	Armicarb, K-BLOC
Préparations à base d'huile essentielle d'agrumes		Vigne / mildiou Laitue / mildiou	Essen'Ciel, Limocide, Prev-Am

* B = bactéricide ; F = fongicide

** d'après les "Fiches d'usage" disponibles sur <http://www.itab.asso.fr/activites/pp-dossiers-sb.php>

Parmi ces substances de base approuvées, seules la prêle (*Equisetum arvense*) et l'écorce de saule (*Salix* spp. cortex) ont fait l'objet de publications décrivant leurs effets contre le mildiou de la vigne. A notre connaissance, seules les préparations hydro-alcooliques à base d'*Equisetum arvense* montrent une activité en cas de faible pression de mildiou et en combinaison avec une dose réduite de cuivre (Marchand *et al.*, 2014).

Encadré 2.2-1. Le cas emblématique du purin d'ortie

Les effets bénéfiques du purin d'ortie pour lutter contre les maladies des plantes sont vantés par de nombreux ouvrages et sites populaires de jardinage. Fabriquer un purin consiste à réaliser une macération de plante dans de l'eau.

L'arrêté du 18 avril 2011 (JORF - Journal officiel de la République française, 2011) autorise la mise sur le marché de purin d'ortie, notamment en pulvérisation foliaire ou sur le sol contre le mildiou. Cet arrêté a été complété par une liste de plantes utilisables pour fabriquer des purins. Toutefois, au plan réglementaire, l'ortie a longtemps fait l'objet d'un avis négatif de l'EFSA pour approbation comme substance de base (European Food Safety Authority, 2016) ; cette réserve est aujourd'hui levée, et l'ortie est depuis 2017 approuvée comme substance de base au niveau européen.

Depuis 1990, un seul essai réalisé dans le Gard sur mildiou de la vigne et black-rot a mis en évidence une « efficacité moyenne des purins (prêle et ortie) dans un contexte de mildiou normal et permettait d'envisager d'associer le purin au cuivre tout en sous-dosant ce dernier ». Aucun autre des nombreux essais réalisés sur divers pathosystèmes n'a pu mettre en évidence une efficacité différente de celle du témoin non traité (Bernard *et al.*, 2012). C'est également le cas de l'étude (Dagostin *et al.*, 2011) sur mildiou de la vigne en pot, qui ne révèle aucune différence avec le témoin non traité.

2.2.3. Préparations naturelles biocides à fort potentiel

Ne sont reprises ici que les préparations naturelles ayant fait l'objet d'études en conditions de culture. Ces préparations sont de nature et d'origine très diverses (Tableau 2.2-2), et leurs modes d'action sont très imparfaitement connus. Nous les traiterons donc dans la suite en fonction de leur composition chimique.

2.2.3.1. Huiles essentielles

Les huiles essentielles sont, selon la pharmacopée française de 1972, « des produits de composition généralement assez complexe renfermant les principes volatils contenus dans les végétaux et plus ou moins modifiés au cours de la préparation ». Divers procédés permettent d'extraire ces principes volatils, mais deux seulement sont utilisables pour les huiles essentielles officinales : la distillation de plantes ou de certains organes dans la vapeur d'eau, ou l'expression (extraction par pression à froid, recommandée pour obtenir les huiles essentielles du genre *Citrus*) (Bruneton, 1999).

Plusieurs huiles essentielles sont commercialisées aux Etats-Unis comme fongicides pour l'agriculture biologique (Dayan *et al.*, 2009). Seules les activités des huiles essentielles affichant des propriétés antifongiques significatives vis-à-vis des agents phytopathogènes concernés par cette étude seront détaillées ici. Peu d'articles scientifiques traitent de ces produits en termes d'identification de composants actifs réels, et de modes d'action contre les agents pathogènes des plantes, seul le thymol ayant fait l'objet d'une telle étude (Perina *et al.*, 2015). L'essentiel des publications rapporte en effet des évaluations d'activité – plus de 140 publications démontrant des activités antifongiques surtout en traitement post-récolte contre des maladies de conservation (hors périmètre de l'expertise).

Les huiles essentielles ont également fréquemment des propriétés bactéricides. Elles ont d'ailleurs montré des efficacités intéressantes en conditions protégées (Bajpai *et al.*, 2010 ; Encadré 2.2-2).

- *Huiles essentielles à thymol et carvacrol*

L'huile essentielle de thym (*Thymus vulgaris*) fait l'objet de 21 publications dans le corpus étudié. Elle aurait un effet significatif lorsqu'elle est utilisée en combinaison avec de la bouillie bordelaise (0,5%) contre *Erwinia amylovora* (agent du feu bactérien des Pomoïdées), aussi bien en conditions de laboratoire que sur le terrain (Hassanzadeh, 2006; Karami-Osboo *et al.*, 2010). Elle affiche, *in vitro*, la capacité de réduire la germination des ascospores et des conidies de *Venturia inaequalis*. L'huile essentielle de thym est commercialisée formulée pour une application en protection des cultures (PromaxTM ; Dayan *et al.*, 2009). Ce produit est préconisé pour la fumigation des sols, pour lutter contre un large spectre de parasites telluriques (Bio Huma Netics, 2012). Une préparation à base d'huile de thym a été testée en conditions contrôlées contre le mildiou de la vigne, sans donner de résultat satisfaisant (Dagostin *et al.*, 2011).

Les composés majoritaires impliqués dans l'activité biologique de l'huile de thym sont le thymol (90%) et son isomère le carvacrol (8%) (Nagy *et al.*, 2014; Thiesz *et al.*, 2007). Le thymol serait responsable de l'essentiel des activités

antifongiques mises en évidence contre *Venturia inaequalis* (Perina *et al.*, 2015). Il serait par ailleurs également actif sur d'autres ascomycètes, comme *Alternaria alternata* (Perina *et al.*, 2015).

L'huile essentielle de sarriette (*Satureja hortensis*), riche en carvacrol (molécule pouvant représenter 99% de l'huile essentielle), est aussi active *in vitro* contre *Venturia inaequalis* et *Erwinia amylovora*. Les huiles essentielles de thym et de sarriette ont montré un large spectre d'activité contre des espèces fongiques problématiques après récolte (*Botrytis*, *sp.*, *Alternaria alternata*, *Penicillium sp.*) (Karami-Osboo *et al.*, 2010; Kotan *et al.*, 2013).

Tableau 2.2-2. Extraits ou produits naturels possédant une activité antimicrobienne, mais actuellement non homologués en Europe pour des usages phytosanitaires

	Produit	Principe(s) actif(s)	Usages (culture / cible) testés	Produit commercial
Huiles essentielles (HE)	HE de thym (<i>Thymus vulgaris</i>)	thymol (90%) et carvacrol (8%)	Pommier / tavelure (et feu bactérien) Vigne / mildiou	Promax™
	HE de sarriette (<i>Satureja hortensis</i>)	carvacrol (99%)	Pommier / tavelure (et feu bactérien)	
	HE d'origan (<i>Origanum acutidens</i>)	carvacrol et thymol		
	HE de clou de girofle (<i>Syzygium aromaticum</i>)	eugénol	Tomate / flétrissement bactérien Cacahuète / 11 champignons	
	Mélange d'HE de romarin (18%), clou de girofle (15%) et thym (5%)			Sporatec
	HE d'arbre à thé, "Tea tree" (<i>Melaleuca alternifolia</i>)	terpine-4-ol		BM-608
	HE de sapin d'eau (<i>Metasequoia glyptostroboides</i>)		Melon / bactériose à <i>Xanthomonas</i> (sous serre)	
Extraits ou métabolites végétaux	Extrait de de yucca	saponines	Vigne / mildiou Sorgho / maladies du sol ; traitement des semences	
	Extrait de pavot plume (<i>Macleaya cordata</i>)	sanguinarine et chélérythine (alcaloïdes)	Agrumes / Anthracnose, oïdium Concombre / mildiou	Kimura SC
	Extrait d'ail (<i>Allium sativum</i>)	allicine	Tomate / <i>Alternaria solani</i> Carotte, sorgho / <i>A. alternata</i> Vigne / mildiou	
	Pommier de Sodome (<i>Calotropis procera</i>) : extrait de feuilles			
	extrait purifié de latex	protéine CpOsm		
	Extrait de renouée de Sakhaline (<i>Reynoutria sachalinensis</i>)	physcion et émodyne (action SDP)	Plantes sous serre et ornementales / oïdium	Milsana™ (Syngenta) en cours d'homologation en Europe ; Regalia™ vendu aux USA
	Extrait de sauge officinale (<i>Salvia officinalis</i>)	dérivés de lutéoline et d'ac. rosmarinique (phénols)	<i>in vitro</i> / <i>Alternaria solani</i> Vigne / mildiou	
	Extrait de peuplier noir (<i>Populus nigra</i>)	populin (polyphénol) à confirmer	Pommier / tavelure	
	Extraits de réglisse (<i>Glycyrrhiza glabra</i>)	flavonoïdes	Concombre / mildiou Vigne / mildiou	
	Extrait de margousier (<i>Melia azedarach</i>)		Vigne / mildiou	
	Huile végétale		Vigne / mildiou	Natur'1 óleo® (huile vendue au Brésil)
	Métabolites microbiens	Antibiotiques produits par des actinomycètes (<i>Streptomyces spp.</i>)	streptomycine validamycine	
Lipopeptides bactériens		surfactines, iturines et fengycines	Tomate / <i>Alternaria alternata</i> Vigne / mildiou Laitue / mildiou	

* + : inférieure à 50%. ++ : entre 50 et 75%. +++ : supérieure à 75%

Enfin, l'huile essentielle d'origan (*Origanum acutidens*), riche aussi en carvacrol et en thymol, a montré un large spectre d'activité antifongique contre plus de 17 espèces phytopathogènes, dont des ascomycètes (*Alternaria alternata*, *Alternaria solani*, *Botrytis sp.*, plusieurs *Fusarium*, *Monilinia sp.*, *Sclerotinia minor* et *Verticillium dahliae*), mais aussi des basidiomycètes (*Rhizoctonia solani*) et des oomycètes (*Pythium ultimum*, *Phytophthora capsici*) (Kordali et al., 2008; Yoon et al., 2013).

- *Huile essentielle de clou de girofle et eugénol*

L'huile essentielle de clou de girofle a montré un intérêt contre le flétrissement bactérien de la tomate (*Ralstonia solanacearum*) *in vitro* et en condition de culture, sans pour autant afficher de phytotoxicité (Lee et al., 2012). L'eugénol, composé majoritaire de l'huile essentielle de clou de girofle, a une activité importante *in vitro* sur une large gamme de souches d'*Alternaria* (Faria et al., 2006), mais aussi contre divers genres et espèces de champignons phytopathogènes, en particulier des ascomycètes tels *Alternaria alternata*, *Ascochyta rabiei*, *Aspergillus niger*, *A. flavus*, *Curvularia lunata*, *Fusarium moniliforme*, *F. oxysporum f. sp. ciceri*, *F. pallidoroseum*, *F. udum*, *Phoma sorghina*, *Phyctema vagabunda*, *Penicillium expansum*, *Monilia fructigena* et *Botrytis cinerea* (Kishore et al., 2007; Kamatou et al., 2012). Il aurait également une activité significative sur *Rhizoctonia bataticola* (Kishore et al., 2007). Enfin, signalons que l'eugénol induit une diminution de la sévérité des symptômes sur arachide après application en traitement du sol (Kishore et al., 2007).

Une étude en plein champ met en évidence l'activité de préparations commerciales à base d'huile essentielle de clou de girofle contre le mildiou de la vigne, avec une réduction d'environ 10% de l'incidence de la maladie sur feuilles et grappes (La Torre et al., 2014). L'expérimentation a été réalisée en conditions de pression faible de maladie (avec environ une incidence de 30% et une sévérité de 6% sur grappes et feuilles). La préparation commerciale testée (Sporatec) est un mélange d'huile essentielle de romarin (18%), d'huile essentielle de clou de girofle (15%) et d'huile essentielle de thym (5%). Elle procure une efficacité d'environ 30% sur grappes et feuilles, contre 70% pour la référence cuivre (La Torre et al., 2014).

- *Huile essentielle de l'arbre à thé*

L'huile d'arbre à thé est obtenue par distillation des tiges et feuilles de *Melaleuca alternifolia* (Myrtaceae). C'est une huile essentielle terpénique riche en terpine-4-ol, qui perturberait l'intégrité des membranes des bactéries et des champignons (La Torre et al., 2014).

Une étude met en évidence au champ l'utilité des huiles essentielles d'arbre à thé contre le mildiou de la vigne dans des conditions de pression faible (incidence d'environ 30% et sévérité de 6% sur grappes et feuilles). La préparation commerciale testée (BM-608, contenant 28% d'huile essentielle d'arbre à thé) affiche une efficacité d'environ 30% sur grappes et feuilles, comparable à celle de l'huile essentielle de clou de girofle, contre 70% pour la référence cuivre (La Torre et al., 2014). Par ailleurs, l'huile essentielle a montré une activité potentielle significative (inhibition de la croissance des hyphes *in vitro*) en protection des semences contre sept espèces d'ascomycètes phytopathogènes : *Ascochyta rabiei*, *Colletotrichum lindemuthianum*, *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, *Drechslera avenae*, *Alternaria radicina* et *A. dauci* (Riccioni and Orzali, 2011).

2.2.3.1. Extraits ou métabolites végétaux

- *Extrait de yucca et saponines*

Parmi les traitements les plus efficaces de l'étude de Dagostin et al. (2011), la préparation à base de saponines issue d'extraits de yucca est citée comme prometteuse, car elle affiche plus de 95% d'activité dans certains essais au champ contre le mildiou de la vigne. Les saponines seraient les principes actifs de cet extrait.

In vitro, les extraits de yucca montrent des efficacités d'inhibition de croissance équivalentes au contrôle positif sur plusieurs souches d'ascomycètes phytopathogènes, en particulier *Alternaria solani*, *Fusarium oxysporum*, *Verticillium dahliae*, *Colletotrichum coccodes*, mais aussi de quelques oomycètes comme *Pythium ultimum* (Chapagain et al., 2007). L'extrait de yucca aurait aussi une activité contre la tavelure du pommier. Ainsi, un extrait de *Yucca schidigera* a permis une inhibition significative de la germination des conidies de *Venturia inaequalis in vitro*. Des études histopathologiques ont montré que cet extrait agit principalement en inhibant la pré-pénétration et la pénétration elle-même. Cependant, la mesure d'expression de deux gènes codant pour les protéines PR1 et PR8,

Encadré 2.2-2. Huiles essentielles et *Xanthomonas*

L'efficacité antibactérienne d'huiles essentielles de plantes est un enjeu important, compte tenu du manque de moyens de lutte ponctuels contre les bactérioses des plantes. Une synthèse compile les huiles essentielles actives contre *Xanthomonas* (Bajpai et al., 2011), et une autre étude propose les résultats d'évaluations in vitro et in vivo de l'efficacité antibactérienne des extraits d'huile essentielle de *Metasequoia glyptostroboides* (Sapin d'eau originaire de Chine) contre les *Xanthomonas* pathogènes du melon. Ces travaux montrent une efficacité intéressante sous serre (Bajpai et al., 2010).

EO derived from	Bacteria	MIC	MBC	Reference
<i>Tanacetum chiliophyllum</i>	<i>X. axanopodis</i> pv. <i>malvecearum</i>	166.7 µl/ml	-	Salamci et al., 2007
<i>Tanacetum aucheranum</i>	<i>X. axanopodis</i> pv. <i>malvecearum</i>	55.4 µl/ml	-	Salamci et al., 2007
<i>Thymus spathulifolius</i>	<i>X. campestris</i> -A235	500 µg/ml	-	Sokmen et al., 2004
<i>Lantana camara</i>	<i>X. campestris</i>	1:0; 1:1; 1:2 (EO + acetone)	-	Deena and Thoppil, 2000
<i>Rosa damascene</i>	<i>X. vesicatoria</i> XV88-5	1,500 µg/ml	-	Basim and Basim, 2003
	<i>X. vesicatoria</i> XV56	1,500 µg/ml	-	Basim and Basim, 2003
	<i>X. vesicatoria</i> XV97-2	1,500 µg/ml	-	Basim and Basim, 2003
<i>Salvia verticillata</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	100 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Teucrium chamaedrys</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	800 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Artemisia absinthium</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	100 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Tanacetum aucheranum</i>	<i>X. axanopodis</i> pv. <i>malvecearum</i>	55.4 µl/ml	-	Salamci et al., 2007
<i>Tanacetum chiliophyllum</i>	<i>X. axanopodis</i> pv. <i>malvecearum</i>	166.7 µl/ml	-	Salamci et al., 2007
<i>Salvia pratensis</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	200 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Teucrium polium</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	600 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Achillea biebersteini</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	50 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Artemisia spicigera</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	100 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Tanacetum aucheranum</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	100 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Achillea millefolium</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	50 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Matricaria perforate</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	200 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Thymus spathulifolius</i>	<i>X. campestris</i> -A235	500 µg/ml	-	Sokmen et al., 2004
<i>Galium verum</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	600 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Tanacetum chilliophyllum</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	100 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Thymus sipyleus rosulans</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	200 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Thymus sipyleus</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	25 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Satureja hortensis</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	25 µl/ml	-	Kotan et al., 2007

EO derived from	Bacteria	MIC	MBC	Reference
<i>Melissa officinalis</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	200 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Thymus canoviridis</i>	<i>X. axonopodis</i> pv. <i>vesicatoria</i>	200 µl/ml	-	Kotan et al., 2007
<i>Thymbra sintenisii</i>	<i>X. campestris</i> pv. <i>pruni</i>	600 ppm	-	Biavati et al., 2004
<i>Cleistocalyx operculatus</i>	<i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i> KC94-17	31.25 µg/ml	62.5 µg/ml	Bajpai et al., 2010a
	<i>X. campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i> YK93-4	62.5 µg/ml	62.5 µg/ml	Bajpai et al., 2010a
	<i>X. oryzae</i> pv. <i>oryzae</i> KX019	31.25 µg/ml	62.5 µg/ml	Bajpai et al., 2010a
	<i>X. sp.</i> SK12	125 µg/ml	250 µg/ml	Bajpai et al., 2010a
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>	<i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i> KC94-17	125 µg/ml	125 µg/ml	Bajpai et al., 2010b
	<i>X. campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i> YK93-4	250 µg/ml	500 µg/ml	Bajpai et al., 2010b
	<i>X. oryzae</i> pv. <i>oryzae</i> KX019	125 µg/ml	125 µg/ml	Bajpai et al., 2010b
	<i>X. sp.</i> SK12	250 µg/ml	250 µg/ml	Bajpai et al., 2010b
<i>Cuminum cyminum</i>	<i>X. campestris</i> pv. <i>phaseoli</i>	575 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
	<i>X. campestris</i> pv. <i>phaseoli</i> var. <i>fuscans</i>	460 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
	<i>X. campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	345 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
	<i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i>	920 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
<i>Carum carvi</i>	<i>X. campestris</i> pv. <i>phaseoli</i>	170.2 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
	<i>X. campestris</i> pv. <i>phaseoli</i> var. <i>fuscans</i>	455 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
	<i>X. campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	227.5 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
	<i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i>	455 µg/ml	-	Iacobellis et al., 2005
<i>Satureja cuneifolia</i>	<i>X. campestris</i> pv. <i>pruni</i>	800 ppm	-	Biavati et al., 2004

MIC: Minimum inhibitory concentration; MBC: Minimum bactericidal concentration; EO: Essential oil.

dans des plants de pomme, ont indiqué qu'il peut également stimuler la défense des plantes : en effet, ces deux gènes sont surexprimés suite à un traitement avec l'extrait de yucca, jusqu'à un niveau similaire à celui obtenu après traitement avec l'acibenzolar-S-méthyle (Bengtsson *et al.*, 2009).

Appliqué sur les plantes, l'extrait de yucca permettrait également de réduire significativement certaines maladies du sol du sorgho (*Sorghum bicolor*). L'effet antifongique de l'extrait de yucca a également été observé contre *Leptosphaeria sacchari* (syn. *Phoma sorghina*) lorsque l'extrait a été appliqué à 2, 5 et 10% en traitement des semences. A une concentration de 10%, il réduit de façon significative non seulement l'incidence de *L. sacchari*, mais aussi celle de *Fusarium* spp., *Cochliobolus lunatus* (syn. *Curvularia lunata*) et *Cladosporium* spp. L'effet positif est similaire à celui obtenu avec des graines traitées par le fongicide de référence (Wulff *et al.*, 2012).

- *Extrait de Macleaya cordata (Pavot plume)*

Macleaya cordata est une racine rouge utilisée en médecine chinoise, dont un extrait est vendu comme fongicide. Les extraits de *M. cordata* réduisent la libération et la survie de zoospores des oomycètes *in vitro*. La croissance de mycélium de *P. infestans* est également inhibée. Contre le mildiou du concombre (*Pseudoperonospora cubensis*), l'extrait induit à des concentrations très faibles (40-50 µg/ml) une réduction de 90% de l'infestation. Par ailleurs, l'extrait ne serait pas considéré comme toxique vis-à-vis des espèces non cibles (Schuster and Schmitt, 2015).

Les extraits de *M. cordata* contiennent la sanguinarine et la chélérythine, qui ont des activités fongicides et insecticides. Ces composés sont des alcaloïdes de la famille des isoquinoléines. La sanguinarine afficherait ainsi une activité antifongique significative contre *Rhizoctonia solani*, avec une concentration inhibitrice médiane (CI50) de 0,45 µg/ml. Cette activité est comparable aux effets en serre des fongicides de synthèse.

Outre son effet antimicrobien, l'extrait de *M. cordata* peut agir aussi par induction de résistance systémique acquise (SAR) des plantes. Même si ce mode d'action n'a pas été confirmé, certains produits commerciaux sont connus pour induire la SAR par accumulation de phénols (Dayan *et al.*, 2009; Yoon *et al.*, 2013).

- *Allicine et extrait d'ail (Allium sativum)*

Le principe actif de l'extrait d'ail serait l'allicine (Slusarenko *et al.*, 2008), qui serait produite en présence d'alliinase à partir d'un précurseur, l'alliine. Selon les formulations du jus d'ail évalué en protection des semences, le facteur de protection varie considérablement (Nashwa and Abo-Elyousr, 2012). Slusarenko *et al.* (2008) mettent en évidence une réduction significative de l'impact d'*Alternaria solani* sur tomate (en plein champ et en serre) traitée avec un extrait aqueux de feuilles d'ail à 5% : ils constatent une réduction de la sévérité des symptômes de plus de 71 et 57% respectivement sous serre et en plein champ, avec une augmentation de 66% des rendements en fruits en plein champ. Pour leur part, de Lima *et al.* (2016) observent également la capacité d'un extrait aqueux de gousses d'ail à inhiber la croissance d'*A. alternata* et d'*A. dauci* sur graines de carotte. Enfin, Leite *et al.* (2011) montrent une réduction significative de la sévérité des symptômes du mildiou sur ceps de vigne traités avec une huile végétale additionnée d'extrait d'ail.

Un extrait de « Zimmu » (*Allium cepa* L. x *Allium sativum* L.) a été testé au champ contre *Alternaria alternata* sur sorgho, avec une réduction de la croissance fongique de 74% et une augmentation significative du rendement au champ (Karthikeyan *et al.*, 2007). Par ailleurs, l'huile essentielle d'ail serait aussi active *in vitro* contre *Xanthomonas arboricola* pv. *juglandis* (Soltani and Aliabadi, 2013).

- *Extrait du pommier de Sodome (Calotropis procera)*

Les extraits aqueux et éthanolique des feuilles de cet arbuste très commun des régions arides d'Afrique et du Moyen-Orient ont été testés contre *Alternaria solani* sur tomate en champ : l'extrait éthanolique affiche une efficacité équivalente à celle du mancozèbe en terme de réduction de la sévérité et de l'augmentation du rendement en fruit par rapport au témoin, et l'extrait aqueux montre une efficacité proche de celle de l'extrait éthanolique (Baka and Rashad, 2016).

Par ailleurs, la protéine *CpOsm*, osmotine antifongique purifiée à partir du latex de *Calotropis procera*, affiche une activité antifongique (inhibition de germination des spores et inhibition de croissance des hyphes) contre *Fusarium solani*, *Neurospora* sp. et *Colletotrichum gloeosporioides* (Teixeira de Freitas *et al.*, 2011). Relativement thermostable et conservant son activité antifongique sur une large gamme de pH, *CpOsm* serait un bon candidat pour le développement de nouveaux produits de contrôle des mycoses des plantes (Ramos *et al.*, 2015).

- *Extraits riches en polyphénols*

- *Extrait de renouée*

Un extrait de renouée, *Reynourtria sachalinensis*, est en cours d'homologation (Milsana™ ; dépôt effectué en 2012 par Syngenta) en Europe pour le contrôle d'un large éventail de maladies fongiques et bactériennes, à la fois en agriculture biologique et conventionnelle. Il serait particulièrement efficace contre l'oïdium, et il est utilisé principalement sur les plantes sous serre et ornementales. Il est actuellement vendu aux États-Unis sous la dénomination Regalia™ par Marrone Innovations.

Le mode d'action de cet extrait semble double. D'une part, il induirait des défenses chez les plantes : en effet, une sous-régulation de la chalcone synthase, enzyme clé de la voie des flavonoïdes, conduit à la suppression presque totale de la résistance induite par ce produit (Dayan *et al.*, 2009). Les composés éliciteurs actifs principaux de cette préparation sont le physcion et l'émodine (Yang *et al.*, 2008). D'autre part, il semble que ces deux molécules aient également un effet antimicrobien direct, en particulier vis-à-vis de certains champignons (C. Bertrand, travaux non publiés).

- *Extrait de sauge (Salvia officinalis)*

De nombreuses publications mettent en évidence une activité antifongique des extraits de sauge officinale. L'extrait méthanolique ainsi que l'extrait aqueux de sauge inhibent fortement la croissance *in vitro* d'*Alternaria solani* (Dellavalle *et al.*, 2011; Yanar *et al.*, 2011). Les extraits méthanol/eau (80/20) de sauge officinale sont riches en composés phénoliques, dont des dérivés de lutéoline et d'acide rosmarinique qui seraient responsables de l'inhibition de croissance microbienne (Martins *et al.*, 2015).

Des évaluations sur vigne d'un produit développé par le Julius Kühn Institut (Allemagne) et Safecrop (Italie), à base d'extrait de *S. officinalis*, ont donné des résultats prometteurs. En effet, la préparation testée affiche une activité équivalente contre le mildiou de la vigne à celle de l'hydroxyde de cuivre en conditions contrôlées et en plein champ sur grappe, et ce sur deux saisons de récolte (Dagostin *et al.*, 2011).

- *Extrait de peuplier noir (Populus nigra)*

Une réduction significative de la germination des ascospores de *Venturia inaequalis in vitro* par un extrait de peuplier noir a été montrée pour la première fois par Thiesz *et al.* (2007). Une étude récente, menée au champ sur les variétés *Golden delicious* et *Jonathan* sur deux années de production, a pu mettre en évidence un effet protecteur contre la tavelure d'un extrait de bourgeon de peuplier noir utilisé à 1% de la bouillie finale (masse/masse) appliqué à la cadence d'un traitement tous les 10 à 20 jours en fonction des précipitations (Balint *et al.*, 2014). Cette préparation réduirait les taux de germination de *Venturia inaequalis* et la présence des symptômes sur fruits de tavelure du pommier, dans des proportions équivalentes à celles obtenues avec les fongicides conventionnels évalués (mancozèbe, hydroxyde de cuivre, penconazole). La publication ne décrit pas la méthode d'extraction utilisée pour la préparation de la bouillie par les producteurs eux-mêmes, mais propose une étude de prix préliminaire, avec un coût moyen par hectare, pour l'année 2011, de 26 € contre 34 € pour des traitements conventionnels. Ces résultats encourageants méritent maintenant une confirmation plus large.

Le composé majoritaire de l'extrait hexanique de peuplier noir utilisé serait un polyphénol : la populine ou 2-(hydroxyméthyl)phényl-beta-D-glucopyranoside 6-benzoate. Ce résultat reste toutefois à confirmer, au vu du manque de rigueur de l'analyse phytochimique réalisée dans la publication (Balint *et al.*, 2014).

- *Extraits de réglisse (Glycyrrhiza glabra)*

Des extraits de réglisse (*Glycyrrhiza glabra*) montrent des activités antifongiques contre le mildiou du concombre, (l'activité serait attribuée à la présence de flavonoïdes) (Scherf *et al.*, 2012), et une efficacité de 62% en condition contrôlée contre le mildiou de la vigne (Dagostin *et al.*, 2011). Par ailleurs, cet extrait montre aussi une activité significative contre le mildiou de la laitue (*Bremia lactucae*) en serre, mais peu ou pas d'activité au champ (Dercks *et al.*, 2014).

- *Extrait de Melia azedarach*

L'extrait de margousier ou lilas de Perse, *Melia azedarach*, réalisé par infusion aqueuse des fruits et graines, cause une inhibition de la germination *in vitro* des sporanges de *P. viticola*, avec des réductions de 62 à 70%. Dans les

conditions au champ, toutes les concentrations testées d'extrait aqueux de *Melia azedarach* sont aussi efficaces que le traitement standard avec la bouillie bordelaise, et affichent une réduction de 55 à 64% de la sévérité du mildiou (da Silva *et al.*, 2014). Certains extraits des fruits et des feuilles de *M. azedarach* présentent également une activité insecticide à large spectre. Si cette propriété pourrait être exploitée dans des préparations phytosanitaires à visées multiples, elle impose également la réalisation préalable d'études d'impact sur les auxiliaires et pollinisateurs.

- *Acides gras et huile végétale*

Deux années consécutives d'essais en plein champ montrent que l'utilisation d'huile végétale seule ou en combinaison avec de la bouillie bordelaise permet de réduire les symptômes causés par le mildiou de la vigne de plus de 66% (Garcia *et al.*, 2015). Les doses efficaces utilisées sont comprises entre 0,1 et 0,2 ml/L de bouillie, ce qui pousse les auteurs à conclure à un avenir prometteur pour ces préparations en protection de la vigne (Garcia *et al.*, 2015). Les huiles utilisées dans ces travaux sont commercialisées par une firme brésilienne (Empresa Stoller do Brasil LTDA ; Natur'1 óleo®, 93% d'huile végétale et 7% d'ingrédients inertes). La même équipe a également travaillé sur l'évaluation de l'efficacité de certains endophytes pouvant produire des cocktails d'acides gras antifongiques (Silva-Hughes *et al.*, 2015).

Par ailleurs, quelques travaux mettent aussi en évidence le potentiel des lignanes extraits de *Myristica fragrans*, *in vitro* et *in vivo*, sur tomate et riz (Cho *et al.*, 2007), et de la berbérine extraite de *Coptis chinensis* pour lutter contre *Monilia fructicola* (Hou *et al.*, 2010).

2.2.3.3. Métabolites microbiens

- *Antibiotiques produits par des actinomycètes*

Un nombre relativement important de produits de fermentation synthétisés par des actinomycètes, principalement *Streptomyces* spp., a été commercialisé et utilisé intensivement comme fongicide au Japon et, dans une moindre mesure, dans d'autres parties du monde. Ainsi, outre son emploi pharmaceutique et vétérinaire, la streptomycine (produite par *Streptomyces griseus*) est utilisée pour lutter contre les maladies bactériennes des plantes (Johnson and Temple, 2013). Comme fongicide agricole, elle a de nombreux noms commerciaux (par exemple, Plantomycin, Agrimycin, Agrept, AASTrepto et BacMaster). La validamycine (par exemple Validacin™, Valimun™, Sheathmar™, Mycin™) de *S. hygroscopicus* est utilisée contre *Rhizoctonia* spp. Elle inhibe la tréhalase, une enzyme nécessaire aux champignons pour la croissance des hyphes. Enfin, les néopeptides A et B produites par la souche *Streptomyces* sp. KNF2047 montrent un fort potentiel, notamment pour la lutte contre le mildiou du concombre (Kim *et al.*, 2007).

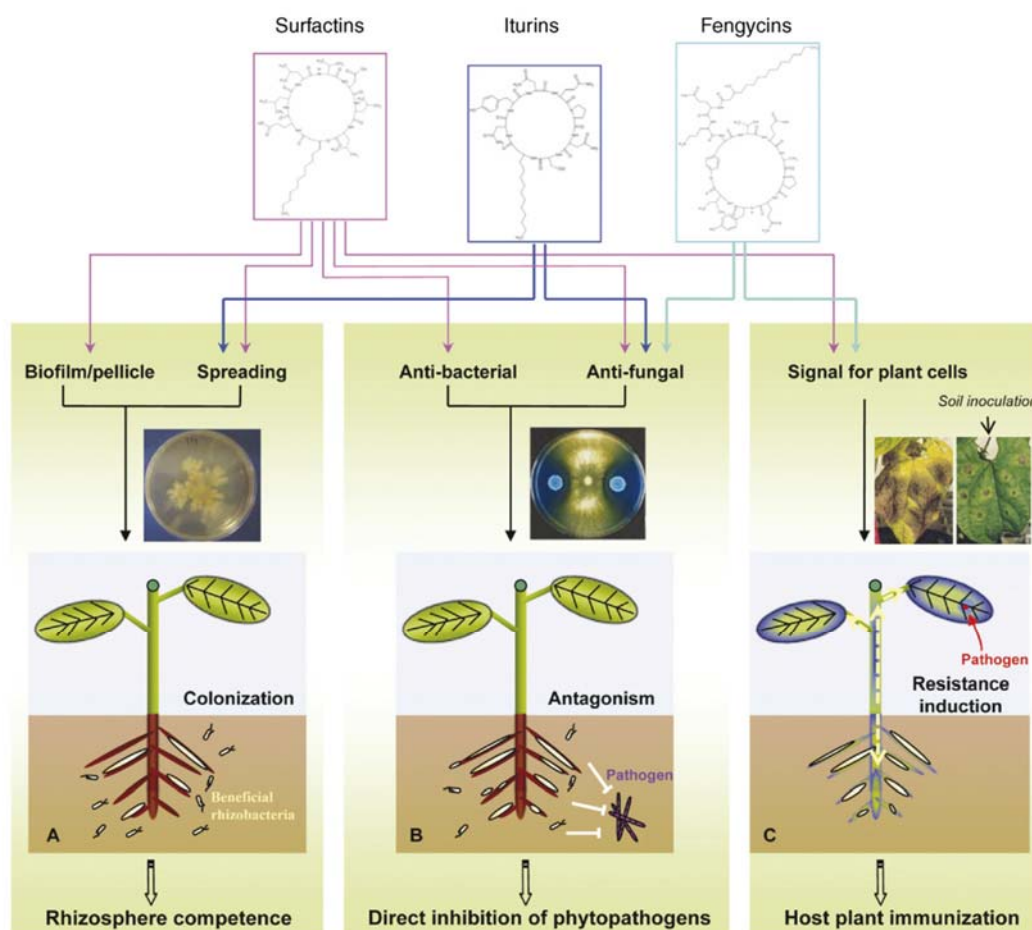
Ces composés étant considérés comme des antibiotiques, ils ne sont pas acceptés pour l'agriculture biologique aux États-Unis, sauf la streptomycine (non approuvée en Europe) contre le feu bactérien des pommiers et des poiriers. Ils sont également interdits en Europe pour les usages phytosanitaires, tant en agriculture biologique qu'en agriculture conventionnelle.

- *Lipopeptides et biosurfactants lipidiques bactériens*

Le potentiel de biosurfactants d'origine naturelle comme antimicrobiens utilisables en protection des cultures a fait l'objet de nombreux travaux de recherche. Parmi ces biosurfactants, les activités biocides des lipopeptides produits par certains *Bacillus* (*B. subtilis* en particulier) ou *Pseudomonas* sp. ont été largement démontrées (Sachdev and Cameotra, 2013). Parmi les souches de *Bacillus*, UMAF6614 et UMAF6639 ont montré une forte activité antibactérienne *in vitro*, en particulier contre *Xanthomonas campestris* et *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*.

Ces souches produisent les trois familles de biocides lipopeptidiques connus chez *Bacillus* spp. : surfactines, iturines et fengycines (Zerriouh *et al.*, 2011). Ces dernières ont montré un effet dose-réponse sur l'inhibition de la croissance des hyphes et une réduction des lésions sur feuilles de tomates après inoculation par *Alternaria alternata* (Ali *et al.*, 2016). Furuya *et al.* (2011) avancent dans leurs travaux que l'iturine produite par *Bacillus subtilis* KS1 serait responsable de l'activité mise en évidence contre le mildiou de la vigne. De même, Deravel *et al.* (2014) montrent que la mycosubtiline et la surfactine sont efficaces contre le mildiou de la laitue et affichent par ailleurs une faible toxicité (sur tests microtox et daphnie) par rapport aux produits conventionnels. Finalement, Ongena and Jacques

(2008) décrivent un large spectre d'activités antagonistes de ces lipopeptides (Figure 2-2.1), contre notamment *Botrytis cinera*, *Rhizoctonia solani*, *Pythium aphanidermatum* et *Podosphaera* sp.



Source : (Ongena and Jacques, 2008)

Figure 2.2-1. Activités des lipopeptides bactériens dans le contexte du contrôle biologique des maladies des plantes

De gauche à droite, les trois photos illustrent respectivement une colonisation bactérienne, une inhibition de la croissance fongique grâce à la production de composés antifongiques par les bactéries (bleues) et la réduction de maladie foliaire suite à l'inoculation de la bactérie bénéfique sur les racines. Les schémas illustrent comment obtenir des indications expérimentales sur la participation potentielle d'une souche bénéfique dans les trois phénomènes représentés schématiquement en (A), (B) et (C). Le biofilm et/ou des micro-colonies de la rhizobactérie sont représentés en (A). Le schéma (B) représente une antibiose directe exercée par la souche de biocontrôle sur les agents pathogènes. Sur la représentation (C), les flèches illustrent l'émission d'un signal systémique après la perception par la plante de la bactérie au niveau racinaire. Ce signal se déplace sur toute la plante conduisant à un renforcement systémique et inhibant le développement des agents pathogènes sur les sites distaux des infections.

D'autres molécules d'origine bactérienne, produites en particulier par diverses espèces de *Pseudomonas*, et à forte activité biosurfactante font également l'objet d'une attention de plus en plus soutenue pour des applications en protection des plantes. C'est le cas en particulier des rhamnolipides, composés d'un glucide cyclique (rhamnose) sur lequel se branchent une ou deux queues lipidiques. Ces molécules ont une activité biocide démontrée, en particulier contre les zoospores mobiles d'oomycètes pathogènes, comme les *Phytophthora* (Dashtbozorg *et al.*, 2016; de Souza *et al.*, 2003; Miao *et al.*, 2015). Leur activité sur la croissance mycélienne et/ou la production de sporanges de ces espèces pathogènes est en revanche faible voire nulle (Hultberg *et al.*, 2010), même si Lahkar *et al.* (2015) rapportent pour leur part une forte inhibition de la croissance mycélienne de l'ascomycète *Alternaria alternata*. Outre leur effet direct sur les spores, les rhamnolipides sont également susceptibles d'induire des réactions de défense chez les plantes, en particulier la synthèse de protéines PR (Bengtsson *et al.*, 2015). Cependant, à ce jour, peu d'essais de validation de leur efficacité en conditions de production agricole ont encore été entrepris, malgré des résultats très encourageants en cultures hydroponiques (de Jonghe *et al.*, 2005; Nielsen *et al.*, 2006).

2.2.3.4. Bientôt de nouvelles spécialités biocides sur le marché du biocontrôle ?

Les chances de voir arriver sur le marché des produits de biocontrôle ayant comme substances actives un des biocides décrits ici sont directement dépendantes du niveau de protection de la propriété intellectuelle, et de la nature du consortium de recherche ayant effectué les travaux. Ainsi, les substances pouvant être autorisées comme substances de base, dans un contexte économique très particulier, auraient plus de chances d'être disponibles pour les agriculteurs.

La nature même du produit et les coûts liés aux travaux de recherche et aux obligations réglementaires font que la littérature scientifique disponible aujourd'hui ne doit pas couvrir les travaux confidentiels (souvent les plus prometteurs) réalisés dans l'industrie du biocontrôle. Une étude réalisée auprès des adhérents d'IBMA France en 2016 (voir Chapitre 4, section 4.2.1) recensait une soixantaine de projets de recherche et développement en cours, concernant la production viticole (29% des projets), suivie par le maraîchage et la production de fruits (Bertrand, 2016; Levert, 2016).

2.2.4. Éléments de conclusion

- Parmi les substances actives déjà autorisées en Europe, et en agriculture biologique, certaines peuvent aider à réduire les doses de cuivre comme la prêle en viticulture (Marchand *et al.*, 2014), ou le bicarbonate de potassium en viticulture ou sur pommier contre la tavelure (Jamar *et al.*, 2007; Jamar *et al.*, 2010).
- Au nombre des composés ou préparations prometteurs, diverses huiles essentielles ont été testées *in vitro* mais peu ont fait l'objet d'études au champ. Les huiles essentielles riches en thymol et carvacrol affichent de fortes activités *in vitro* sur un large spectre de phytopathogènes. Certaines études au champ montrent un potentiel de préparations commerciales à base de clou de girofle ou encore d'huile essentielle d'arbre à thé contre le mildiou de la vigne (La Torre *et al.*, 2014).
- Plusieurs extraits de plantes, dont ceux de sauge officinale et de réglisse, affichent un potentiel intéressant contre le mildiou de la vigne (Dagostin *et al.*, 2011). Les extraits de yucca ont montré la plus forte activité, avec 95% d'inhibition du mildiou de la vigne au champ (Dagostin *et al.*, 2011). L'extrait organique de peuplier noir contre la tavelure du pommier montre aussi des résultats particulièrement intéressants au champ (Balint *et al.*, 2014).
- L'utilisation de métabolites bactériens de type surfactant, combinant activité antifongique et stimulation des défenses des plantes, connaît actuellement un intérêt certain. En effet, un effort particulier de recherche est effectué avec comme objectif la production en fermenteur de composés microbiens purs et naturels (Projet Phytobio, Phytofabric...). Ces composés peuvent être des antibiotiques, mais aussi des lipides complexes (lippopolysaccharides ou rhamnolipides) présentant un spectre antimicrobien plus ou moins large.
- S'il existe donc de nombreuses substances biocides d'origine naturelle qui ont fait leurs preuves en condition de laboratoire, et plus rarement en conditions agronomiques réelles, et qui sont à la source d'un portefeuille conséquent de projets de R&D visant à alimenter à court terme le marché du biocontrôle avec un nombre significatif de spécialités commerciales, ces préparations devront cependant passer le crible des études écotoxicologiques et toxicologiques avant d'être autorisées comme substances actives ou substances de base. Il est toutefois clair que ces substances ou préparations ne seront pas toutes éligibles pour des usages phytosanitaires, ni homologables en agriculture biologique. C'est le cas en particulier de nombreux antibiotiques.

Références bibliographiques citées

- Ali, G.S.; El-Sayed, A.S.A.; Patel, J.S.; Green, K.B.; Ali, M.; Brennan, M.; Norman, D., 2016. *Ex vivo* application of secreted metabolites produced by soil-inhabiting *Bacillus* spp. Efficiently controls foliar diseases caused by *Alternaria* spp. *Applied and Environmental Microbiology*, 82 (2): 478-490. [Texte intégral](#)
- ANSES - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2016. E-phy : Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages, des matières fertilisantes et des supports de culture autorisés en France. 2016. [Texte intégral](#)
- Bajpai, V.; Cho, M.; Kang, S., 2010. Control of plant pathogenic bacteria of *Xanthomonas* spp. by the essential oil and extracts of *Metasequoia glyptostroboides* Miki ex Hu *in vitro* and *in vivo*. *Journal of Phytopathology*, 158 (7-8): 479-486. [Texte intégral](#)

- Bajpai, V.; Kang, S.; Xu, H.; Lee, S.; Baek, K.; Kang, S., 2011. Potential roles of essential oils on controlling plant pathogenic bacteria *Xanthomonas* species: A review. *Plant Pathology Journal*, 27 (3): 207-224. [Texte intégral](#)
- Baka, Z.; Rashad, Y., 2016. Alternative control of early blight of tomato using plant extracts from *Acacia nilotica*, *Achillea fragrantissima* and *Calotropis procera*. *Phytopathologia Mediterranea*, 55 (1): 121-129. [Texte intégral](#)
- Balint, J.; Nagy, S.; Thiesz, R.; Nyaradi, I.; Balog, A., 2014. Using plant extracts to reduce asexual reproduction of apple scab (*Venturia inaequalis*). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 38 (1): 91-98. [Texte intégral](#)
- Bengtsson, M.; Wulff, E.; Jorgensen, H.; Pham, A.; Lubeck, M.; Hockenhull, J., 2009. Comparative studies on the effects of a yucca extract and acibenzolar-S-methyl (ASM) on inhibition of *Venturia inaequalis* in apple leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 124 (2): 187-198. [Texte intégral](#)
- Bengtsson, T.; Holefors, A.; Liljeroth, E.; Hultberg, M.; Andreasson, E., 2015. Biosurfactants have the potential to induce defence against *Phytophthora infestans* in potato. *Potato Research*, 58 (1): 83-90. [Texte intégral](#)
- Bernard, J.L.; My, J.; Veschambre, D., 2012. Protection des plantes, tradition et macération d'ortie. Société Nationale d'Horticulture de France, 30 p. [Texte intégral](#)
- Bertrand, C., 2016. Introduction au bio-contrôle : constats, prévisions et exigences réglementaires ; le cas particulier des extraits naturels. *Journées Techniques PNPP, Substances naturelles en production végétale*, Paris (France), 2016/04/26-27, 3 p. [Texte intégral](#)
- Bio Huma Netics, 2012. Promax™. New broad spectrum soil fungicide and nematicide for use in agronomic crops, vegetables, tree crops, turf, and ornamentals. [Texte intégral](#)
- Bruneton, J., 1999. Pharmacognosie, Phytochimie, Plantes médicinales. Lassay-les-Châteaux: TEC & DOC, 1120 p.
- Chapagain, B.P.; Wiesman, Z.; Tsrer, L., 2007. *In vitro* study of the antifungal activity of saponin-rich extracts against prevalent phytopathogenic fungi. *Industrial Crops and Products*, 26 (2): 109-115. [Texte intégral](#)
- Cho, J.Y.; Choi, G.J.; Son, S.W.; Jang, K.S.; Lim, H.K.; Lee, S.O.; Do Sung, N.; Cho, K.Y.; Kim, J.C., 2007. Isolation and antifungal activity of lignans from *Myristica fragrans* against various plant pathogenic fungi. *Pest Management Science*, 63 (9): 935-940. [Texte intégral](#)
- da Silva, C.M.; Botelho, R.V.; Faria, C.M.D.R., 2014. Actions of extracts of chinaberry on *Plasmopara viticola*. *Bioscience Journal*, 30 (5): 639-649. [Texte intégral](#)
- Dagostin, S.; Scharer, H.J.; Pertot, I.; Tamm, L., 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection*, 30 (7): 776-788. [Texte intégral](#)
- Dashtbozorg, S.S.; Miao, S.; Ju, L.K., 2016. Rhamnolipids as environmentally friendly biopesticide against plant pathogen *Phytophthora sojae*. *Environmental Progress & Sustainable Energy*, 35 (1): 169-173. [Texte intégral](#)
- Dayan, F.E.; Cantrell, C.L.; Duke, S.O., 2009. Natural products in crop protection. *Bioorganic & Medicinal Chemistry*, 17 (12): 4022-4034. [Texte intégral](#)
- de Jonghe, K.; de Dobbelaere, I.; Sarrazyn, R.; Hofte, M., 2005. Control of *Phytophthora cryptogea* in the hydroponic forcing of witloof chicory with the rhamnolipid-based biosurfactant formulation PRO1. *Plant Pathology*, 54 (2): 219-226. [Texte intégral](#)
- de Lima, C.B.; Rentschler, L.L.A.; Bueno, J.T.; Boaventura, A.C., 2016. Plant extracts and essential oils on the control of *Alternaria alternata*, *Alternaria dauci* and on the germination and emergence of carrot seeds (*Daucus carota* L.). *Ciencia Rural*, 46 (5): 764-770. [Texte intégral](#)
- de Souza, J.T.; de Boer, M.; de Waard, P.; van Beek, T.A.; Raaijmakers, J.M., 2003. Biochemical, genetic, and zoosporicidal properties of cyclic lipopeptide surfactants produced by *Pseudomonas fluorescens*. *Applied and Environmental Microbiology*, 69 (12): 7161-7172. [Texte intégral](#)
- Dellavalle, P.; Cabrera, A.; Alem, D.; Larranaga, P.; Ferreira, F.; Dalla Rizza, M., 2011. Antifungal activity of medicinal plant extracts against phytopathogenic fungus *Alternaria* spp. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 71 (2): 231-239. [Texte intégral](#)
- Deravel, J.; Lemiere, S.; Coutte, F.; Krier, F.; Van Hese, N.; Bechet, M.; Sourdeau, N.; Hofte, M.; Lepretre, A.; Jacques, P., 2014. Mycosubtilin and surfactin are efficient, low ecotoxicity molecules for the biocontrol of lettuce downy mildew. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 98 (14): 6255-6264. [Texte intégral](#)
- Dercks, W.; Hackel, S.; Witte, H.; Michaelsen, M.; Neuber, M.; Garber, U.; Kleeberg, H., 2014. Plant protection with plant extracts (botanicals): Background, two case studies, conclusions and positioning. *Gesunde Pflanzen*, 66 (1): 1-16. [Texte intégral](#)
- European Food Safety Authority, 2013. Outcome of the consultation with member states and EFSA on the basic substance application for *Equisetum arvense* L. and the conclusions drawn by EFSA on the specific points raised. *EFSA Supporting Publications*, 10 (6): 427E. [Texte intégral](#)
- European Food Safety Authority, 2014a. Outcome of the consultation with member states and EFSA on the basic substance application for lecithins for use in plant protection as a fungicide on vineyards, fruit trees, vegetables and ornamentals. *EFSA Supporting Publications*, 11 (8): 643E. [Texte intégral](#)
- European Food Safety Authority, 2014b. Outcome of the consultation with member states and EFSA on the basic substance application for *Salix alba* bark and the conclusions drawn by EFSA on the specific points raised. *EFSA Supporting Publications*, 11 (6): 609E. [Texte intégral](#)
- European Food Safety Authority, 2014c. Outcome of the consultation with member states and EFSA on the basic substance applications for vinegar as a fungicide and bactericide in seed treatment and for disinfecting mechanical cutting tools. *EFSA Supporting Publications*, 11 (8): 641E. [Texte intégral](#)
- European Food Safety Authority, 2014d. Outcome of the consultations with member states and EFSA on the basic substance application and its update on calcium hydroxide for use in plant protection against fungal diseases on pome fruit. *EFSA Supporting Publications*, 11 (9): 655E. [Texte intégral](#)

- European Food Safety Authority, 2015. Outcome of the consultation with member states and EFSA on the basic substance application for sodium hydrogen carbonate for use in plant protection as a fungicide for the control of mildews on a range of horticultural crops, apple scab and for post-harvest control of storage diseases of various fruits. *EFSA Supporting Publications*, 12 (1): 719E. [Texte intégral](#)
- European Food Safety Authority, 2016. Outcome of the consultation with Member States and EFSA on the basic substance applications for *Urtica* spp. for use in plant protection as insecticide, acaricide and fungicide. *EFSA Supporting Publications*, 13 (8): 1075E. [Texte intégral](#)
- Faria, T.D.; Ferreira, R.S.; Yassumoto, L.; de Souza, J.R.P.; Ishikawa, N.K.; Barbosa, A.D., 2006. Antifungal activity of essential oil isolated from *Ocimum gratissimum* L. (eugenol chemotype) against phytopathogenic fungi. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49 (6): 867-871. [Texte intégral](#)
- Furuya, S.; Mochizuki, M.; Aoki, Y.; Kobayashi, H.; Takayanagi, T.; Shimizu, M.; Suzuki, S., 2011. Isolation and characterization of *Bacillus subtilis* KS1 for the biocontrol of grapevine fungal diseases. *Biocontrol Science and Technology*, 21 (6): 705-720. [Texte intégral](#)
- Garcia, C.; Faria, C.M.D.R.; Botelho, R.V.; Leite, C.D.; de Souza, K.C., 2015. Vegetable oil in control mildew in vines 'isabel precoce' in organic system. *Ciencia E Tecnica Vitivinicola*, 30 (1): 21-28. [Texte intégral](#)
- Hassanzadeh, N., 2006. An attempt to increase the efficacy of copper compounds emended with essential oils against fire blight. *Acta Horticulturae*, 704: 265-270. [Texte intégral](#)
- Hou, D.Y.; Yan, C.Q.; Liu, H.X.; Ge, X.Z.; Xu, W.J.; Tian, P.F., 2010. Berberine as a natural compound inhibits the development of brown rot fungus *Monilinia fructicola*. *Crop Protection*, 29 (9): 979-984. [Texte intégral](#)
- Hultberg, M.; Bengtsson, T.; Liljeroth, E., 2010. Late blight on potato is suppressed by the biosurfactant-producing strain *Pseudomonas koreensis* 2.74 and its biosurfactant. *Biocontrol*, 55 (4): 543-550. [Texte intégral](#)
- ITAB - Institut technique de l'agriculture biologique, 2015. Guide des produits de protection des cultures utilisables en France en Agriculture Biologique, 50 p. [Texte intégral](#)
- Jamar, L.; Cavelier, M.; Lateur, M., 2010. Primary scab control using a "during-infection" spray timing and the effect on fruit quality and yield in organic apple production. *Biotechnologie Agronomie Societe et Environnement*, 14 (3): 423-439. [Texte intégral](#)
- Jamar, L.; Lefrancq, B.; Lateur, M., 2007. Control of apple scab (*Venturia inaequalis*) with bicarbonate salts under controlled environment. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 114 (5): 221-227. [Texte intégral](#)
- Johnson, K.B.; Temple, T.N., 2013. Evaluation of strategies for fire blight control in organic pome fruit without antibiotics. *Plant Disease*, 97 (3): 402-409. [Texte intégral](#)
- JORF - Journal officiel de la République française, 2011. Arrêté du 18 avril 2011 autorisant la mise sur le marché du purin d'ortie en tant que préparation naturelle peu préoccupante à usage phytopharmaceutique. JORF n°0099 du 28 avril 2011 page 7431. [Texte intégral](#)
- Kamatou, G.P.; Vermaak, I.; Viljoen, A.M., 2012. Eugenol-from the remote Maluku Islands to the international market place: A review of a remarkable and versatile molecule. *Molecules*, 17 (6): 6953-6981. [Texte intégral](#)
- Karami-Osboo, R.; Khodaverdi, M.; Ali-Akbari, F., 2010. Antibacterial effect of effective compounds of *Satureja hortensis* and *Thymus vulgaris* essential oils against *Erwinia amylovora*. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 12 (1): 35-45. [Texte intégral](#)
- Karthikeyan, M.; Sandoskumar, R.; Radhajeyalakshmi, R.; Mathiyazhagan, S.; Khabbaz, S.E.; Ganesamurthy, K.; Selvi, B.; Velazhahan, R., 2007. Effect of formulated zimmu (*Allium cepa* L. x *Allium sativum* L.) extract in the management of grain mold of sorghum. *Journal of The Science of Food and Agriculture*, 87 (13): 2495-2501. [Texte intégral](#)
- Kim, Y.S.; Kim, H.M.; Chang, C.; Hwang, I.C.; Oh, H.; Ahn, J.S.; Kim, K.D.; Hwang, B.K.; Kim, B.S., 2007. Biological evaluation of neopeptins isolated from a *Streptomyces* strain. *Pest Management Science*, 63 (12): 1208-1214. [Texte intégral](#)
- Kishore, G.K.; Pande, S.; Harish, S., 2007. Evaluation of essential oils and their components for broad-spectrum antifungal activity and control of late leaf spot and crown rot diseases in peanut. *Plant Disease*, 91 (4): 375-379. [Texte intégral](#)
- Kordali, S.; Cakir, A.; Ozer, H.; Cakmakci, R.; Kesdek, M.; Mete, E., 2008. Antifungal, phytotoxic and insecticidal properties of essential oil isolated from Turkish *Origanum acutidens* and its three components, carvacrol, thymol and p-cymene. *Bioresource Technology*, 99 (18): 8788-8795. [Texte intégral](#)
- Kotan, R.; Dadasoglu, F.; Karagoz, K.; Cakir, A.; Ozer, H.; Kordali, S.; Cakmakci, R.; Dikbas, N., 2013. Antibacterial activity of the essential oil and extracts of *Satureja hortensis* against plant pathogenic bacteria and their potential use as seed disinfectants. *Scientia Horticulturae*, 153: 34-41. [Texte intégral](#)
- La Torre, A.; Mandala, C.; Pezza, L.; Caradonia, F.; Battaglia, V., 2014. Evaluation of essential plant oils for the control of *Plasmopara viticola*. *Journal of Essential Oil Research*, 26 (4): 282-291. [Texte intégral](#)
- Lahkar, J.; Borah, S.N.; Deka, S.; Ahmed, G., 2015. Biosurfactant of *Pseudomonas aeruginosa* JS29 against *Alternaria solani*: the causal organism of early blight of tomato. *Biocontrol*, 60 (3): 401-411. [Texte intégral](#)
- Lee, Y.H.; Choi, C.W.; Kim, S.H.; Yun, J.G.; Chang, S.W.; Kim, Y.S.; Hong, J.K., 2012. Chemical pesticides and plant essential oils for disease control of tomato bacterial wilt. *Plant Pathology Journal*, 28 (1): 32-39. [Texte intégral](#)
- Leite, C.D.; Botelho, R.V.; Faria, C.M.D.R.; Maia, A.J., 2011. Garlic extract and vegetable oil in the control of downy mildew in grapevines. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33 (2): 429-436. [Texte intégral](#)
- Leveret, A., 2016. Réalités et perspectives du biocontrôle en France. *Colloque Biocontrôle IBMA France*. Paris (France), 2016/01/26, 14 p. [Texte intégral](#)
- Marchand, P.A.; Isambert, C.A.; Jonis, M.; Parveaud, C.E.; Chovelon, M.; Gomez, C.; Lambion, J.; Ondet, S.J.; Aveline, N.; Molot, B.; Berthier, C.; Furet, A.; Clerc, F.; Rey, A.; Navarro, J.F.; Bidault, F.; Maille, E.; Bertrand, C.; Andreu, V.; Treuveuy, N.; Pierre, S.P.; Coulon, A.; Chaput, C.; Arufat, A.; Brunet, J.L.; Belzunces, L.; Bonafos, R.; Guillet, B.; Conseil, M.; Tournant, L.; Oste, S.; Larrieu, J.F., 2014. Évaluation des caractéristiques et de l'intérêt agronomique de préparations simples de plantes, pour des productions fruitières, légumières et viticoles économes en intrants. *Innovations Agronomiques*, (34): 83-96. [Texte intégral](#)

- Martins, N.; Barros, L.; Santos-Buelga, C.; Henriques, M.; Silva, S.; Ferreira, I.C.F.R., 2015. Evaluation of bioactive properties and phenolic compounds in different extracts prepared from *Salvia officinalis* L. *Food Chemistry*, 170: 378-385. [Texte intégral](#)
- Miao, S.D.; Dashtbozorg, S.S.; Callow, N.V.; Ju, L.K., 2015. Rhamnolipids as platform molecules for production of potential anti-zoospore agrochemicals. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 63 (13): 3367-3376. [Texte intégral](#)
- Montag, J.; Schreiber, L.; Schönherr, J., 2005. An *in vitro* study on the postinfection activities of hydrated lime and lime sulphur against apple scab (*Venturia inaequalis*). *Journal of Phytopathology*, 153 (7-8): 485-491. [Texte intégral](#)
- Nagy, G.; Hochbaum, T.; Sarosi, S.; Ladanyi, M., 2014. *In vitro* and *in planta* activity of some essential oils against *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42 (1): 109-114. [Texte intégral](#)
- Nashwa, S.M.A.; Abo-Elyousr, K.A.M., 2012. Evaluation of various plant extracts against the early blight disease of tomato plants under greenhouse and field conditions. *Plant Protection Science*, 48 (2): 74-79. [Texte intégral](#)
- Nielsen, C.J.; Ferrin, D.M.; Stanghellini, M.E., 2006. Efficacy of biosurfactants in the management of *Phytophthora capsici* on pepper in recirculating hydroponic systems. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 28 (3): 450-460. [Texte intégral](#)
- Ongena, M.; Jacques, P., 2008. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol. *Trends in Microbiology*, 16 (3): 115-125. [Texte intégral](#)
- Perina, F.J.; Amaral, D.C.; Fernandes, R.S.; Labory, C.R.G.; Teixeira, G.A.; Alves, E., 2015. *Thymus vulgaris* essential oil and thymol against *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler: effects on growth, viability, early infection and cellular mode of action. *Pest Management Science*, 71 (10): 1371-1378. [Texte intégral](#)
- Ramos, M.V.; de Oliveira, R.S.B.; Pereira, H.M.; Moreno, F.B.M.B.; Lobo, M.D.P.; Rebelo, L.M.; Brandão-Neto, J.; de Sousa, J.S.; Monteiro-Moreira, A.C.O.; Freitas, C.D.T.; Grangeiro, T.B., 2015. Crystal structure of an antifungal osmotin-like protein from *Calotropis procera* and its effects on *Fusarium solani* spores, as revealed by atomic force microscopy: Insights into the mechanism of action. *Phytochemistry*, 119: 5-18. [Texte intégral](#)
- Riccioni, L.; Orzali, L., 2011. Activity of tea tree (*Melaleuca alternifolia*, Cheel) and thyme (*Thymus vulgaris*, Linnaeus.) essential oils against some pathogenic seed borne fungi. *Journal of Essential Oil Research*, 23 (6): 43-47. [Texte intégral](#)
- Sachdev, D.P.; Cameotra, S.S., 2013. Biosurfactants in agriculture. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97 (3): 1005-1016. [Texte intégral](#)
- Scherf, A.; Treutwein, J.; Kleeberg, H.; Schmitt, A., 2012. Efficacy of leaf extract fractions of *Glycyrrhiza glabra* L. against downy mildew of cucumber (*Pseudoperonospora cubensis*). *European Journal of Plant Pathology*, 134 (4): 755-762. [Texte intégral](#)
- Schuster, C.; Schmitt, A., 2015. Efficacy of a plant extract of *Macleaya cordata* (Willd.) R. Br. against downy mildew of cucumber (*Pseudoperonospora cubensis*). *European Journal of Plant Pathology*, 142 (3): 567-575. [Texte intégral](#)
- Shen, Q.; Zhou, W.; Li, H.; Hu, L.; Mo, H., 2016. ROS Involves the fungicidal actions of thymol against spores of *Aspergillus flavus* via the induction of nitric oxide. *Plos One*, 11 (5): e0155647. [Texte intégral](#)
- Silva-Hughes, A.F.; Wedge, D.E.; Cantrell, C.L.; Carvalho, C.R.; Pan, Z.Q.; Moraes, R.M.; Madoxx, V.L.; Rosa, L.H., 2015. Diversity and antifungal activity of the endophytic fungi associated with the native medicinal cactus *Opuntia humifusa* (Cactaceae) from the United States. *Microbiological Research*, 175 (SI): 67-77. [Texte intégral](#)
- Slusarenko, A.J.; Patel, A.; Portz, D., 2008. Control of plant diseases by natural products: Allicin from garlic as a case study. *European Journal of Plant Pathology*, 121 (3): 313-322. [Texte intégral](#)
- Soltani, J.; Aliabadi, A.A., 2013. Antibacterial effects of several plant extracts and essential oils on *Xanthomonas arboricola* pv. *juglandis* *in vitro*. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*, 16 (4): 461-468. [Texte intégral](#)
- Teixeira de Freitas, C.D.; Sousa Nogueira, F.C.; Vasconcelos, I.M.; Abreu Oliveira, J.T.; Domont, G.B.; Ramos, M.V., 2011. Osmotin purified from the latex of *Calotropis procera*: Biochemical characterization, biological activity and role in plant defense. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49 (7): 738-743. [Texte intégral](#)
- Thiesz, R.; Balog, A.; Ferencz, L.; Albert, J., 2007. The effects of plant extracts on apple scab (*Venturia inaequalis* Cooke) under laboratory conditions. *Romanian Biotechnological Letters*, 12 (4): 3295-3302. [Texte intégral](#)
- Toquin, V.; Barja, F.; Sirven, C.; Gamet, S.; Mauprivez, L.; Peret, P.; Latorse, M.P.; Zundel, J.L.; Schmitt, F.; Lebrun, M.H.; Beffa, R., 2010. Novel tools to identify the mode of action of fungicides as exemplified with fluopicolide. In: Gisi U., Chet I., Gullino M. (eds) Recent developments in management of plant diseases, 19-36. [Texte intégral](#)
- Wulff, E.G.; Zida, E.; Torp, J.; Lund, O.S., 2012. *Yucca schidigera* extract: A potential biofungicide against seedborne pathogens of sorghum. *Plant Pathology*, 61 (2): 331-338. [Texte intégral](#)
- Yanar, Y.; Gokce, A.; Kadioglu, I.; Cam, H.; Whalon, M., 2011. *In vitro* antifungal evaluation of various plant extracts against early blight disease (*Alternaria solani*) of potato. *African Journal of Biotechnology*, 10 (42): 8291-8295. [Texte intégral](#)
- Yang, X.J.; Yang, L.J.; Zeng, F.S.; Xiang, L.B.; Wang, S.N.; Yu, D.Z.; Ni, H., 2008. Distribution of baseline sensitivities to natural product physcion among isolates of *Sphaerotheca fuliginea* and *Pseudoperonospora cubensis*. *Plant Disease*, 92 (10): 1451-1455. [Texte intégral](#)
- Yoon, M.Y.; Cha, B.; Kim, J.C., 2013. Recent trends in studies on botanical fungicides in agriculture. *Plant Pathology Journal*, 29 (1): 1-9. [Texte intégral](#)
- Zerriouh, H.; Romero, D.; Garcia-Gutierrez, L.; Cazorla, F.M.; de Vicente, A.; Perez-Garcia, A., 2011. The iturin-like lipopeptides are essential components in the biological control arsenal of *Bacillus subtilis* against bacterial diseases of cucurbits. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24 (12): 1540-1552. [Texte intégral](#)

2.3. Agents microbiens de biocontrôle

M. Bardin, P. Nicot

La protection biologique a été intensivement étudiée au cours des dernières décennies. Un nombre important de microorganismes a été identifié comme agents de biocontrôle potentiels contre les maladies des plantes, mais beaucoup d'autres sont encore au stade de l'évaluation et des essais préliminaires, et seule une très faible fraction d'entre eux est aujourd'hui disponible commercialement.

2.3.1. Modes d'action

Globalement, trois grands modes d'action mettant en jeu divers mécanismes biologiques et écologiques ont été identifiés : l'inhibition directe ou la destruction de l'agent pathogène (antibiose, hyperparasitisme) ; la compétition pour les nutriments ou l'espace ; enfin, l'interaction avec le processus de pathogénèse (interférence avec le pouvoir pathogène, modification des propriétés de surface des plantes, induction de la résistance de la plante hôte). L'implication de deux ou plusieurs mécanismes a été démontrée pour plusieurs agents de protection biologique. Cependant, le mode d'action de certains autres n'est pas précisément élucidé.

2.3.1.1. Effets directs sur l'agent pathogène

- *Antibiose*

Dans ce cas, l'organisme antagoniste produit des métabolites secondaires toxiques pour l'agent pathogène cible. Ces métabolites produits à faibles concentrations peuvent inhiber la germination, la croissance mycélienne et/ou la sporulation des agents pathogènes. L'antibiose est le mode d'action le plus étudié chez les agents de protection biologique, car il est aisément révélé au laboratoire par des tests de confrontation sur milieu nutritif. La production de composés antibiotiques par un microorganisme dépend cependant de nombreux facteurs environnementaux, tels par exemple le potentiel hydrique, le pH du milieu, la température, ou le type de substrat nutritif.

Il existe de nombreux exemples de bactéries et de champignons producteurs de composés à effet antimicrobien, notamment *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens*, *Streptomyces* sp., *Trichoderma* sp. Des substances responsables de l'antibiose ont pu être caractérisées chez des souches appartenant à diverses espèces microbiennes, et les gènes impliqués dans la production de certaines de ces substances ont été identifiés. Ce mode d'action est le plus proche de celui de molécules utilisées en lutte chimique. Il peut donc s'avérer très efficace pour inhiber le développement d'un agent pathogène, mais peut susciter des craintes quant à l'innocuité des molécules produites envers l'environnement, les utilisateurs et les consommateurs, et quant à l'apparition de souches résistantes de l'agent pathogène.

- *Hyperparasitisme*

Dans le cas de l'hyperparasitisme, l'antagoniste est un parasite et reconnaît spécifiquement sa cible, pénètre dans ses cellules et entraîne sa destruction *via* la colonisation de ses organes. Le champignon *Ampelomyces quisqualis* par exemple hyperparasite les champignons responsables de l'oïdium. L'usage en protection biologique d'hyperparasites présente des contraintes comme la nécessité d'un contact direct avec l'agent pathogène et la nécessité d'une action rapide pour assurer la destruction de ce dernier.

2.3.1.2. Compétition nutritive et spatiale

Certains microorganismes (bactéries, levures, champignons filamenteux) peuvent inhiber la germination des conidies d'agents phytopathogènes fongiques *via* la compétition pour des éléments nutritifs comme l'azote, le carbone, ou des macro- ou micro-éléments présents dans le milieu. Ce mode d'action est particulièrement efficace contre les champignons phytopathogènes dont les spores ont besoin d'une source de nutriments pour initier leur germination. Dans ce cas, la réduction de la concentration en nutriments dans le milieu conduit à un taux réduit de spores germées de l'agent pathogène et un ralentissement de la croissance mycélienne, réduisant ainsi le nombre

d'infections et l'expansion des lésions. La compétition pour les nutriments a par exemple été établie pour le champignon antagoniste *Trichoderma harzianum* souche T39.

2.3.1.3. Perturbation du pouvoir pathogène

- *Interférence avec les processus infectieux*

Au cours de la première phase de l'interaction hôte-pathogène, la synthèse d'enzymes hydrolytiques (cutinases, pectinases...) par les agents phytopathogènes, en particulier les champignons, est cruciale pour le processus d'infection. Les agents de protection biologique peuvent interférer avec les facteurs du pouvoir pathogène de champignons en inhibant ou dégradant certaines enzymes hydrolytiques. L'interférence avec le pouvoir pathogène a été par exemple décrite chez la souche T39 de *Trichoderma harzianum*.

Certains microorganismes peuvent aussi avoir un effet indirect sur la mise en place de la pathogénèse en modifiant par exemple le pH du milieu. Des pH alcalins sont susceptibles d'entraîner une réduction de l'efficacité des enzymes de dégradation des tissus de la plante (comme par exemple chez *B. cinerea*). Or certains microorganismes antagonistes, comme *Bacillus pumilus* et *Pseudomonas fluorescens*, modifient le pH du milieu.

Enfin, des microorganismes dégradant des molécules produites par des agents pathogènes lors de leur interaction avec la plante peuvent protéger des plantes contre des attaques par ces agents pathogènes (dégradation de l'acide oxalique produit par *B. cinerea* et *Sclerotinia* sp. par exemple).

- *Modification des propriétés de surface des feuilles de la plante*

Certaines bactéries possèdent la capacité de changer les caractéristiques de surface des feuilles des plantes en synthétisant des composés à effet tensio-actif tels que des surfactines ou d'autres lipopeptides. Cela a pour conséquence de gêner le processus d'attachement et de croissance des agents pathogènes sur les feuilles. Par exemple, certains microorganismes comme *Pseudomonas* spp. ou *Bacillus* spp. sont capables de modifier la mouillabilité de la surface des feuilles et d'interférer ainsi avec le développement de certains agents pathogènes. L'extension et le dessèchement des gouttes d'eau sur les feuilles entraînent une diminution des périodes d'humidité, et empêchent ainsi l'apparition de conditions favorables pour le développement de certains agents pathogènes.

- *Induction de la résistance de la plante hôte*

Les microorganismes ayant une action de stimulation de défense des plantes (SDP) stimulent la plante afin qu'elle se défende et devienne ainsi plus résistante face à des stress biotiques (voir section 2.5). De nombreux microorganismes ont la capacité d'induire des mécanismes de défense chez les plantes. Cette induction de défense est initiée par la reconnaissance d'un signal qui va déclencher les réactions de défense dans la plante. Les signaux (ou éliciteurs) impliqués dans l'induction de résistance par les microorganismes sont dénommés MAMP (pour *Microbe Associated Molecular Pattern*). Ils incluent des oligosaccharides, des lipopolysaccharides, des peptides et protéines, divers enzymes, des biosurfactants, des sidérophores... La reconnaissance d'un éliciteur chez la plante va déclencher une cascade d'événements qui pourra conduire à la résistance systémique. La communication intercellulaire est assurée dans la plante par trois phytohormones : l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène. Cette résistance induite peut s'établir de différentes façons chez la plante : épaissement des structures pariétales renforçant leur rôle de barrière physique, stimulation de voies métaboliques secondaires permettant la synthèse de substances antimicrobiennes (comme les phytoalexines), accumulation de protéines de défense (ou protéines PR pour *Pathogenesis Related*). Cette thématique fait l'objet de nombreux travaux de recherche actuellement. La bactérie *Bacillus subtilis*, matière active du produit Serenade®, est capable d'induire les mécanismes de défense chez certaines plantes.

2.3.1.4. Combinaisons de mécanismes d'action

Dans certains cas, on peut penser que le contrôle biologique est la résultante de plusieurs modes d'action combinés. Le cas le plus étudié concerne le champignon *Trichoderma* pour lequel différents modes d'action ont été mis en évidence pour une même souche antagoniste, associant par exemple hyperparasitisme et antibiose. Dans le cas de la combinaison de modes d'action chez un agent de protection biologique, le rôle et l'importance précis de chacun des modes d'action dans le contrôle de la maladie ne sont généralement pas connus.

2.3.2. Facteurs d'efficacité et contraintes d'utilisation

Des investissements scientifiques et industriels considérables sont nécessaires pour la mise au point et la commercialisation des agents microbiens de biocontrôle. Une connaissance des facteurs de leur efficacité constitue donc un élément clé pour leur développement. L'efficacité à l'échelle commerciale des agents de protection biologique contre les maladies des plantes est régie par des facteurs complexes liés à leurs modes d'action et au fait qu'il s'agit d'organismes vivants. Ainsi, les facteurs de l'environnement, les facteurs liés aux propriétés de l'agent de protection biologique et à la qualité du produit, et les facteurs liés aux pratiques culturales et à l'agent pathogène cible peuvent influencer la survie, l'installation et l'activité des agents de biocontrôle microbiens.

2.3.2.1. Contexte environnemental rencontré

La fluctuation des facteurs microclimatiques (températures, humidité relative) est généralement identifiée comme un des facteurs clés du manque de stabilité de l'efficacité des agents de protection biologique. Ces facteurs microclimatiques peuvent jouer à la fois sur la survie, l'installation et l'activité des agents microbiens sur les plantes. En conditions de cultures commerciales, en plus des fluctuations de la température et de l'humidité relative, les agents de protection biologique sont soumis à des variations de disponibilité en nutriments qui peuvent influencer sur leur efficacité à la surface des feuilles. Les exsudats chimiques présents à la surface des plantes changent régulièrement et ces changements peuvent affecter directement la microflore introduite sur les feuilles ou avoir un impact indirect en modifiant par exemple l'état métabolique, la morphologie et la chimie de la surface des feuilles.

2.3.2.2. Pratiques culturales

L'efficacité protectrice d'un agent de protection biologique peut varier en fonction de la variété cultivée. Ainsi par exemple, l'efficacité de la protection de la tomate contre *B. cinerea* par *Trichoderma atroviride* et *T. harzianum* dépend de l'accession de tomate utilisée (Tucci *et al.*, 2011). La fertilisation de la plante peut également affecter l'efficacité protectrice de microorganismes. Des fertilisations azotées élevées sont par exemple associées à une meilleure efficacité de deux champignons antagonistes (*Trichoderma atroviride* et *Microdochium dimerum*) pour la protection de plaies de taille de la tomate contre *B. cinerea* (Abro *et al.*, 2014). Enfin, les autres traitements phytosanitaires peuvent affecter l'efficacité de la protection. Des informations sur la compatibilité d'utilisation des produits phytosanitaires sont donc nécessaires, y compris entre agents de biocontrôle.

2.3.2.3. Qualité du produit de biocontrôle et mode d'application

L'efficacité de la protection assurée par un agent microbien dépend de facteurs liés au produit lui-même, à son mode d'application, à sa rémanence, à sa compétence écologique et à son mécanisme d'action. Pour ces facteurs, les produits microbiens ont des points communs avec les produits chimiques, mais avec cependant quelques particularités. Ils doivent contenir une quantité suffisante de cellules vivantes en sortie de production, mais surtout lors de leur utilisation. Cette dernière valeur dépend de la capacité de survie du micro-organisme, de son mode de protection et de sa formulation. L'efficacité de la protection biologique dépend aussi des conditions de transport et de stockage ; l'exposition, même temporaire, à des températures excessives, peut dégrader gravement les produits. Au-delà du nombre de cellules vivantes, l'efficacité des agents de protection biologique dépend de leur état physiologique et de leur vitesse de reprise d'activité une fois appliqués. La pureté du produit est aussi un facteur important pour assurer la stabilité de l'efficacité dans le temps.

La bonne répartition du microorganisme antagoniste sur la plante, sa capacité de survie, voire de multiplication, sont également des qualités essentielles pour assurer une efficacité stable dans le temps. Ces facteurs dépendent des caractéristiques propres des microorganismes mais ils peuvent être modifiés et améliorés par la formulation du produit. Comme pour un produit chimique, l'application d'un micro-organisme actif par contact sera plus délicate que s'il agit à distance. Un atout important des agents microbiens de biocontrôle est qu'ils peuvent se multiplier et coloniser les surfaces à protéger donc compenser un éventuel manque de précision de l'application. Mais la compétence écologique n'est souvent que très partiellement connue.

Une part importante de l'efficacité de la protection est liée aux mécanismes impliqués dans l'activité biologique du micro-organisme. Les différents modes d'action déterminés plus haut vont influencer son mode d'utilisation en

pratique. L'induction de résistance chez la plante requiert par exemple un délai entre l'application du produit et la mise en place de la résistance chez la plante.

2.3.2.4. Variabilité des agents pathogènes ciblés

Les caractéristiques des agents pathogènes et du type de maladie à contrôler ont une influence sur l'efficacité de protection d'un agent de biocontrôle. Les maladies à évolution rapide sont plus compliquées à contenir que les maladies de type monocyclique à évolution lente. La quantité d'inoculum de l'agent pathogène est également un facteur déterminant l'efficacité protectrice d'un agent de protection biologique. Enfin, les populations d'agents pathogènes présentent, en général, une forte diversité phénotypique et génétique. Des travaux récents montrent qu'il existe une variabilité de l'efficacité d'agents de protection biologique microbiens selon les souches d'agents pathogènes. Ainsi, la diversité de sensibilité des agents pathogènes à des agents de protection biologique et leur capacité d'évolution vers de la résistance doivent être prises en compte pour assurer une protection biologique efficace et durable.

2.3.3. Inventaire des solutions de biocontrôle microbiologique disponibles ou en développement

Comme pour d'autres solutions de biocontrôle, il est possible de regrouper sur le plan opérationnel (c'est-à-dire dans leur distance au marché) les agents microbiologiques de lutte biologique et les préparations ou produits qui les contiennent en trois grands ensembles : ceux actuellement homologués et disponibles sur le territoire français, ceux commercialisés ailleurs dans le monde mais non homologués en France, et ceux au stade de la recherche préliminaire. Le Tableau 2.3.-1 récapitule l'état actuel des connaissances et des disponibilités dans chacune des deux premières catégories (en distinguant au sein de la seconde les homologations européennes des homologations extra européennes, dont les critères sont souvent différents). Cette synthèse se fonde sur l'analyse détaillée de plus de 175 articles scientifiques et techniques, dont le dépouillement complet, sous forme de trois tableaux, est fourni en annexe.

2.3.3.1. Produits homologués en France sur les usages actuels du cuivre

En France, **onze produits à base de microorganismes** bénéficient d'une autorisation de mise en marché (AMM) pour lutter contre des maladies faisant l'objet d'un usage homologué du cuivre (Tableau 2.3-1). Ils couvrent partiellement quatre des 20 usages de produits à base de cuivre concernant l'**arboriculture** et la **vigne**. Un de ces produits, le Serenade (à base de *Bacillus subtilis* souche QST 713) bénéficie également d'une AMM pour la lutte contre la moniliose du pêcher, un usage pour lequel le cuivre pourrait être utilisé sans autorisation. Un produit homologué contre les maladies du bois de la vigne (Esquive) pourrait couvrir partiellement un usage du cuivre en protection des plaies.

Pour les **grandes cultures**, seuls deux usages (visant les « champignons autres que Pythiacées », en traitement de semences) sont partiellement couverts par un produit (le Cerall) pour la protection contre la carie, la septoriose et les fusarioses sur blé, et contre les fusarioses sur seigle. Deux autres produits homologués pour une application en traitement du sol (Prestop) ou des parties aériennes (Polyversum) pourraient également être utilisés contre ces types de cibles, qui ont une phase tellurique importante dans leur cycle biologique. Une indication majeure du cuivre, le mildiou de la pomme de terre, n'est pas couverte.

Concernant les **cultures maraîchères**, seuls deux des 20 usages de produits à base de cuivre sont partiellement couverts par des produits de protection biologique à base de microorganismes. Trois produits peuvent être utilisés pour protéger la carotte contre des Pythiacées, bien qu'avec des modes d'application (traitement du sol ou par irrigation) différents de l'usage correspondant du cuivre (traitement des parties aériennes). Par ailleurs, Serenade est homologué contre « la bactériose » de la tomate ; cependant, plusieurs espèces bactériennes causent des maladies très différentes sur la tomate (par exemple *Clavibacter michiganensis*, *Pseudomonas syringae*, *Ralstonia solanacearum*, *Xanthomonas campestris*) et il n'est pas clair si toutes ces bactérioses sont efficacement contrôlées par ce produit.

Tableau 2.3-1. Produits phytopharmaceutiques à base de microorganismes homologués pour le contrôle des maladies faisant l'objet d'un usage autorisé du cuivre en France (source : <https://ephy.anses.fr/>, site consulté le 31/01/2017)

	Nom du produit (Fabricant / distributeur)	Microorganisme Espèce et souche(s)	Usage (culture / cible)	Type de traitement
A. Produits homologués en France	Asperello T34 Biocontrol (Bio Control Technologies)	<i>Trichoderma asperellum</i> T34	Cultures ornementales / trachéomycoses	Sol
	Blossom Protect (Bio Ferm GMBH)	<i>Aureobasidium pullulans</i> DSM 14940 et DSM 14941	Pommier / feu bactérien	Parties aériennes
	Cerall (Belchim)	<i>Pseudomonas chlororaphis</i> MA342	Blé, seigle / champignons autres que pythiacées	Semences
	Esquive (Agrauxine)	<i>Trichoderma atroviride</i> I-1237	Vigne / Esca, <i>black dead arm</i> , eutypiose	Parties aériennes (dont badigeon)
	Mycostop Verdera Oy (Lallemand Plant Care)	<i>Streptomyces</i> K61	Traitements généraux (limité aux légumes fruits sans contact avec le sol et plantes non alimentaires)	Sol
	Polyversum (De Sangosse)	<i>Pythium oligandrum</i> M1 et ATCC 38472	Blé / fusarioses	Parties aériennes
	Prestop Verdera Oy (Lallemand Plant Care)	<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446	Blé, seigle / champignons autres que pythiacées Traitements généraux / champignons autres que pythiacées ; pythiacées	Sol
	Rotstop Verdera Oy (Lallemand Plant Care)	<i>Phlebiopsis gigantea</i>	Forêts / pourridié	Souches des arbres
	Serenade (Bayer)	<i>Bacillus subtilis</i> QST 713	Cultures ornementales, fruits à coque, tomate, PPAMC / bactérioses Pommier / feu bactérien, tavelure Fruits à noyau / moniliose	Parties aériennes
	Triatum (Koppert)	<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai T-22 et ITEM-908	Cultures légumières / pythiacées Cultures ornementales, PPAMC / maladies fongiques	Sol
	Tusal (Newbiotechnic SA)	<i>Trichoderma atroviride</i> T11	Cultures légumières, florales et ornementales, plantes vertes / champignons et pythiacées	Irrigation
	B. Produits homologués ailleurs	Serenade (usages suppl.)	<i>Bacillus subtilis</i> QST 713	Laitue / mildiou
Proradix		<i>Pseudomonas</i> sp. DSMZ 13134	Champignons telluriques	Sol
ALD1202		<i>Saccharomyces cerevisiae</i> LAS02	Pêcher / moniliose	
Mycostop		<i>Streptomyces</i> K61	Plantes aromatiques	Sol
Actinovate		<i>Streptomyces lydicus</i> WYEC 108	Champignons telluriques	Sol
Vintec		<i>Trichoderma atroviride</i> SC1	Vigne / maladies du bois	
Binab		<i>Trichoderma atroviride</i> IMI 206040 et <i>T. polysporum</i> IMI 206039	<i>Chondrostereum purpureum</i>	
Dutch Trig		<i>Verticillium albo-atrum</i> WCS850	Orme / verticilliose	
C. Produits homologués hors de l'UE	AgriPhage			
	Bio-Tam, Tenet	<i>Trichoderma asperellum</i> ICC012 + <i>T. gamsii</i> ICC080		
	BlightBan A506	<i>Pseudomonas fluorescens</i>		
	Bloomtime Biological	<i>Pantoea agglomerans</i> E325		
	Double Nickel 55	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747		
	Ecosom-TV	<i>Trichoderma viride</i> TNAU		
	Galltrol	<i>Agrobacterium radiobacter</i> K84		
	Nogall	<i>Agrobacterium radiobacter</i> K1026		
	Polyversum (usages supplémentaires)	<i>Pythium oligandrum</i> M1 et ATCC 38472		
	Serenade (usages suppl.)	<i>Bacillus subtilis</i> QST 713		
	Sonata	<i>Bacillus pumilus</i> QST 2808		
	Taegro	<i>Bacillus subtilis amyloliquefaciens</i> FZB24		

* PPAMC : plantes à parfum, alimentaires, médicinales et condimentaires

En **bleu** : produit, souche ou usage homologués ailleurs qu'en France dans l'UE (éventuellement sur d'autres usages que ceux ciblés par le cuivre en France).

En **violet** : produit, souche ou usage homologués uniquement hors de l'UE (éventuellement sur d'autres usages que ceux ciblés par le cuivre en France).

Enfin, certains usages sur **plantes d'intérieur et balcon** et sur **PPAMC** (plantes à parfum, alimentaires, médicinales et condimentaires) sont très partiellement couverts par six produits (Asperello T34 Biocontrol, Mycostop, Prestop, Serenade, Trianum et Tusal) avec des modes d'application différents de l'usage des produits cupriques correspondants.

2.3.3.2. Produits homologués à l'étranger

- *Dans l'Union Européenne*

Au niveau de l'UE, les microorganismes pouvant faire l'objet d'une homologation sont répertoriés dans la base de données « *EU Pesticide Database* » consultable en ligne (<http://ec.europa.eu/food/plant/pesticides/eu-pesticides-database/>) (Union Européenne, 2016). Actuellement, 27 souches de microorganismes sont inscrites dans cette base de données pour la lutte contre des agents de maladies des plantes (17 souches de champignons, levures ou oomycètes, 8 souches de bactéries ou actinomycètes et 2 virus ; consultation le 31/01/2017). Parmi ces souches, 9 non encore homologuées en France se positionnent sur des usages correspondant à l'utilisation du cuivre en France (souches notées en bleu dans le Tableau 2.3-A2, en annexe). Certains de ces microorganismes complètent ainsi, ailleurs dans l'UE, des usages non encore couverts en France. Une souche supplémentaire est homologuée dans l'UE contre la moniliose du pêcher. Par ailleurs, le Serenade bénéficie dans d'autres pays de l'UE d'une homologation sur des usages majeurs supplémentaires, notamment l'oïdium de la vigne et le mildiou de la laitue.

- *Hors d'Europe*

Selon Gwynn (2014), 44 microorganismes sont développés commercialement au niveau mondial comme agents de biocontrôle contre les maladies des plantes (25 souches de champignons, levures ou oomycètes, 14 souches de bactéries ou actinomycètes et 5 virus). Des informations complémentaires ont été consultées pour l'Amérique du Nord (Tuttle McGrath, 2015) et certains pays asiatiques (The regional BCA expert working groups on application and regulation *et al.*, 2014). Nous avons systématiquement vérifié l'usage des produits à base de ces microorganismes en consultant les sites internet des firmes qui les commercialisent (principalement en Amérique du Nord, mais aussi dans d'autres pays). Parmi les 44 microorganismes, 19 souches (plus des bactériophages commercialisés aux USA) sont utilisées dans des produits homologués en dehors de l'UE sur des usages correspondant à ceux du cuivre en France. S'ils étaient efficaces dans les conditions de production française, ces produits permettraient potentiellement de couvrir partiellement 17 usages du cuivre non pourvus par des produits actuellement autorisés en France, et de renforcer les 11 usages déjà pourvus. Certaines des souches (sept au total, indiquées par un soulignement bleu dans le Tableau 2.3-A2, en annexe) sont d'ailleurs déjà homologuées dans l'Union Européenne sur des usages différents et pourraient donc offrir un potentiel d'homologation en France plus rapide que celles homologuées uniquement en dehors de l'UE.

2.3.3.3. Agents microbiens en développement et avec un potentiel de biocontrôle

La littérature scientifique analysée au sein du corpus (178 références) montre que sur la cinquantaine d'usages correspondant à ceux du cuivre en France, 25 ne sont pas couverts par des produits commerciaux à base de microorganismes autorisés en France ou homologués dans d'autres pays du monde. Pour 4 de ces usages « orphelins », des travaux de recherches publiés dans la littérature scientifique à comité de lecture montrent l'existence de microorganismes testés pour leur effet contre l'agent pathogène concerné (Tableau 2.3-A3, en annexe). Il s'agit des usages [Olivier * Bactérioses], [Vigne * Bactérioses], [Oignon * Bactérioses] et [Poireau * Bactérioses]. Pour l'usage [Oignon * Bactérioses], les travaux (réalisés aux USA) concernent le produit BlightBan C9-1/A506, et ont montré une efficacité au champ équivalente à celle du cuivre. Pour les trois autres usages, les résultats de recherche concernent des souches « laboratoire » et ne permettent pas d'évaluer de manière précise l'efficacité de la protection, ou révèlent des efficacités variables au champ.

Les 172 publications référencées dans le Tableau 2.3-A3 présentent également de nouvelles souches de microorganismes qui pourraient potentiellement compléter les usages déjà couverts par des produits autorisés en France ou homologués dans d'autres pays du monde. Cependant, le développement futur de ces nouveaux microorganismes en produits commerciaux nécessite de nombreuses étapes au-delà de la « simple » démonstration d'une efficacité à l'échelle d'un projet de recherche. Ces étapes incluent notamment des études de faisabilité technique et de coûts de production industrielle, et des démarches réglementaires décrites plus haut.

Parmi les publications scientifiques examinées, 23 concernent des études impliquant des microorganismes ayant déjà fait l'objet d'un développement industriel (Actinovate, AgriPhage, AQ10, BlightBan, Bloomtime Biological, Bmj WP, Mycostop, Serenade, et Sonata). Ces études sont signalées par une case jaune dans le Tableau 2.3-A3. Les données d'efficacité présentées dans les 7 études sur Serenade suggèrent l'intérêt de ce produit en remplacement du cuivre sur plusieurs usages importants (pathosystèmes Vigne * Mildiou, Pomme de Terre * Mildiou et Tomate * Bactériose causée par *Pseudomonas syringae*). Cependant, le produit semble peu ou pas efficace contre une autre bactériose de la tomate, causée par *Xanthomonas campestris*. Par contraste, les données d'efficacité présentées dans les 7 études sur BlightBan, avec l'exception de la bactériose de l'oignon mentionnée plus haut, amènent un constat plus mitigé sur les pathosystèmes étudiés (Tomate * Bactérioses causées par *Pseudomonas syringae* ou *Xanthomonas* sp., Pommier * Feu bactérien).

2.3.4. Éléments de conclusions et perspectives

- Parmi la cinquantaine d'usages du cuivre en France, 11 sont couverts partiellement par des produits à base de microorganismes actuellement autorisés en France. Cette couverture est « partielle », car nombre de ces usages sont très vastes (représentant plusieurs, voire de nombreuses maladies ou agents pathogènes) et l'efficacité des agents microbiens de protection biologique est souvent très spécifique et inféodée à un ou à quelques agents pathogènes très précis. De plus, 5 des 11 usages sont couverts par un seul produit, ce qui pourrait éventuellement déboucher à terme sur des problèmes de durabilité de l'efficacité de la protection.
- Potentiellement, 17 usages supplémentaires pourraient être partiellement couverts à l'avenir en cas d'autorisation en France de produits déjà commercialisés dans l'UE ou dans d'autres pays. Cependant, leur intérêt réel pour une utilisation en remplacement du cuivre en France dépendra de l'efficacité qu'ils pourront avoir dans les cultures françaises. Dans certains pays, notamment en Amérique du Nord, la démonstration de l'efficacité d'un produit n'est pas requise pour son homologation.
- Sur la base de l'analyse bibliographique, des microorganismes permettraient éventuellement de couvrir 4 usages supplémentaires à plus long terme, en fonction de contingences d'ordre technique, industriel, réglementaire et commercial et de la volonté des firmes d'effectuer les démarches d'autorisation de mise sur le marché.
- Enfin, une vingtaine d'usages n'ont même pas fait l'objet de travaux de recherche publiés.

Références bibliographiques citées

- Abro, M.A.; Lecompte, F.; Bardin, M.; Nicot, P.C., 2014. Nitrogen fertilization impacts biocontrol of tomato gray mold. *Agronomy for Sustainable Development*, 34 (3): 641-648. [Texte intégral](#)
- ANSES - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2016. E-phy : Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages, des matières fertilisantes et des supports de culture autorisés en France. 2016. [Texte intégral](#)
- Gwynn, R.L., 2014. The manual of biocontrol agents : a world compendium. Fifth. edition. British Crop Production Council, Alton, UK, 278 p.
- The regional BCA expert working groups on application and regulation; Bateman, R.; Ginting, S.; Moltmann, J.; Jäkel, T., 2014. ASEAN guidelines on the regulation, use, and trade of biological control agents (BCA), 80 p. [Texte intégral](#)
- Tucci, M.; Ruocco, M.; De Masi, L.; De Palma, M.; Lorito, M., 2011. The beneficial effect of *Trichoderma* spp. on tomato is modulated by the plant genotype. *Molecular Plant Pathology*, 12 (4): 341-354. [Texte intégral](#)
- Tuttle McGrath, M., 2015. Biopesticides for managing diseases of tomatoes organically. [Texte intégral](#)
- Union Européenne, 2016. Pesticides database. [Texte intégral](#)

Les références des articles primaires analysés figurent en Annexe (p. 59).

Annexe

Tableau 2.3-A1. Produits phytopharmaceutiques à base de microorganismes homologués en France pour le contrôle des maladies faisant l'objet d'un usage homologué du cuivre en France (<https://ephy.anses.fr/>, consultation le 31/01/2017)

Nom du produit	Nom du microorganisme	Usage / cible	Type de traitement	Fabricant / distributeur
Asperello T34 Biocontrol	<i>Trichoderma asperellum</i> T34	Cultures ornementales / trachéomycoses	Sol	Bio Control Technologies
Blossom Protect	<i>Aureobasidium pullulans</i> souches DSM 14940 et DSM 14941	Pommier / feu bactérien	Parties aériennes	Bio Ferm GMBH
Cerall	<i>Pseudomonas chlororaphis</i> souche MA342	Blé, seigle / champignons autres que pythiacées	Semences	Belchim
Esquive	<i>Trichoderma atroviride</i> souche I-1237	Vigne / Esca, black dead arm, eutypiose	Partie aériennes (dont badigeon)	Agrauxine
Mycostop	<i>Streptomyces</i> K61	Traitements généraux (limité aux légumes fruits sans contact avec le sol et plantes non alimentaires)	Sol	Verdera Oy (Lallemand Plant Care)
Polyversum	<i>Pythium oligandrum</i> souches M1, ATCC 38472	Blé / fusarioses	Parties aériennes	De Sangosse
Prestop	<i>Gliocladium catenulatum</i> souche J1446	Blé, seigle / champignons autres que pythiacées ; Traitements généraux / champignons autres que pythiacées ; pythiacées	Sol	Verdera Oy (Lallemand Plant Care)
Rotstop	<i>Phlebiopsis gigantea</i>	Forêts / pourridié	Souches	Verdera Oy (Lallemand Plant Care)
Serenade	<i>Bacillus subtilis</i> souche QST 713	Cultures ornementales, fruits à coque, tomate, PPAMC* / bactérioses Fruits à noyau / moniliose Pommier / feu bactérien, tavelure	Parties aériennes	Bayer
Trianium	<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai souches T-22 et ITEM-908	Cultures légumières / pythiacées Cultures ornementales, PPAMC* / maladies fongiques	Sol	Koppert
Tusal	<i>Trichoderma atroviride</i> souche T11	Cultures légumières, cultures florales, plantes vertes, cultures ornementales / champignons et pythiacées	Irrigation	Newbiotechnic S.A.

* PPAMC : plantes à parfum, alimentaires, médicinales et condimentaires

Tableau 2.3-A2. Agents microbiens bénéficiant d'une autorisation de mise en marché (AMM) en France, dans l'Union Européenne ou ailleurs dans le monde sur des usages correspondant à l'utilisation du cuivre en France

En orange : usages pour lesquels des microorganismes ont été décrits dans la littérature scientifique présentée dans le Tableau 2.3-A3.

Culture	Maladie ou agent pathogène cible ^a	Produits (souches microbiennes) bénéficiant d'une AMM en France ^b	Autres microorganismes à usage autorisé dans l'Union Européenne ^c ou ailleurs dans le monde ^d
A. Arboriculture et vigne			
Agrumes	Bactérioses		Contre Xanthomonas : Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55) ; Bacillus subtilis QST 713 (Serenade)
Arbres et arbustes	Maladies diverses	Rotstop (<i>Phlebiopsis gigantea</i>) ; contre le pourridié Tusal (<i>Trichoderma atroviride</i> T11) ; contre champignons et pythiacées en apport par irrigation localisée	Contre la verticilliose de l'orme : Verticillium albo-atrum WCS850 Contre maladies du sol : Trichoderma asperellum ICC012 + T. gamsii ICC080 (Bio-Tam, Tenet)
Cerisier	Bactérioses		Contre Agrobacterium: Agrobacterium radiobacter K84 (Galltrol) ; Contre Pseudomonas: Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55)
	Coryneum et Polystigma		
Fruits à coque	Bactérioses	Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713)	Contre Agrobacterium: Agrobacterium radiobacter K1026 (Nogall) ; A. radiobacter K84 (Galltrol) Contre Xanthomonas et/ou Pseudomonas: Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55) ; Bacillus subtilis QST 713 (Serenade)
Kiwi	Bactérioses		Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55)
Olivier	Bactérioses		
	Maladie de l'œil de paon – Fusicoccum		
Pêcher	Bactérioses		Contre Agrobacterium: Agrobacterium radiobacter K84 (Galltrol) ; Contre Pseudomonas: Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55) ; Bacillus subtilis QST 713 (Serenade)
	Cloque(s)		Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55)
	Coryneum et Polystigma		
	Moniliose (usage du cuivre non homologué)	Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713)	Saccharomyces cerevisiae LAS02
Pommier	Bactérioses	Contre le feu bactérien : Blossom Protect (<i>Aureobasidium pullulans</i> DSM 14940 et DSM 14941) ; Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713)	Contre Agrobacterium: Agrobacterium radiobacter K84 (Galltrol) ; Contre le feu bactérien : Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55) ; Pantoea agglomerans E325 (Bloomtime Biological) ; Pseudomonas fluorescens A506 (BlightBan A506)
	Chancre européen <i>Nectria galligena</i>		
	Maladies du feuillage		
	Tavelure(s)	Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713)	Bacillus pumilus QST 2808 (Sonata)
Prunier	Bactérioses		Contre Agrobacterium: Agrobacterium radiobacter K1026 (Nogall) ; A. radiobacter K84 (Galltrol) ; Contre Pseudomonas: Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55) ; Bacillus subtilis QST 713 (Serenade)
	Tavelure(s)		
Vigne	Bactérioses		
	Excoriose		
	Mildiou(s)		Bacillus pumilus QST 2808 Bacillus amyloliquefaciens D747 (Double Nickel 55)

B. Grandes cultures			
Blé	Champignons autres que pythiacées (TSem)	Cerall (<i>Pseudomonas chlororaphis</i> MA342) Autres modes d'application que TSem : Prestop (<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446) ; traitement du sol ; Polyversum (<i>Pythium oligandrum</i> souches M1, ATCC 38472) ; traitement des parties aériennes (fusarioses)	<i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) ; <i>Trichoderma viride</i> TNAU (Ecosom-TV)
Pomme de terre	Mildiou(s)		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata)
Seigle	Champignons autres que pythiacées (TSem)	Cerall (<i>Pseudomonas chlororaphis</i> MA342) Prestop (<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446) ; traitement du sol)	<i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) ; <i>Pythium oligandrum</i> souches M1, ATCC 38472 (Polyversum) ; <i>Trichoderma viride</i> TNAU (Ecosom-TV)
C. Maraîchage			
Artichaut	Bactérioses		
	Mildiou(s)		
Carotte	Champignons (pythiacées)	Prestop (<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446) ; traitement du sol Trianum (<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai souches T-22 et ITEM-908) ; traitement du sol Tusal (<i>Trichoderma atroviride</i> T11) ; irrigation)	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) ; <i>Trichoderma viride</i> TNAU (Ecosom-TV)
Céleris	Bactérioses		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55)
Chicorées - production de chicons	Bactérioses (TSem)		
Choux	Bactérioses		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55)
	Mildiou(s)		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata)
Fraisier	Bactérioses		
	Maladies des taches brunes		
Haricots	Bactérioses		
Houblon	Mildiou(s)		
Laitue	Bactérioses		
	Mildiou(s)		<i>Bacillus subtilis</i> QST 713 ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) ; <i>Bacillus subtilis amyloliquefaciens</i> FZB24 (Taegro)
Melon	Bactérioses		<i>Bacillus subtilis</i> QST 713 (Serenade)
Oignon	Bactérioses		
	Mildiou(s)		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata)
Poireau	Bactérioses		
	Mildiou(s)		
Tomate	Bactérioses	Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713)	Bacteriophages de <i>Pseudomonas syringae</i> pv. tomato (AgriPhage, USA) Contre <i>Xanthomonas campestris</i> et <i>Pseudomonas syringae</i> : <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus subtilis amyloliquefaciens</i> FZB24 (Taegro)
	Mildiou(s)		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) ; <i>Bacillus subtilis</i> QST 713 (Serenade) ; <i>B. subtilis amyloliquefaciens</i> FZB24 (Taegro)
D. Usages divers			
Plantes d'intérieur et balcons	Maladies diverses	Asperello T34 Biocontrol (<i>Trichoderma asperellum</i> T34) ; traitement du sol contre trachéomycoses Prestop (<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446) ; traitement du sol contre champignons et pythiacées telluriques Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713) contre bactérioses, Botrytis, oïdium	<i>Pseudomonas</i> sp. DSMZ 13134 (traitement du sol contre champignons telluriques) <i>Streptomyces lydicus</i> WYEC 108 (traitement du sol contre champignons telluriques) Contre maladies du sol : <i>Bacillus subtilis</i> MBI 600 (Subtilex) ; <i>Bacillus subtilis</i> QST 713 (Rhapsody) ; <i>Gliocladium virens</i> GL-21 (SoilGard) ; <i>Pythium oligandrum</i> souches

		<p>Trianum (<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai souches T-22 et ITEM-908) ; traitement du sol</p> <p>Tusal (<i>Trichoderma atroviride</i> T11) ; sur cultures ornementales, cultures florales et plantes vertes contre champignons et pythiacées en apport par irrigation localisée</p>	<p>M1, ATCC 38472 (Polyversum) ; <i>Streptomyces</i> K61 (Mycostop) ; <i>Trichoderma asperellum</i> ICC012 + <i>T. gamsii</i> ICC080 (Bio-Tam, Tenet) ; <i>Trichoderma harzianum</i> Rifai souche T-22 aussi appelée KRL-AG2 (Rootshield WP) ; <i>T. harzianum</i> KRL-AG2 + <i>T. virens</i> G-41 (Rootshield Plus) ; <i>Trichoderma viride</i> TNAU (Ecosom-TV)</p>
Porte graine	Maladies diverses		
Porte graine - Betterave industrielle et fourragère	Mildiou(s)		
Porte graine - PPAMC, Florales et Potagères	Mildiou et rouille blanche		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55)
	Rouille(s)		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55)
PPAMC ^e	Maladies fongiques	<p>Prestop (<i>Gliocladium catenulatum</i> J1446) ; traitement du sol contre champignons et pythiacées telluriques</p> <p>Mycostop (<i>Streptomyces</i> K61) ; plantes non alimentaires ; traitement du sol</p> <p>Serenade (<i>Bacillus subtilis</i> QST 713)</p> <p>Trianum (<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai souches T-22 et ITEM-908) ; traitement du sol</p>	<p><i>Streptomyces</i> K61 (plantes aromatiques ; traitement du sol)</p> <p><i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D747 (Double Nickel 55) ; <i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) sur menthe ; <i>Gliocladium catenulatum</i> J1446 (Prestop) ; <i>Trichoderma asperellum</i> ICC012 + <i>T. gamsii</i> ICC080 (Bio-Tam, Tenet) ; <i>Trichoderma viride</i> TNAU (Ecosom-TV)</p>
Rosier	Chancres à champignons		
Traitements généraux	Protection des plaies (tronc, charpentières, branches)	Esquive (<i>Trichoderma atroviride</i> I-1237) ; vigne, traitement des parties aériennes	<p><i>Trichoderma atroviride</i> IMI 206040 et <i>T. polysporum</i> IMI 206039 (contre <i>Chondrostereum purpureum</i>)</p> <p><i>Trichoderma atroviride</i> SC1 (vigne ; maladies du bois)</p>

- a Les termes sont ceux utilisés dans la description des usages selon <https://ephy.anses.fr/> (consulté le 31/1/2017). Les modes d'application sont en traitement aérien sauf indication contraire notée en vert (TSem = traitement de semences)
- b selon <https://ephy.anses.fr/> consulté le 31/01/2017
- c selon la « pesticide database » de l'Union Européenne <http://ec.europa.eu/food/plant/pesticides/eu-pesticides-database/> consultée le 31/01/2017
- d selon Gwynn (2014) *A World Compendium, The Manual of Biocontrol Agents* – 5th edition, British Crop Production Council (278 p.) et vérification pour chaque produit sur le site internet de la firme. Les microorganismes soulignés en bleu figurent sur la liste de l'*EU pesticide database*, mais pour des usages ne correspondant pas à l'utilisation du cuivre en France.
- e PPAMC : plantes à parfum, alimentaires, médicinales et condimentaires

Tableau 2.3-A3. Analyse bibliographique des agents microbiens ayant un potentiel de biocontrôle contre les maladies faisant l'objet d'un usage homologué du cuivre en France

¹ source Ephy (+ information informelle sur usages non homologués). ² Cc : essai en conditions contrôlées

Usage actuel du cuivre en France ¹				Pathogène	Nom BCA	Type BCA	Type d'expérimentation ²	Efficacité	Pays	Référence
Arboriculture	Agrumes	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>citri</i> et <i>citrumelo</i>	Bactériophages	Labo	Champ (2 essais sur oranger et 1 essai sur pamplemousse)	35-48% (champ, oranger); 17% (champ, pamplemousse)	USA, Argentine	(Balogh <i>et al.</i> , 2008)
				<i>Xanthomonas citri</i> subsp. <i>citri</i>	<i>Pseudomonas</i> sp. LV	Labo	In vitro	Effet antibiose in vitro		(de Oliveira <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Pseudomonas</i> sp. SJ02, <i>Pseudomonas</i> sp. SJ01 et <i>Bacillus</i> sp. SJ13	Labo	Cc sur feuilles détachées	Diminution du nombre de lésions sur feuilles	Espagne	(Caicedo <i>et al.</i> , 2016)
	Arbres et arbustes	Maladies diverses	Trt Part. Aer.							
	Cerisier	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	<i>Agrobacterium radiobacter</i> K1026 (mutant)	Labo	Cc sur plantules de tournesol	67-99%	Chine	(Wang <i>et al.</i> , 2000)
		Coryneum et polystigma	Trt Part. Aer.							
	Fruits à coque	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Pseudomonas avellanae</i> et <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>coryli</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Bacillus megaterium</i>	Labo	In vitro	Inhibition croissance	Italie	(Gentili <i>et al.</i> , 2008)
					<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>juglandis</i>	bactériophages	Labo	Travaux en cours	?	Nouvelle-Zélande
	Kiwi	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>actinidiae</i>	bacteriophages	Labo	In vitro	Activité lytique sur 18 souches de Psa	Corée	(Yu <i>et al.</i> , 2016)
					bacteriophages	Labo	In vitro	Activité lytique sur certaines souches de Psa	Nouvelle-Zélande	(Frampton <i>et al.</i> , 2014; Frampton <i>et al.</i> , 2015)
					<i>Bacillus megaterium</i> MHT6	Labo	In vitro	Inhibition croissance	Chine	(Fu <i>et al.</i> , 2015)
	Olivier	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Pseudomonas savastanoi</i>	<i>Bacillus subtilis</i> F1	Labo	Cc ou champ ?	Reduction masse des chancre	Tunisie	(Krid <i>et al.</i> , 2012)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> PICF7	Labo	Cc sur rameaux	Capable de s'établir dans la tige, mais pas de contrôle de la maladie	Espagne	(Maldonado-Gonzalez <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Rhizobium</i> sp. ORN 24 et ORN 83	Labo	In vitro	Inhibition in vitro	Algérie	(Mourad <i>et al.</i> , 2009)
		Maladie de l'œil de paon - Fusicoccum	Trt Part. Aer.							
Pêcher / abricotier	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Xanthomonas arboricola</i> pv. <i>pruni</i>	Souche non-pathogène AZ98101 et AZ98106 de <i>Xanthomonas campestris</i>	Labo	Champ (7 essais)	58% et 30% (incidence)	Japon	(Kawaguchi <i>et al.</i> , 2014)	
	Cloque(s)	Trt Part. Aer.								

Arboriculture	Pêcher / abricotier	Moniliose	Cuivre non homologué	<i>Monilinia laxa</i> , <i>M. fructicola</i> , (+ <i>M. fructigena</i>)	<i>Bacillus subtilis</i> CPA-8	Labo	Cc sur fruits	100% (incidence)	Espagne	(Yanez-Mendizabal <i>et al.</i> , 2011)			
					<i>Aureobasidium pullulans</i> L1 et L8	Labo	Cc sur fruits	100% 70-90% contre <i>M. fructigena</i>	Italie	(Mari <i>et al.</i> , 2012)			
				<i>Monilinia fructicola</i>	Champignons endophytes isolés de prunier	Labo	In vitro	Inhibition	USA	(Pimenta <i>et al.</i> , 2012)			
				pêcher / <i>Monilinia fructicola</i>	<i>Pichia membranaefaciens</i>	Labo (0°C et 10°C)	Cc sur fruits	25% (incidence à 0°C) 30% (sévérité à 0 et 10°C)	Chine	(Xu <i>et al.</i> , 2008)			
					<i>Bacillus subtilis</i> CF-3	Labo	Cc - post récolte	50% (incidence à 10°C, 36 jours); 30% (à 25°C, 7 jours)	Chine	(Gao <i>et al.</i> , 2016)			
					<i>Bacillus subtilis</i> CPA-8	Labo	Cc sur fruits	Effet préventif	Espagne	(Casals <i>et al.</i> , 2012)			
					<i>Cryptococcus laurentii</i>	Labo	Cc sur fruits	80% (sévérité)	Chine	(Yao and Tian, 2005)			
					<i>Pseudozyma fusiformata</i> AP6, <i>Metschnikowia</i> sp. AP47 <i>Aureobasidium pullulans</i> PL5	Labo	Cc sur fruits (1°C)	64-70% (incidence) 14-29% (sévérité)	Italie	(Zhang <i>et al.</i> , 2010)			
					Levure épiphytes	Labo	Cc	Détails non accessibles	USA	(Janisiewicz and Buyer, 2010; Janisiewicz <i>et al.</i> , 2010)			
					<i>Pseudomonas syringae</i> MA-4	Labo	Cc sur fruits (22°C)	80-90%	Chine	(Zhou <i>et al.</i> , 2008)			
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> C06	Labo	Cc sur fruits (22°C)	90-100% pour filtrat de culture ou culture 15% pour bactérie seule	Chine	(Zhou <i>et al.</i> , 2008)			
				<i>Monilinia laxa</i>	<i>Burkholderia</i> OSU7, <i>Bacillus</i> OSU142, <i>Pseudomonas</i> BA8	Labo	Champ (2002-2003)	OSU7 = 65-77% OSU142 = 67-71% BA8 = 51-65% (incidence)	Turquie	(Altindag <i>et al.</i> , 2006)			
					<i>Epicoccum nigrum</i>	Labo	Champ	4 à 43% (incidence of decayed fruit)	Espagne, Italie, France	(Larena <i>et al.</i> , 2005)			
							Champ	Réduit la sporulation de <i>Monilinia</i> = fongicide	Espagne, Italie	(De Cal <i>et al.</i> , 2009)			
					<i>Penicillium frequentans</i>	Labo	Cc post récolte	100% (formulation avec 2.5% Methylcellulose)	Espagne	(Larena <i>et al.</i> , 2010)			
							Cc sur rameaux de pêchers	82% (incidence) - 86% (sévérité) produit formulé	Espagne	(Guijarro <i>et al.</i> , 2008)			
							Réduction de taille de lésion	Espagne	(Pascual <i>et al.</i> , 2000)				
				Pommier	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Erwinia amylovora</i>	Bacteriophages	Labo	Cc - fleurs détachées	Environ 85% de réduction des populations d' <i>Erwinia</i>	Allemagne	(Muller <i>et al.</i> , 2011)
								Bacteriophage H4	Labo	Champ sur cultivar modérément résistant	90%	Hongrie?	(Schwarczinger <i>et al.</i> , 2011)
								<i>Coryneum et Polystigma</i>	Trt Part. Aer.				

Arboriculture	Pommier	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Erwinia amylovora</i>	Bactériophage PhiEaH1	Commercial "Erwiphage"	Commercialisé en 2012 et 2013	?	Hongrie	(Meczker <i>et al.</i> , 2014)
					<i>Bacillus subtilis</i> Bs 170, <i>Pantoea agglomerans</i> Pa21889, <i>Rahnella aquatilis</i> Ra39	Labo	Champ	43 - 81%	Allemagne	(Laux <i>et al.</i> , 2003)
					mutant avirulent de <i>Erwinia amylovora</i> Ea153	Labo	Champ (9 essais)	37-44% (incidence) – significatif dans 4 essais sur 9	USA	(Johnson <i>et al.</i> , 2009)
					<i>Lactobacillus plantarum</i> PC40, PM411, TC54, TC92	Labo	Poirier – organes détachés et Cc	83-90 % pour les 2 meilleures souches (<i>P. vagans</i> C9-1 & <i>P. fluorescens</i> EPS62e ; voir ci-dessous)	Espagne	(Rosello <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Pantoea agglomerans</i> 48b/90	Labo	Cc - organes détachés	Réduction des populations de <i>E. amylovora</i> d'un facteur 5 à 6	Allemagne	(Sammer <i>et al.</i> , 2012)
					<i>Pantoea agglomerans</i> Abp2, <i>Pseudomonas fluorescens</i> E10, <i>Pseudomonas putida</i> E11, <i>Serratia marcescens</i> Kgh1	Labo	Cc et verger	Verger : 60% ; 46% ; 26% ; 23% (incidence d'attaque sur rameaux)	Iran	(Gerami <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Pantoea agglomerans</i> E325 (Bloomtime Biological)	Commercial	Fleurs détachées et champ	?	USA	(Pusey and Wend, 2012)
							Fleurs détachées	?	USA	(Pusey and Curry, 2004)
							Stigmates détachés	Encapsulation pour favoriser la survie et le largage des bactéries	USA	(Kim <i>et al.</i> , 2012)
							Champ	48 - 77%	USA	(Pusey, 2002)
					<i>Pantoea agglomerans</i> Eh-24	Labo	Champ (poire)	63-76% (mieux que Cuivre)	Turquie	(Ozaktan and Bora, 2004)
					<i>Pantoea agglomerans</i> Eh-24, <i>Pantoea vagans</i> C9-1 (BlightBan)	Labo / commercial	Champ (poire)	27-54% (BlightBan meilleur que <i>P. agglomerans</i>)	Turquie	(Ozaktan <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Pantoea agglomerans</i> (syn. <i>Erwinia herbicola</i>) Eh252	Labo	Champ	55 ± 8%	USA (Oregon)	(Stockwell <i>et al.</i> , 2002)
					<i>Pantoea agglomerans</i> P10c	Labo	Champ - arbres en pots (4 années)	27-60% (moyenne 47%) seul 60-85% (moyenne 72%) si combiné avec Trinexapac-ethyl ou Prohexadionecalcium	Italie	(Spinelli <i>et al.</i> , 2012)
					Mélange <i>Pantoea agglomerans</i> Eh21-5 + bactériophage Phi Ea2345-6	Labo	Cc – arbres en pots	56% (incidence)	Canada	(Boule <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Pantoea vagans</i> C9-1 BlightBan C9-1	Commercial	Champ	42% seul 32% en mélange avec Pf A506	USA (Oregon)	(Stockwell <i>et al.</i> , 2010)
					<i>Pseudomonas graminis</i> 49M, BlightBan A506, Blossom protect, <i>P. fluorescens</i> A506, <i>P. vagans</i> C9-1	Labo / commercial	Labo et Cc (serre)	62-73% Aussi bon que produits commerciaux	Pologne	(Mikicinski <i>et al.</i> , 2016)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> EPS62e, <i>Pantoea vagans</i> C9-1	Labo	Poirier – organes détachés et champ	83-90 %	Espagne	(Rosello <i>et al.</i> , 2013)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> EPS62e	Labo	Cc – fleurs détachées et fruits	Autour de 50% de protection (sévérité)	Espagne	(Bonaterra <i>et al.</i> , 2007; Cabrefiga <i>et al.</i> , 2014)					
		champ	Bonne fitness épiphyte	Espagne	(Pujol <i>et al.</i> , 2007)					

Arboriculture et viticulture	Pommier	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Erwinia amylovora</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> A506 (BlightBan A506)	Commercial	Champ	50-80% (Californie/poirier, inoculum naturel) Peu d'effet (Oregon/pommier, inoculum artificiel)	USA	(Stockwell <i>et al.</i> , 2011)
						Labo		Formulation : meilleure couverture des fleurs		(Stockwell <i>et al.</i> , 2006)
								20-44% (Californie)		(Mercier and Lindow, 2001)
				<i>Rahnella aquatilis</i> Ra39	Labo	Champ	"pas suffisant pour une utilisation commerciale" ; protection fleurs : 67% si utilisé avec benzoate ; 68% avec extrait de <i>Thymra spicata</i>	Allemagne	(Zeller and Laux, 2006a; b)	
		Chancre européen <i>Nectria galligena</i>	Trt Part. Aer.							
		Maladies du feuillage	Trt Part. Aer.							
	Tavelure	Trt Part. Aer.	<i>Venturia inaequalis</i>	Isolat Y16 de levure	Labo		Supprime la maladie	Italie	(Alaphilippe <i>et al.</i> , 2008)	
				<i>Microsphaeropsis ochracea</i>	Labo – tentative de développement commercial - échec	Cc – feuilles détachées	Colonisation de l'ALB (test adjuvant), protection ?	Canada	(Bailey <i>et al.</i> , 2007)	
						Champ (2 années)	94-99% de réduction de la production d'ascospores si pulvérisation en Août. 61-93% - Septembre 64-89% - Octobre, 54-67% - Novembre Protection ?	Canada	(Carisse and Rolland, 2004)	
				<i>Sporidiobolus</i> sp. H10	Labo	verger	54 - 81%	Allemagne	(Fiss <i>et al.</i> , 2003)	
	Prunier	Bactérioses	Trt Part. Aer.							
		Tavelure(s)	Trt Part. Aer.							
	Vigne	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Agrobacterium vitis</i>	<i>Agrobacterium vitis</i> F2/5 non pathogène	Labo	Cc	Inhibition de la formation de chancres	USA	(Kaewnum <i>et al.</i> , 2013)
		Excoriose	Trt Part. Aer.	<i>Phomopsis viticola</i>						
		Mildiou(s)	Trt Part. Aer.	<i>Plasmopara viticola</i>	4 produits commerciaux : Clonotri, Serenade, Sonata, Trichodex	Commercial	Cc – champ	Feuilles / grappes: Clonotri : 66% / 45% Serenade : 47-57% / 54-97% Sonata : 7% / 23% Trichodex : 85% / 61%	Italie et Suisse	(Dagostin <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Alternaria alternata</i> , endophyte de feuilles de vigne	Labo	Cc feuilles de vigne	100% inhibition de la sporulation, mais pas d'information sur protection	Italie	(Musetti <i>et al.</i> , 2006)
					<i>Bacillus subtilis</i> Bs1 et Bs2	Labo	In vitro (disques foliaires)	Réduction d'attaque	Nouvelle-Zélande	(Boubakri <i>et al.</i> , 2015)
					<i>Bacillus subtilis</i> KS1	Labo	In vitro champ (2007 à 2009)	réduction attaques sur grains et feuilles	Japon	(Furuya <i>et al.</i> , 2011)
<i>Lysobacter capsici</i> AZ78	Labo	Champ	72% (formulé avec corn steep liquor + lignosulfonate, + polyethylene-glycol)	Italie	(Segarra <i>et al.</i> , 2015)					
		Cc (serre)	37% seul, 61-70% avec ¼ et ½ dose de cuivre (incidence); 93% avec ou sans cuivre (sévérité)	Italie	(Puopolo <i>et al.</i> , 2014)					

Viticulture	Vigne	Mildiou(s)	Trt Part. Aer.	<i>Plasmopara viticola</i>	<i>Trichoderma harzianum</i> T39	Labo	Cc (serre)	60-63% (locale et systémique)	Italie	(Perazzolli <i>et al.</i> , 2008)
							Cc (serre)	38% (système) 90% (feuilles traitées)	Italie	(Perazzolli <i>et al.</i> , 2011)
							Cc (serre)	entre 50% et 95% (sévérité)	Italie	(Banani <i>et al.</i> , 2014)
Grandes cultures	Blé	Champignons autres que pythiacées	Trt Sem.	<i>Bipolaris sorokiniana</i>	<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Gliocladium roseum</i>	Labo	In vitro, Cc (serre)	Effet après traitement des semences	Argentine	(Dal Bello <i>et al.</i> , 2003)
					<i>Trichoderma harzianum</i> , <i>T. koningii</i>	Labo	Cc (serre)	44-54% (sévérité) Aucune efficacité sur incidence	Argentine	(Dal Bello <i>et al.</i> , 2008)
				<i>Gaeumannomyces graminis</i>	Souches de <i>P. putida</i> , <i>P. fluorescens</i> , <i>B. pumilus</i>	Labo	In vitro, Cc et serre	Inhibition du champignon: pas d'infection	Iran	(Babaeipoor <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Bacillus pumilus</i> 7 km	Labo	Cc	48% (sévérité)	Iran	(Sari <i>et al.</i> , 2007)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> L18	Labo	Serre et champ	Aussi efficace que fongicide (incidence)	Suède ? Allemagne ?	(Amein and Weber, 2002)
				<i>Fusarium graminearum</i>	<i>Lysobacter enzymogenes</i> C3	Labo	Serre et champ	71-89% (serre, effet cultivar) Résultats médiocres et très variables au champ	USA	(Jochum <i>et al.</i> , 2006)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> MAA10, <i>Bacillus subtilis</i> MAA03	Labo	Serre	100% (MAA10) et 60% (MAA03) en traitement des semences (meilleur que 'drench')	Arabie Saoudite	(Moussa <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Streptomyces</i> sp BN1	Labo	Cc	42% (sévérité)	Corée	(Jung <i>et al.</i> , 2013)
				<i>Fusarium culmorum</i>	<i>Bacillus mycoides</i> BmJ (BmJ WP)	Commercial		10-19% selon cultivar (pulvérisation)	USA	(Moya-Elizondo and Jacobsen, 2016)
					<i>Bacillus pumilus</i> 314-16-5, <i>Trichoderma harzianum</i> T-22	Labo		19%, 23% (traitement de semences)	USA	(Moya-Elizondo and Jacobsen, 2016)
					<i>Clonostachys rosea</i>	Labo		100% (traitement de semences) - marche aussi en co-inoculation avec <i>Metarhizium</i> utilisé contre les insectes	Danemark	(Keyser <i>et al.</i> , 2016)
					<i>Pantoea agglomerans</i> MF 626	Labo	Champ	Augmentation de levée 140% (traitement de semences)	Suède	(Johansson <i>et al.</i> , 2003)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> MKB 158	Labo	Serre, champ	48% (74% pour chitosan) et réduction présence de mycotoxines (DON) 79% (74% pour chitosan) Pulvérisation sur épis	Irlande	(Khan and Doohan, 2009a; b)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> MKB 158 et MKB 249	Labo	Serre, champ	23-55% (sévérité) et réduction présence de mycotoxines (DON) 74-78% Pulvérisation sur épis-	Irlande	(Khan and Doohan, 2009a; b)
				<i>Microdochium nivale</i>	<i>Pantoea agglomerans</i> MF 626	Labo	Champ	Augmentation de levée 38% - augmentation rendement 1100 kg/ha sur blé d'hiver (Traitement de semences)	Suède	(Johansson <i>et al.</i> , 2003)
					<i>Pseudomonas brassicacearum</i> MA250	Labo	Champ	19 à 27% augmentation de levée, mais pas d'augmentation significative de rendement (Traitement de semences)	Suède	(Levenfors <i>et al.</i> , 2008)

Grandes cultures	Pomme de terre	Mildiou(s)	Trt Part. Aer.	<i>Phytophthora infestans</i>	<i>Bacillus pumilus</i> SE34 et <i>Pseudomonas fluorescens</i> 89B61 et BABA	Labo		42 et 34% (sévérité ; traitement semences et drench) environ 70% pour le BABA (application foliaire)	USA	(Yan <i>et al.</i> , 2002)
					<i>Bacillus pumilus</i> QST 2808 (Sonata) et <i>Bacillus subtilis</i> QST 713 (Serenade)	Commercial	Champ et en stockage (2 années de test)	Sonata : 38-72% Serenade : 51-89% selon incidence de la maladie	USA	(Gachango <i>et al.</i> , 2012a)
					<i>Bacillus subtilis</i> (Serenade)	Commercial	Champ et en stockage (2 années de test)	Protection en stockage à 10°C Si traitement en culture : 3% à 73% Si traitement en stockage : 91-92% Si 2 traitements combinés : 91-100% Protection stockage à 4°C : 56%, 100%, 100%	USA	(Gachango <i>et al.</i> , 2012b)
							Cc - disques foliaires	32-57% (pulvérisation 24hr avant inoculation)	Allemagne	(Stephan <i>et al.</i> , 2005)
					<i>Chaetomium globosum</i> Cg-6	Labo	Champ	28% (peut-être sous-estimé) - application combinée: traitement tubercule + application au sol + pulvérisation	Inde	(Shanthiyaa <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Epicoccum nigrum</i> XF1	Labo	In vitro, serre, champ	Serre : 89% (1 h intervalle entre BCA et pathogène) et 66% (96 h intervalle) Champ : 78% (1 h intervalle) à 13% (96 h intervalle)	Chine	(Li <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Glomus</i> sp. MUCL 41833	Labo	Cc - traitement racinaire, mycorhization	21% (severité)	Belgique	(Gallou <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Metschnikowia pulcherrima</i>	Labo	Cc (feuilles détachées)	Très variable – de -53% à 98%, moyenne 40% (sur sévérité)	USA	(Hadwiger <i>et al.</i> , 2015)
					<i>Paenibacillus</i> sp. Pb28, <i>Pseudomonas putida</i> Pp17 et <i>Pseudomonas fluorescens</i> Pf11	Labo	serre	55.56%, 51.50% et 38.58%, respectivement (incidence)	Iran	(Kheirandish and Harighi, 2015)
					<i>Pseudomonas aeruginosa</i> -1	Labo	In vitro, Cc	62% (in vitro) 81% (sur plantes)	Inde	(Tomar <i>et al.</i> , 2014)
					<i>Pseudomonas chlororaphis</i> R47	Labo	<i>In vitro</i> , feuilles détachées, champ	Environ 40% (réduction sporulation sur disques foliaires); essais au champ non exploitables	Suisse	(Guyer <i>et al.</i> , 2015)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> S22:T:04, P22:Y:05, S11:P:12, <i>Enterobacter cloacae</i> S11:T: 07	Labo	Cc (tubercules en conditions de stockage)	35-91% Mélange des 4 souches > S22:T:04 > S11:P: 12	USA	(Slininger <i>et al.</i> , 2007)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> LBUM636	Labo	Cc	100% protection sur test tubercules – double le poids frais des plantes Réduction des populations de pathogène – pas d'info sur symptômes de mildiou	Canada	(Morrison <i>et al.</i> , 2017)
					<i>Serratia plymuthica</i> DF1	Labo	Cc (feuilles détachées)	>75% (sévérité)	Canada	(Daayf <i>et al.</i> , 2003)
	<i>Trichoderma</i> sp. HNA14	Labo	In vitro, cc et champ	46-47% (2 années au champ)	Chine	(Yao <i>et al.</i> , 2016)				
Seigle	Champignons autres que pythiacées	Trt Sem.	<i>Microdochium nivale</i> + <i>Fusarium</i> sp.	<i>Pseudomonas brassicacearum</i> MA250	Labo	Champ	19 à 27% augmentation de levée, mais pas d'augmentation significative de rendement	Suède	(Levenfors <i>et al.</i> , 2008)	

Marâchage	Artichaut	Bactérioses	Trt Part. Aer.								
		Mildiou(s)	Trt Part. Aer.								
	Carotte	Champignons (pythiacées)	Trt Part. Aer.								
	Céleris	Bactérioses	Trt Part. Aer.								
	Chicorées - production de chicons	Bactérioses	Trt Sem. Plants								
	Choux	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Xanthomonas campestris pv. campestris</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> (broccoli)	<i>Pseudomonas fluorescens</i> m6418, <i>Bacillus</i> sp. A24	Labo	Labo/cc sur organe détaché (broccoli)	41%.(co-inoculation des 2 souches)	Scotland	(Cui and Harling, 2006)
					<i>Bacillus subtilis</i> BB	Labo	Champ	0% à 75% (lésions sur tiges) selon saison, lieu et souche de l'agent pathogène	Zimbabwe	(Wulff <i>et al.</i> , 2002a; 2002b)	
					<i>Bacillus subtilis</i> , <i>B. amiloliquafaciens</i>	Labo	Cc (serre)	0 à 77% (Ba) ; 42% (Bs) (incidence) Trempage des graines	Zimbabwe ?	(Wulff <i>et al.</i> , 2002a; 2002b)	
					<i>Bacillus cereus</i> 14	Labo	Champ	20% (index de pourriture externe) ; 9% (index de pourriture interne)	Tanzanie	(Massomo <i>et al.</i> , 2004)	
					<i>Paenibacillus spp.</i> P16	Labo	In vitro et Cc sur plantes	Réduction des symptômes	Nouvelle-Zélande	(Ghazalibiglar <i>et al.</i> , 2016)	
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> T07	Labo	Cc, champ	Champ : 72-86% (trempage racines) 39-52% (arrosage) 41-52% (pulvérisation foliaire)	Inde	(Mishra and Arora, 2012)	
		Mildiou(s)	Trt Part. Aer.								
	Fraisier	Bactérioses	Trt Part. Aer.								
		Maladies des taches brunes	Trt Part. Aer.								
	Haricots	Bactérioses	Trt Part. Aer.								
	Houblon	Mildiou(s)	Trt Part. Aer.								
	Laitue	Bactérioses	Trt Part. Aer.								
		Mildiou(s)	Trt Part. Aer.								
	Melon	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Xanthomonas campestris pv. cucurbitae</i>	<i>Acidovorax citruli</i>	(1) <i>Bacillus</i> sp. RAB9 (2) <i>Paenibacillus lentimorbus</i> MEN2	Labo	Cc 1) traitement semences 2) appliqué sur plantules	(1) 47% (sévérité) (2) 88% (sévérité), 77% (incidence)	Brésil	(Medeiros <i>et al.</i> , 2009)
					<i>Bacillus subtilis</i> UMAF6614, UMAF6639	Labo	<i>In vitro</i>	inhibition		(Zerouh <i>et al.</i> , 2011)	
<i>Erwinia tracheiphila</i> / concombre					<i>Serratia marcescens</i> 90-166 <i>Bacillus pumilis</i> INR-7	Labo	Champ	89% et 86% (incidence) (53% pour traitement insecticide visant le vecteur)	USA	(Zehnder <i>et al.</i> , 2001)	

Maraiçage	Oignon	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>allii</i>	bactériophages Agriphage	Commercial	Champ	26-50% (sévérité) – aussi bien ou mieux que cuivre	USA	(Lang <i>et al.</i> , 2007)	
					<i>Pantoea agglomerans</i> C9-1 + <i>Pseudomonas fluorescens</i> A506 (BlightBan C9-1/A506)	Commercial	Champ (3 localités)	24% à 46% selon localité (sévérité); aussi efficace que cuivre Pas d'effet sur le rendement	USA	(Gent and Schwartz, 2005)	
		Mildiou(s)	Trt Part. Aer.								
	Poireau	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>porri</i>	Cocktail de 6 phages		Labo	Cc, champ	Bonne efficacité en cc / plutôt mauvais et variable au champ	Belgique	(Rombouts <i>et al.</i> , 2016)
		Mildiou(s)	Trt Part. Aer.								
	Tomate	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Pseudomonas syringae</i>	<i>Acinetobacter johnsonii</i> UFV-E05	Labo	Serre	61%		Brésil	(Barretti <i>et al.</i> , 2009)
					Bacillus subtilis QST 713 (Serenade)	Commercial	Cc (serre)	Réduction de la sévérité d'attaque de 7 fois par rapport au témoin, et de 3 fois par rapport au traitement cuivre	Grèce	(Fousia <i>et al.</i> , 2016)	
					<i>Bacillus subtilis</i> strain QST 713 (Serenade) <i>Pseudomonas chlororaphis</i> MA 342	Commercial	Champ (1 seul essai avec les ALB)	Serenade : 27-38% (incidence); 47-67% (sévérité) pas d'efficacité de <i>P. chlororaphis</i>	Italie	(Gilardi <i>et al.</i> , 2010)	
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> et <i>Bacillus pumilus</i> (endophytes)	Labo	Cc	50% (sévérité) Réduction des populations épiphytes du pathogène de 75 à 97%	Brésil	(Lanna <i>et al.</i> , 2013)	
					<i>Bacillus cereus</i>	Labo	Cc	Environ 80% (sévérité, ISR)	Brésil	(Halfeld-Vieira <i>et al.</i> , 2006)	
					<i>Bacillus cereus</i> AR156	Labo	Cc (serre)	62% (ISR) Favorise croissance plante	Chine	(Niu <i>et al.</i> , 2012)	
					<i>Pseudomonas syringae</i> Cit7 seul ou combiné avec traitements de semences (+ drench) avec <i>Pseudomonas fluorescens</i> 89B-61 ou <i>Bacillus pumilus</i> SE34	Labo	Champ (pulvérisation foliaire Cit7) traitement de semence + drench (89B-61 et SE34)	Seul : 21-72% En combinaison : généralement meilleur - Résultats variables selon année et lieu	USA	(Ji <i>et al.</i> , 2006)	
					<i>Pseudomonas syringae</i> Cit7	Labo	Cc (serre) et champ (10 tests multilocaux)	78% (serre) ; 28% (champ)	USA / Canada	(Wilson <i>et al.</i> , 2002)	
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> A506 (BlightBan)	Commercial		61% (serre) ; 18% (champ)			
					<i>Pseudomonas</i> sp LBUM300	Labo	Cc	Réduction significative de la sévérité de la maladie mais 50% d'augmentation en incidence	Canada	(Lanteigne <i>et al.</i> , 2012)	
<i>Clavibacter michiganensis</i>					<i>Pseudomonas</i> sp. fluorescent CW2	Labo	Cc	41% (index de flétrissement des feuilles) et 49% (index de brunissement vasculaire); Meilleurs résultats en combinaison avec BABA => 70 à 87%	Allemagne	(Hassan and Buchenauer, 2008)	
					<i>Pseudozyma aphidis</i>	Labo	Cc (serre)	60% (incidence) - 35% (sévérité)	Israël	(Barda <i>et al.</i> , 2015)	
<i>Erwinia chrysanthemi</i>	bactérie G2	Labo	Labo + Cc + serre	74%	Turquie	(Aysan <i>et al.</i> , 2003)					
<i>Ralstonia</i> / tomate	Bacteriophages J2 et J6	Labo	Cc	Décontamination du sol Traitement des plantes	Thaïlande	(Bhunchoth <i>et al.</i> , 2015)					

Maraîchage	Tomate	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Ralstonia</i> / tomate	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> QL5 et QL18 ajouté dans engrais organique	Labo	In vitro, Cc et champ (4 cultures successives)	Champ: pas d'effet en automne; 76-86% au printemps (incidence)	Chine	(Wei <i>et al.</i> , 2011)
					<i>B. amyloliquefaciens</i> QL18 + compost (tourteau de colza)	Labo	Champ	40-75% (incidence)	Chine	(Wei <i>et al.</i> , 2015a; Wei <i>et al.</i> , 2015b)
								Meilleure efficacité sur tomates plantées en périodes froides		
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> HR62	Labo	Cc (serre) – apport sous forme d'engrais	65%	Chine	(Huang <i>et al.</i> , 2014)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> JK6	Labo	Cc (serre)	53-59% (pas d'info sur incidence ou severity)	Chine	(Xiong <i>et al.</i> , 2015)
					Bacterial strain XY21	Labo	In vitro + Cc + champ (arrosage)	Cc: 19 à 70% selon souche de <i>R. solanacearum</i> Champ: 65%-70%	Chine	(Xue <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> S13-3	Labo	Inhibition in vitro + Cc (arrosage)	Environ 48% protection	Japon	(Yamamoto <i>et al.</i> , 2015)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> SQR-9	Labo	In vitro	Production de volatiles	Chine	(Raza <i>et al.</i> , 2016a)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> T-5 et SQR-9	Labo	In vitro	Production de composés volatiles	Chine	(Raza <i>et al.</i> , 2016b)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> T-5	Labo	Cc (traitement du sol et plantules)	empêche colonisation racinaire	Chine	(Tan <i>et al.</i> , 2016)
							Cc (souche incluse dans fertilisant)	63-74% (incidence)		
					<i>Bacillus cereus</i> BC1AW et <i>Pseudomonas putida</i> 3WT	Labo	Cc	Environ 45% (incidence) sur variété peu sensible et 30% sur variété sensible	Allemagne	(Kurabachew and Wydra, 2013)
					<i>Bacillus vallismortis</i> lq EXTN-1	Labo	Cc	32%	Korée	(Park <i>et al.</i> , 2007)
					<i>Bacillus subtilis</i> (6 souches)	Labo	In vitro	Environ 50%	China	(Chen <i>et al.</i> , 2013)
					<i>B. subtilis</i> 4812, <i>B. methylotrophicus</i> H8	Labo	Labo	Meilleure protection avec H8 + acide salicylique	Chine	(Almoneafy <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D29, <i>B. amyloliquefaciens</i> Am1, <i>B. subtilis</i> D16 et <i>B. methylotrophicus</i> H8	Labo	In vitro	ATB in vitro	Chine	(Almoneafy <i>et al.</i> , 2014)
					Mélange de <i>Bacillus subtilis</i> SM21 + <i>Bacillus cereus</i> AR156	en cours d'homologation (2014)	Champ – trempage semences et arrosage	?	Chine	(Zhou <i>et al.</i> , 2014a)
					<i>Paenibacillus polymyxa</i> (7 souches) + <i>P. macerans</i> (9 souches)	Labo	Cc (traitement semences + arrosage)	26 à 95% selon les souches (incidence)	Chine	(Li <i>et al.</i> , 2011)
Mélanges de <i>Pseudomonas fluorescens</i> MTCC 7098 + <i>Bacillus subtilis</i> MTCC 10010 + <i>Aspergillus awamori</i> (2 à 2 ou les 3 ensembles)	Labo	Cc	Index de flétrissement réduit de 3 à 1	Inde	(Singh and Siddiqui, 2015)					
<i>Pseudomonas brassicacearum</i> J12	Labo 25°C	Cc - 10 ¹⁰ cfu / kg de sol	45%	Chine	(Zhou <i>et al.</i> , 2012)					

Maraîchage	Tomate	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Ralstonia</i> / tomate	<i>Pseudomonas</i> sp. DFs1421	Labo	Cc (serre, 2 tests) traitement de semences	36.6% et 91.7%	Brésil	(Rocha and Moura, 2013)
					<i>Pseudomonas aeruginosa</i> 2apa	Labo	Cc (serre) Traitement de semences	81% (incidence) 77% (sévérité)	Inde	(Hariprasad <i>et al.</i> , 2014)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> J2	Labo	Cc – 10 ¹⁰ cfu / kg de sol	46% (incidence) 63% si engrais organique	Chine	(Zhou <i>et al.</i> , 2014b)
					<i>Pseudomonas fluorescens</i> MelRC2 + souches de <i>Ralstonia</i>	Labo	Cc	Suppression de la colonisation racinaire	Japon	(Toyota <i>et al.</i> , 2000)
					<i>Bacillus vallismortis</i> EXTN-1	Labo	Cc + champ	Cc: 80-90% Champ: 45%	Vietnam	(Thanh <i>et al.</i> , 2009)
					<i>Serratia</i> sp. J2, fluorescent pseudomonad J3, <i>Bacillus</i> sp. BB11	Labo	Serres, champ (4 essais = 2 localités, 2 ans) traitement du sol	63% - 94% selon bactérie et test. augmentation du rendement = 46% - 237% selon bactérie et test	Chine	(Guo <i>et al.</i> , 2004)
				<i>Xanthomonas axonopodis</i> cv <i>vesicatoria</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> (formulated or not)	Labo	Cc (serre) et champ	73% (serre, pulvérisation) 22% (semences) 78% (champ, sévérité)	Egypte	(Abo-Elyousr and El-Hendawy, 2008)
					<i>Bacillus</i> sp. DFs1420	Labo	Cc (semences)	48%	Brésil	(Naue <i>et al.</i> , 2014)
				<i>Xanthomonas gardneri</i>	<i>Streptomyces setonii</i> UFV618, <i>Bacillus cereus</i> UFV592, <i>Serratia marcescens</i> UFV252		Champs (arrosage)	29.44 - 59.26% respectivement pour UFV592, UFV618 (sévérité)	Brésil	(Ferraz <i>et al.</i> , 2015)
					<i>Xanthomonas perforans</i> (souche à virulence atténuée - double mutant transgénique)	Labo	Cc et champ	Réduction des populations du pathogène agressif (mais pas de mesure d'efficacité)	USA (Floride)	(Hert <i>et al.</i> , 2009)
				<i>Xanthomonas euvesicatoria</i>	<i>Trichoderma</i> (28)	Labo	Cc	24-96%	Brésil	(Fontenelle <i>et al.</i> , 2011)
					<i>Xanthomonas euvesicatoria</i> , <i>X. vesicatoria</i> , <i>X. perforans</i> , <i>X. gardneri</i>	<i>Streptomyces griseoviridis</i> K61 (Mycostop), <i>Streptomyces lydicus</i> WYEC108 (Actinovate SP), <i>Pseudomonas fluorescens</i> A506 (BlightBan)	Commercial	Champs (4 années)	Actinovate : 0 à 20%; Mycostop : 12 à 24%; Actinovate + BlightBan : 10-56% (sévérité) Actinovate + BlightBan : <20% (incidence sur fruit), 2-44% (sévérité sur fruits)	Canada
				<i>Xanthomonas campestris</i> cv <i>vesicatoria</i>	Phages BD2, 91-118 [race 3], CS1L [race 1]	Labo (formulés)	Serre et champ	12-43%	USA	(Balogh <i>et al.</i> , 2003)
					bacteriophages (h-mutant)		Serre et champ (2 années)	17,5% - 16,8% (sévérité)	USA	(Flaherty <i>et al.</i> , 2000)
					Bacteries: B101R, B212R, A068R	Labo	Cc (plantes en pots)	35%, 44%, 55%, respectivement (sévérité)	Brésil	(Silva <i>et al.</i> , 2004)
					<i>Bacillus pumilus</i> MSW231	Mélangé à un compost commercial	Cc (semis)	95% (incidence)	Italie	(Suarez-Estrella <i>et al.</i> , 2014)
					Mélange de acibenzolar-S-methyl (Actigard) + bactériophage mix (Agriphage)	commercial	Cc	98 à 100% (vs 11 à 85% pour le cuivre)	Floride, USA	(Obradovic <i>et al.</i> , 2005)
					<i>P. syringae</i> Cit7, <i>Pseudomonas putida</i> B56,	Labo	Champ (3 années)	Cit7: 28,9% B56: 23,1% (sévérité)	USA et Canada	(Byrne <i>et al.</i> , 2005)

Maraîchage	Tomate	Bactérioses	Trt Part. Aer.	<i>Xanthomonas campestris</i> cv <i>vesicatoria</i>	Mélanges de <i>Pseudomonas fluorescens</i> MTCC 7098 + <i>Bacillus subtilis</i> MTCC 10010 + <i>Aspergillus awamori</i> (2 à 2 ou les 3 ensemble)	Labo	Cc	réduit de 3 à 1 (index foliaire)	Inde	(Singh and Siddiqui, 2015)
					<i>Pseudomonas aeruginosa</i> 2apa	Labo	Cc (serre) Traitement de semences	34% (indidence) 53% (sévérité)	Inde	(Hariprasad <i>et al.</i> , 2014)
					<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> , extraits protéiques de <i>Bacillus pumilus</i>	Labo	Cc	56-63%	Brésil	(Lanna-Filho <i>et al.</i> , 2013)
					<i>Bacillus subtilis</i> QST 713 (Serenade)	Commercial	Champ (14 essais)	Serenade seul : 46 et 54% sur un site, pas efficace pour 4 autres expériences Serenade + Cu : Protection aussi bonne que le témoin Cu + mancozeb	Floride, USA	(Roberts <i>et al.</i> , 2008)
					Mutant 75-3S hrpG de <i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	Labo	Champ	76% en moyenne	Alabama, USA	(Moss <i>et al.</i> , 2007)
					<i>Rahnella aquatilis</i>	Labo	Cc (plantes en pots)	30-50% (incidence) selon type de traitement (feuille, graine, sol, racine)	Egypte	(El-Hendawy <i>et al.</i> , 2005)
	Mildiou(s)	Trt Part. Aer.	<i>Phytophthora infestans</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> EF119 (bouillon de fermentation)	Labo	In vitro, Cc	90%	Corée	(Kim <i>et al.</i> , 2007)	
				<i>Lysobacter capsici</i> AZ78	Labo	Cc	à 15, 25 et 35°C respectivement : 55, 95 et 10% (sévérité) 25, 15 et 2% (incidence)	Italie	(Puopolo <i>et al.</i> , 2015)	
				<i>Paenibacillus polymyxa</i> AB15	Labo	Cc	74%	Corée	(Kabir <i>et al.</i> , 2013)	
				<i>Pseudomonas fluorescens</i> SS101	Labo	Cc	environ 90% (incidence et sévérité)	Pays Bas	(Tran <i>et al.</i> , 2007)	
Usages divers	Plantes d'intérieur et balcons	Maladies diverses	Trt Part. Aer.							
	Porte graine	Maladies diverses	Trt Part. Aer.							
	Porte graine - Betterave industrielle et fourragère	Mildiou(s)	Trt Part. Aer.							
	Porte graine - PPAMC, Florales et Potagères	Mildiou et rouille blanche	Trt Part. Aer.							
		Rouille(s)	Trt Part. Aer.							
	PPAMC	Maladies fongiques	Trt Part. Aer.							
	Rosier	Chancre à champignons	Trt Part. Aer.							
Traitements généraux	Protection des plaies	Trt Troncs Charpent. Branches								

Références bibliographiques citées dans le Tableau 2.3-A3

- Abo-Elyousr, K.A.M.; El-Hendawy, H.H., 2008. Integration of *Pseudomonas fluorescens* and acibenzolar-S-methyl to control bacterial spot disease of tomato. *Crop Protection*, 27 (7): 1118-1124. [Texte intégral](#)
- Alaphilippe, A.; Elad, Y.; David, D.R.; Derridj, S.; Gessler, C., 2008. Effects of a biocontrol agent of apple powdery mildew (*Podosphaera leucotricha*) on the host plant and on non-target organisms: An insect pest (*Cydia pomonella*) and a pathogen (*Venturia inaequalis*). *Biocontrol Science and Technology*, 18 (2): 121-138. [Texte intégral](#)
- Almoneafy, A.A.; Kakar, K.U.; Nawaz, Z.; Li, B.; Saand, M.A.; Chun-lan, Y.; Xie, G.L., 2014. Tomato plant growth promotion and antibacterial related-mechanisms of four rhizobacterial *Bacillus* strains against *Ralstonia solanacearum*. *Symbiosis*, 63 (2): 59-70. [Texte intégral](#)
- Almoneafy, A.A.; Ojaghian, M.R.; Xu, S.F.; Ibrahim, M.; Xie, G.L.; Shi, Y.; Tian, W.X.; Li, B., 2013. Synergistic effect of acetyl salicylic acid and DL-Beta-aminobutyric acid on biocontrol efficacy of *Bacillus* strains against tomato bacterial wilt. *Tropical Plant Pathology*, 38 (2): 102-113. [Texte intégral](#)
- Altindag, M.; Sahin, M.; Esitken, A.; Ercisli, S.; Guleryuz, M.; Donmez, M.F.; Sahin, F., 2006. Biological control of brown rot (*Monilinia laxa* Ehr.) on apricot (*Prunus armeniaca* L. cv. Hacıhaliloglu) by *Bacillus*, *Burkholderia*, and *Pseudomonas* application under *in vitro* and *in vivo* conditions. *Biological Control*, 38 (3): 369-372. [Texte intégral](#)
- Amein, T.; Weber, Z., 2002. Seed treatment with strains of *Pseudomonas fluorescens* as potential biocontrol agents of wheat take-all. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal of Plant Diseases and Protection*, 109 (6): 655-661. [Texte intégral](#)
- ANSES - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail, 2016. E-phy : Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages, des matières fertilisantes et des supports de culture autorisés en France. 2016. [Texte intégral](#)
- Aysan, Y.; Karatas, A.; Cinar, O., 2003. Biological control of bacterial stem rot caused by *Erwinia chrysanthemi* on tomato. *Crop Protection*, 22 (6): 807-811. [Texte intégral](#)
- Babaeipoor, E.; Mirzaei, S.; Danesh, Y.R.; Arjmandian, A.; Chaichi, M., 2011. Evaluation of some antagonistic bacteria in biological control of *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* causal agent of wheat take-all disease in Iran. *African Journal of Microbiology Research*, 5 (29): 5165-5173. [Texte intégral](#)
- Bailey, K.L.; Carisse, O.; Leggett, M.; Holloway, G.; Leggett, F.; Wolf, T.M.; Shivpuri, A.; Derby, J.A.; Caldwell, B.; Geissler, H.J., 2007. Effect of spraying adjuvants with the biocontrol fungus *Microsphaeropsis ochracea* at different water volumes on the colonization of apple leaves. *Biocontrol Science and Technology*, 17 (9-10): 1021-1036. [Texte intégral](#)
- Balogh, B.; Canteros, B.I.; Stall, K.E.; Jones, J.B., 2008. Control of citrus canker and citrus bacterial spot with bacteriophages. *Plant Disease*, 92 (7): 1048-1052. [Texte intégral](#)
- Balogh, B.; Jones, J.B.; Momol, M.T.; Olson, S.M.; Obradovic, A.; King, P.; Jackson, L.E., 2003. Improved efficacy of newly formulated bacteriophages for management of bacterial spot on tomato. *Plant Disease*, 87 (8): 949-954. [Texte intégral](#)
- Banani, H.; Roatti, B.; Ezzahi, B.; Giovannini, O.; Gessler, G.; Pertot, I.; Perazzolli, M., 2014. Characterization of resistance mechanisms activated by *Trichoderma harzianum* T39 and benzothiadiazole to downy mildew in different grapevine cultivars. *Plant Pathology*, 63 (2): 334-343. [Texte intégral](#)
- Barda, O.; Shalev, O.; Alster, S.; Buxdorf, K.; Gafni, A.; Levy, M., 2015. *Pseudozyma aphidis* induces salicylic-acid-independent resistance to *Clavibacter michiganensis* in tomato plants. *Plant Disease*, 99 (5): 621-626. [Texte intégral](#)
- Barretti, P.B.; Romeiro, R.D.; Mizubuti, E.S.G.; de Souza, J.T., 2009. Screening of endophytic bacteria isolated from tomato plants as potential biocontrol agents and growth promotion. *Ciencia E Agrotecnologia*, 33: 2038-2044. [Texte intégral](#)
- Bhunchoth, A.; Phironrit, N.; Leksomboon, C.; Chatchawankanphanich, O.; Kotera, S.; Narulita, E.; Kawasaki, T.; Fujie, M.; Yamada, T., 2015. Isolation of *Ralstonia solanacearum*-infecting bacteriophages from tomato fields in Chiang Mai, Thailand, and their experimental use as biocontrol agents. *Journal of Applied Microbiology*, 118 (4): 1023-1033. [Texte intégral](#)
- Bonaterra, A.; Cabrefiga, J.; Camps, J.; Montesinos, E., 2007. Increasing survival and efficacy of a bacterial biocontrol agent of fire blight of rosaceous plants by means of osmoadaptation. *Fems Microbiology Ecology*, 61 (1): 185-195. [Texte intégral](#)
- Boubakri, H.; Hadj-Brahim, A.; Schmitt, C.; Soustre-Gacougnolle, I.; Mliki, A., 2015. Biocontrol potential of chenodeoxycholic acid (CDCA) and endophytic *Bacillus subtilis* strains against the most destructive grapevine pathogens. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 43 (4): 261-274. [Texte intégral](#)
- Boule, J.; Sholberg, P.L.; Lehman, S.M.; O'Gorman, D.T.; Svircev, A.M., 2011. Isolation and characterization of eight bacteriophages infecting *Erwinia amylovora* and their potential as biological control agents in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Plant Pathology- Revue Canadienne De Phytopathologie*, 33 (3): 308-317. [Texte intégral](#)
- Byrne, J.M.; Dianese, A.C.; Ji, P.; Campbell, H.L.; Cuppels, D.A.; Louws, F.J.; Miller, S.A.; Jones, J.B.; Wilson, M., 2005. Biological control of bacterial spot of tomato under field conditions at several locations in North America. *Biological Control*, 32 (3): 408-418. [Texte intégral](#)
- Cabrefiga, J.; Frances, J.; Montesinos, E.; Bonaterra, A., 2014. Improvement of a dry formulation of *Pseudomonas fluorescens* EPS62e for fire blight disease biocontrol by combination of culture osmoadaptation with a freeze-drying lyoprotectant. *Journal of Applied Microbiology*, 117 (4): 1122-1131. [Texte intégral](#)
- Caicedo, J.C.; Villamizar, S.; Ferro, M.I.T.; Kupper, K.C.; Ferro, J.A., 2016. Bacteria from the citrus phylloplane can disrupt cell-cell signalling in *Xanthomonas citri* and reduce citrus canker disease severity. *Plant Pathology*, 65 (5): 782-791. [Texte intégral](#)

- Carisse, O.; Rolland, D., 2004. Effect of timing of application of the biological control agent *Microsphaeropsis ochracea* on the production and ejection pattern of ascospores by *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, 94 (12): 1305-1314. [Texte intégral](#)
- Casals, C.; Elmer, P.A.G.; Vinas, I.; Teixido, N.; Sisquella, M.; Usall, J., 2012. The combination of curing with either chitosan or *Bacillus subtilis* CPA-8 to control brown rot infections caused by *Monilinia fructicola*. *Postharvest Biology and Technology*, 64 (1): 126-132. [Texte intégral](#)
- Chen, Y.; Yan, F.; Chai, Y.R.; Liu, H.X.; Kolter, R.; Losick, R.; Guo, J.H., 2013. Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation. *Environmental Microbiology*, 15 (3): 848-864. [Texte intégral](#)
- Cui, X.; Harling, R., 2006. Evaluation of bacterial antagonists for biological control of broccoli head rot caused by *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, 96 (4): 408-416. [Texte intégral](#)
- Cuppels, D.A.; Higham, J.; Traquair, J.A., 2013. Efficacy of selected *streptomycetes* and a streptomycete plus pseudomonad combination in the management of selected bacterial and fungal diseases of field tomatoes. *Biological Control*, 67 (3): 361-372. [Texte intégral](#)
- Daayf, F.; Adam, L.; Fernando, W.G.D., 2003. Comparative screening of bacteria for biological control of potato late blight (strain US-8), using *in-vitro*, detached-leaves, and whole-plant testing systems. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 25 (3): 276-284. [Texte intégral](#)
- Dagostin, S.; Scharer, H.J.; Pertot, I.; Tamm, L., 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection*, 30 (7): 776-788. [Texte intégral](#)
- Dal Bello, G.M.; Monaco, C.I.; Sisterna, M.N.; Nico, A.I., 2008. Relationship between an *in vitro* and greenhouse assay for biological control of *Bipolaris sorokiniana*-induced seedling blight of wheat. *Biological Agriculture & Horticulture*, 26 (2): 103-119. [Texte intégral](#)
- Dal Bello, G.M.; Sisterna, M.N.; Monaco, C.I., 2003. Antagonistic effect of soil rhizosphere microorganisms on *Bipolaris sorokiniana*, the causal agent of wheat seedling blight. *International Journal of Pest Management*, 49 (4): 313-317. [Texte intégral](#)
- De Cal, A.; Larena, I.; Linan, M.; Torres, R.; Lamarca, N.; Usall, J.; Domenichini, P.; Bellini, A.; de Eribe, X.O.; Melgarejo, P., 2009. Population dynamics of *Epicoccum nigrum*, a biocontrol agent against brown rot in stone fruit. *Journal of Applied Microbiology*, 106 (2): 592-605. [Texte intégral](#)
- de Oliveira, A.G.; Murate, L.S.; Spago, F.R.; Lopes, L.D.; Beranger, J.P.D.; Martin, J.; Nogueira, M.A.; de Mello, J.C.P.; Andrade, C.; Andrade, G., 2011. Evaluation of the antibiotic activity of extracellular compounds produced by the *Pseudomonas* strain against the *Xanthomonas citri* pv. *citri* 306 strain. *Biological Control*, 56 (2): 125-131. [Texte intégral](#)
- El-Hendawy, H.H.; Osman, M.E.; Sorour, N.M., 2005. Biological control of bacterial spot of tomato caused by *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* by *Rahnella aquatilis*. *Microbiological Research*, 160 (4): 343-352. [Texte intégral](#)
- Ferraz, H.G.M.; Resende, R.S.; Moreira, P.C.; Silveira, P.R.; Milagres, E.A.; Oliveira, J.R.; Rodrigues, F.A., 2015. Antagonistic rhizobacteria and jasmonic acid induce resistance against tomato bacterial spot. *Bragantia*, 74 (4): 417-427. [Texte intégral](#)
- Fiss, M.; Barckhausen, O.; Gherbawy, Y.; Kollar, A.; Hamamoto, M.; Auling, G., 2003. Characterization of epiphytic yeasts of apple as potential biocontrol agents against apple scab (*Venturia inaequalis*). *Journal of Plant Diseases and Protection*, 110 (6): 513-523. [Texte intégral](#)
- Flaherty, J.E.; Jones, J.B.; Harbaugh, B.K.; Somodi, G.C.; Jackson, L.E., 2000. Control of bacterial spot on tomato in the greenhouse and field with h-mutant bacteriophages. *Hortscience*, 35 (5): 882-884. [Texte intégral](#)
- Fontenelle, A.D.B.; Guzzo, S.D.; Lucon, C.M.M.; Harakava, R., 2011. Growth promotion and induction of resistance in tomato plant against *Xanthomonas euvesicatoria* and *Alternaria solani* by *Trichoderma* spp. *Crop Protection*, 30 (11): 1492-1500. [Texte intégral](#)
- Fousia, S.; Paplomatas, E.J.; Tjamos, S.E., 2016. *Bacillus subtilis* QST 713 confers protection to tomato plants against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* and induces plant defence-related genes. *Journal of Phytopathology*, 164 (4): 264-270. [Texte intégral](#)
- Frampton, R.A.; Acedo, E.L.; Young, V.L.; Chen, D.N.; Tong, B.; Taylor, C.; Easingwood, R.A.; Pitman, A.R.; Kleffmann, T.; Bostina, M.; Fineran, P.C., 2015. Genome, proteome and structure of a T7-like bacteriophage of the kiwifruit canker phytopathogen *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*. *Viruses-Basel*, 7 (7): 3361-3379. [Texte intégral](#)
- Frampton, R.A.; Taylor, C.; Moreno, A.V.H.; Visnovsky, S.B.; Petty, N.K.; Pitman, A.R.; Fineran, P.C., 2014. Identification of bacteriophages for biocontrol of the kiwifruit canker phytopathogen *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*. *Applied and Environmental Microbiology*, 80 (7): 2216-2228. [Texte intégral](#)
- Fu, R.M.; Yu, F.; Wang, Y.Y.; Chen, W.L., 2015. Study on biofilm in kiwi fruit biocontrol. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 25 (3): 226-231. [Texte intégral](#)
- Furuya, S.; Mochizuki, M.; Aoki, Y.; Kobayashi, H.; Takayanagi, T.; Shimizu, M.; Suzuki, S., 2011. Isolation and characterization of *Bacillus subtilis* KS1 for the biocontrol of grapevine fungal diseases. *Biocontrol Science and Technology*, 21 (6): 705-720. [Texte intégral](#)
- Gachango, E.; Kirk, W.; Schafer, R.; Wharton, P., 2012a. Evaluation and comparison of biocontrol and conventional fungicides for control of postharvest potato tuber diseases. *Biological Control*, 63 (2): 115-120. [Texte intégral](#)
- Gachango, E.; Kirk, W.W.; Schafer, R., 2012b. Effects of in-season crop-protection combined with postharvest applied fungicide on suppression of potato storage diseases caused by oomycete pathogens. *Crop Protection*, 41: 42-48. [Texte intégral](#)
- Gallou, A.; Mosquera, H.P.L.; Cranenbrouck, S.; Suarez, J.P.; Declerck, S., 2011. Mycorrhiza induced resistance in potato plantlets challenged by *Phytophthora infestans*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 76 (1): 20-26. [Texte intégral](#)
- Gao, H.Y.; Xu, X.X.; Dai, Y.W.; He, H.X., 2016. Isolation, identification and characterization of *Bacillus subtilis* CF-3, a bacterium from fermented bean curd for controlling postharvest diseases of peach fruit. *Food Science and Technology Research*, 22 (3): 377-385. [Texte intégral](#)
- Gent, D.H.; Schwartz, H.F., 2005. Management of *Xanthomonas* leaf blight of onion with a plant activator, biological control agents, and copper bactericides. *Plant Disease*, 89 (6): 631-639. [Texte intégral](#)

- Gentili, A.; Mariotti, E.; Vincenzi, A.; Mazzaglia, A.; Heydari, A.; Schaad, N.W.; Varvaro, L.; Balestra, G.M., 2008. Dieback (Moria) of hazelnut: Isolation and characterization of two potential biocontrol agents. *Journal of Plant Pathology*, 90 (2): 383-386. [Texte intégral](#)
- Gerami, E.; Hassanzadeh, N.; Abdollahi, H.; Ghasemi, A.; Heydari, A., 2013. Evaluation of some bacterial antagonists for biological control of fire blight disease. *Journal of Plant Pathology*, 95 (1): 127-134. [Texte intégral](#)
- Ghazalibiglar, H.; Hampton, J.G.; Van Zijl de Jong, E.; Holyoake, A., 2016. Evaluation of *Paenibacillus* spp. isolates for the biological control of black rot in *Brassica oleracea* var. *capitata* (cabbage). *Biocontrol Science and Technology*, 26 (4): 504-515. [Texte intégral](#)
- Gilardi, G.; Gullino, M.L.; Garibaldi, A., 2010. Evaluation of spray programmes for the management of leaf spot incited by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on tomato cv. Cuore di bue. *Crop Protection*, 29 (4): 330-335. [Texte intégral](#)
- Gujjarro, B.; Melgarejo, P.; De Cal, A., 2008. Influence of additives on adhesion of *Penicillium frequentans* conidia to peach fruit surfaces and relationship to the biocontrol of brown rot caused by *Monilinia laxa*. *International Journal of Food Microbiology*, 126 (1-2): 24-29. [Texte intégral](#)
- Guo, J.H.; Qi, H.Y.; Guo, Y.H.; Ge, H.L.; Gong, L.Y.; Zhang, L.X.; Sun, P.H., 2004. Biocontrol of tomato wilt by plant growth-promoting rhizobacteria. *Biological Control*, 29 (1): 66-72. [Texte intégral](#)
- Guyer, A.; De Vrieze, M.; Bonisch, D.; Gloor, R.; Musa, T.; Bodenhausen, N.; Bailly, A.; Weisskopf, L., 2015. The anti-*Phytophthora* effect of selected potato-associated *Pseudomonas* strains: from the laboratory to the field. *Frontiers in Microbiology*, 6: 13. [Texte intégral](#)
- Gwynn, R.L., 2014. The manual of biocontrol agents : a world compendium. Fifth. edition. British Crop Production Council, Alton, UK, 278 p.
- Hadwiger, L.A.; McDonel, H.; Glawe, D., 2015. Wild yeast strains as prospective candidates to induce resistance against potato late blight (*Phytophthora infestans*). *American Journal of Potato Research*, 92 (3): 379-386. [Texte intégral](#)
- Halfeld-Vieira, B.A.; Vieira, J.R.; Romeiro, R.D.; Silva, H.S.A.; Baracat-Pereira, M.C., 2006. Induction of systemic resistance in tomato by the autochthonous phylloplane resident *Bacillus cereus*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 41 (8): 1247-1252. [Texte intégral](#)
- Hariprasad, P.; Chandrashekar, S.; Singh, S.B.; Niranjana, S.R., 2014. Mechanisms of plant growth promotion and disease suppression by *Pseudomonas aeruginosa* strain 2apa. *Journal of Basic Microbiology*, 54 (8): 792-801. [Texte intégral](#)
- Hassan, M.A.E.; Buchenauer, H., 2008. Enhanced control of bacterial wilt of tomato by DL-3-aminobutyric acid and the fluorescent *Pseudomonas* isolate CW2. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115 (5): 199-207. [Texte intégral](#)
- Hert, A.P.; Marutani, M.; Momol, M.T.; Roberts, P.D.; Olson, S.M.; Jones, J.B., 2009. Suppression of the bacterial spot pathogen *Xanthomonas euvesicatoria* on tomato leaves by an attenuated mutant of *Xanthomonas perforans*. *Applied and Environmental Microbiology*, 75 (10): 3323-3330. [Texte intégral](#)
- Huang, J.F.; Wei, Z.; Tan, S.Y.; Mei, X.L.; Shen, Q.R.; Xu, Y.C., 2014. Suppression of bacterial wilt of tomato by bioorganic fertilizer made from the antibacterial compound producing strain *Bacillus amyloliquefaciens* HR62. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62 (44): 10708-10716. [Texte intégral](#)
- Janisiewicz, W.J.; Buyer, J.S., 2010. Culturable bacterial microflora associated with nectarine fruit and their potential for control of brown rot. *Canadian Journal of Microbiology*, 56 (6): 480-486. [Texte intégral](#)
- Janisiewicz, W.J.; Kurtzman, C.P.; Buyer, J.S., 2010. Yeasts associated with nectarines and their potential for biological control of brown rot. *Yeast*, 27 (7): 389-398. [Texte intégral](#)
- Ji, P.; Campbell, H.L.; Kloepper, J.W.; Jones, J.B.; Suslow, T.V.; Wilson, M., 2006. Integrated biological control of bacterial speck and spot of tomato under field conditions using foliar biological control agents and plant growth-promoting rhizobacteria. *Biological Control*, 36 (3): 358-367. [Texte intégral](#)
- Jochum, C.C.; Osborne, L.E.; Yuen, G.Y., 2006. *Fusarium* head blight biological control with *Lysobacter enzymogenes*. *Biological Control*, 39 (3): 336-344. [Texte intégral](#)
- Johansson, P.M.; Johnsson, L.; Gerhardson, B., 2003. Suppression of wheat-seedling diseases caused by *Fusarium culmorum* and *Microdochium nivale* using bacterial seed treatment. *Plant Pathology*, 52 (2): 219-227. [Texte intégral](#)
- Johnson, K.B.; Sawyer, T.L.; Stockwell, V.O.; Temple, T.N., 2009. Implications of pathogenesis by *Erwinia amylovora* on *Rosaceous* stigmas to biological control of fire blight. *Phytopathology*, 99 (2): 128-138. [Texte intégral](#)
- Jung, B.; Park, S.Y.; Lee, Y.W.; Lee, J., 2013. Biological efficacy of *Streptomyces* sp strain BN1 against the cereal head blight pathogen *Fusarium graminearum*. *Plant Pathology Journal*, 29 (1): 52-58. [Texte intégral](#)
- Kabir, L.; Kim, S.W.; Kim, Y.S.; Lee, Y.S., 2013. Biocontrol of late blight and plant growth promotion in tomato using Rhizobacterial isolates. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23 (7): 897-904. [Texte intégral](#)
- Kaewnum, S.; Zheng, D.S.; Reid, C.L.; Johnson, K.L.; Gee, J.C.; Burr, T.J., 2013. A host-specific biological control of grape crown gall by *Agrobacterium vitis* strain F2/5: Its regulation and population dynamics. *Phytopathology*, 103 (5): 427-435. [Texte intégral](#)
- Kawaguchi, A.; Inoue, K.; Inoue, Y., 2014. Biological control of bacterial spot on peach by nonpathogenic *Xanthomonas campestris* strains AZ98101 and AZ98106. *Journal of General Plant Pathology*, 80 (2): 158-163. [Texte intégral](#)
- Keyser, C.A.; Jensen, B.; Meyling, N.V., 2016. Dual effects of *Metarhizium* spp. and *Clonostachys rosea* against an insect and a seed-borne pathogen in wheat. *Pest Management Science*, 72 (3): 517-526. [Texte intégral](#)
- Khan, M.R.; Doohan, F.M., 2009a. Bacterium-mediated control of *Fusarium* head blight disease of wheat and barley and associated mycotoxin contamination of grain. *Biological Control*, 48 (1): 42-47. [Texte intégral](#)
- Khan, M.R.; Doohan, F.M., 2009b. Comparison of the efficacy of chitosan with that of a fluorescent pseudomonad for the control of *Fusarium* head blight disease of cereals and associated mycotoxin contamination of grain. *Biological Control*, 48 (1): 48-54. [Texte intégral](#)
- Kheirandish, Z.; Harighi, B., 2015. Evaluation of bacterial antagonists of *Ralstonia solanacearum*, causal agent of bacterial wilt of potato. *Biological Control*, 86: 14-19. [Texte intégral](#)

- Kim, H.Y.; Choi, G.J.; Lee, H.B.; Lee, S.W.; Lim, H.K.; Jang, K.S.; Son, S.W.; Lee, S.O.; Cho, K.Y.; Sung, N.D.; Kim, J.C., 2007. Some fungal endophytes from vegetable crops and their anti-oomycete activities against tomato late blight. *Letters in Applied Microbiology*, 44 (3): 332-337. [Texte intégral](#)
- Kim, I.Y.; Pusey, P.L.; Zhao, Y.F.; Korban, S.S.; Choi, H.; Kim, K.K., 2012. Controlled release of *Pantoea agglomerans* E325 for biocontrol of fire blight disease of apple. *Journal of Controlled Release*, 161 (1): 109-115. [Texte intégral](#)
- Krid, S.; Triki, M.A.; Gargouri, A.; Rhouma, A., 2012. Biocontrol of olive knot disease by *Bacillus subtilis* isolated from olive leaves. *Annals of Microbiology*, 62 (1): 149-154. [Texte intégral](#)
- Kurabachew, H.; Wydra, K., 2013. Characterization of plant growth promoting rhizobacteria and their potential as bioprotectant against tomato bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*. *Biological Control*, 67 (1): 75-83. [Texte intégral](#)
- Lang, J.M.; Gent, D.H.; Schwartz, H.F., 2007. Management of *Xanthomonas* leaf blight of onion with bacteriophages and a plant activator. *Plant Disease*, 91 (7): 871-878. [Texte intégral](#)
- Lanna-Filho, R.; Souza, R.M.; Magalhaes, M.M.; Villela, L.; Zanotto, E.; Ribeiro, P.M.; Resende, M.L.V., 2013. Induced defense responses in tomato against bacterial spot by proteins synthesized by endophytic bacteria. *Tropical Plant Pathology*, 38 (4): 295-302. [Texte intégral](#)
- Lanna, R.; de Souza, R.M.; Ferreira, A.; Quecine, M.C.; Alves, E.; de Azevedo, J.L., 2013. Biocontrol activity of *Bacillus* against a GFP-marked *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* on tomato phylloplane. *Australasian Plant Pathology*, 42 (6): 643-651. [Texte intégral](#)
- Lanteigne, C.; Gadkar, V.J.; Wallon, T.; Novinscak, A.; Fillion, M., 2012. Production of DAPG and HCN by *Pseudomonas* sp LBUM300 contributes to the biological control of bacterial canker of tomato. *Phytopathology*, 102 (10): 967-973. [Texte intégral](#)
- Larena, I.; De Cal, A.; Melgarejo, P., 2010. Enhancing the adhesion of *Epicoccum nigrum* conidia to peach surfaces and its relationship to the biocontrol of brown rot caused by *Monilinia laxa*. *Journal of Applied Microbiology*, 109 (2): 583-593. [Texte intégral](#)
- Larena, I.; Torres, R.; De Cal, A.; Linan, M.; Melgarejo, P.; Domenichini, P.; Bellini, A.; Mandrin, J.F.; Lichou, J.; de Eribe, X.O.; Usall, J., 2005. Biological control of postharvest brown rot (*Monilinia* spp.) of peaches by field applications of *Epicoccum nigrum*. *Biological Control*, 32 (2): 305-310. [Texte intégral](#)
- Laux, P.; Wesche, J.; Zeller, W., 2003. Field experiments on biological control of fire blight by bacterial antagonists. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 110 (4): 401-407. [Texte intégral](#)
- Levenfors, J.P.; Eberhard, T.H.; Levenfors, J.J.; Gerhardson, B.; Hokeberg, M., 2008. Biological control of snow mould (*Microdochium nivale*) in winter cereals by *Pseudomonas brassicacearum*, MA250. *Biocontrol*, 53 (4): 651-665. [Texte intégral](#)
- Li, B.; Yu, R.R.; Tang, Q.M.; Su, T.; Chen, X.L.; Zhu, B.; Wang, Y.L.; Xie, G.L.; Sun, G.C., 2011. Biofilm formation ability of *Paenibacillus polymyxa* and *Paenibacillus macerans* and their inhibitory effect against tomato bacterial wilt. *African Journal of Microbiology Research*, 5 (25): 4260-4266. [Texte intégral](#)
- Li, Y.; Xia, L.Q.; Wang, Y.N.; Liu, X.Y.; Zhang, C.H.; Hu, T.L.; Cao, K.Q., 2013. The inhibitory effect of *Epicoccum nigrum* strain XF1 against *Phytophthora infestans*. *Biological Control*, 67 (3): 462-468. [Texte intégral](#)
- Maldonado-Gonzalez, M.M.; Prieto, P.; Ramos, C.; Mercado-Blanco, J., 2013. From the root to the stem: interaction between the biocontrol root endophyte *Pseudomonas fluorescens* PICF7 and the pathogen *Pseudomonas savastanoi* NCPPB 3335 in olive knots. *Microbial Biotechnology*, 6 (3): 275-287. [Texte intégral](#)
- Mari, M.; Martini, C.; Guidarelli, M.; Neri, F., 2012. Postharvest biocontrol of *Monilinia laxa*, *Monilinia fructicola* and *Monilinia fructigena* on stone fruit by two *Aureobasidium pullulans* strains. *Biological Control*, 60 (2): 132-140. [Texte intégral](#)
- Massomo, S.M.S.; Mortensen, C.N.; Mabagala, R.B.; Newman, M.A.; Hockenhull, J., 2004. Biological control of black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) of cabbage in Tanzania with *Bacillus* strains. *Journal of Phytopathology*, 152 (2): 98-105. [Texte intégral](#)
- McNeil, D.L.; Romero, S.; Kandula, J.; Stark, C.; Stewart, A.; Larsen, S., 2001. Bacteriophages: A potential biocontrol agent against walnut blight (*Xanthomonas campestris* pv. *juglandis*). *New Zealand Plant Protection*, 54: 220-224. [Texte intégral](#)
- Meczker, K.; Domotor, D.; Vass, J.; Rakhely, G.; Schneider, G.; Kovacs, T., 2014. The genome of the *Erwinia amylovora* phage PhiEaH1 reveals greater diversity and broadens the applicability of phages for the treatment of fire blight. *Fems Microbiology Letters*, 350 (1): 25-27. [Texte intégral](#)
- Medeiros, F.H.V.; Moraes, I.S.F.; da Silva, E.B.; Silveira, E.B.; Mariano, R.D.R., 2009. Management of melon bacterial blotch by plant beneficial bacteria. *Phytoparasitica*, 37 (5): 453-460. [Texte intégral](#)
- Mercier, J.; Lindow, S.E., 2001. Field performance of antagonistic bacteria identified in a novel laboratory assay for biological control of fire blight of pear. *Biological Control*, 22 (1): 66-71. [Texte intégral](#)
- Mikicinski, A.; Sobiczewski, P.; Pulawska, J.; Maciorowski, R., 2016. Control of fire blight (*Erwinia amylovora*) by a novel strain 49M of *Pseudomonas graminis* from the phyllosphere of apple (*Malus* spp.). *European Journal of Plant Pathology*, 145 (2): 265-276. [Texte intégral](#)
- Mishra, S.; Arora, N.K., 2012. Management of black rot in cabbage by rhizospheric *Pseudomonas* species and analysis of 2,4-diacetylphloroglucinol by qRT-PCR. *Biological Control*, 61 (1): 32-39. [Texte intégral](#)
- Morrison, C.K.; Arseneault, T.; Novinscak, A.; Fillion, M., 2017. Phenazine-1-carboxylic acid production by *Pseudomonas fluorescens* LBUM636 alters *Phytophthora infestans* growth and late blight development. *Phytopathology*, 107 (3): 273-279. [Texte intégral](#)
- Moss, W.P.; Byrne, J.M.; Campbell, H.L.; Ji, P.; Bonas, U.; Jones, J.B.; Wilson, M., 2007. Biological control of bacterial spot of tomato using hrp mutants of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Biological Control*, 41 (2): 199-206. [Texte intégral](#)
- Mourad, K.; Fadhila, K.; Chahinez, M.; Meriem, R.; de Lajudie, P.; Abdelkader, B., 2009. Antimicrobial activities of *Rhizobium* sp strains against *Pseudomonas savastanoi*, the agent responsible for the olive knot disease in Algeria. *Grasas Y Aceites*, 60 (2): 139-146. [Texte intégral](#)
- Moussa, T.A.A.; Almaghrabi, O.A.; Abdel-Moneim, T.S., 2013. Biological control of the wheat root rot caused by *Fusarium graminearum* using some PGPR strains in Saudi Arabia. *Annals of Applied Biology*, 163 (1): 72-81. [Texte intégral](#)

- Moya-Elizondo, E.A.; Jacobsen, B.J., 2016. Integrated management of *Fusarium* crown rot of wheat using fungicide seed treatment, cultivar resistance, and induction of systemic acquired resistance (SAR). *Biological Control*, 92: 153-163. [Texte intégral](#)
- Muller, I.; Lurz, R.; Kube, M.; Quedenau, C.; Jelkmann, W.; Geider, K., 2011. Molecular and physiological properties of bacteriophages from North America and Germany affecting the fire blight pathogen *Erwinia amylovora*. *Microbial Biotechnology*, 4 (6): 735-745. [Texte intégral](#)
- Musetti, R.; Vecchione, A.; Stringher, L.; Borselli, S.; Zulini, L.; Marzani, C.; D'Ambrosio, M.; Sanita di Toppi, L.; Pertot, I., 2006. Inhibition of sporulation and ultrastructural alterations of grapevine downy mildew by the endophytic fungus *Alternaria alternata*. *Phytopathology*, 96 (7): 689-698. [Texte intégral](#)
- Naue, C.R.; Rocha, D.J.A.; Moura, A.B., 2014. Biological control of tomato bacterial spot by seed microbiolization. *Tropical Plant Pathology*, 39 (5): 413-416. [Texte intégral](#)
- Niu, D.D.; Wang, C.J.; Guo, Y.H.; Jiang, C.H.; Zhang, W.Z.; Wang, Y.P.; Guo, J.H., 2012. The plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 induces resistance in tomato with induction and priming of defence response. *Biocontrol Science and Technology*, 22 (9): 991-1004. [Texte intégral](#)
- Obradovic, A.; Jones, J.B.; Momol, M.T.; Olson, S.M.; Jackson, L.E.; Balogh, B.; Guven, K.; Iriarte, F.B., 2005. Integration of biological control agents and systemic acquired resistance inducers against bacterial spot on tomato. *Plant Disease*, 89 (7): 712-716. [Texte intégral](#)
- Ozaktan, H.; Akkopru, A.; Aslan, E.; Ilhan, K.; Koltuksuz, T., 2011. Integrated control of fire blight in a pear orchard in Turkey using prohexadione-Ca and bacterial antagonists. *Acta Horticulturae*, 896: 441-446. [Texte intégral](#)
- Ozaktan, H.; Bora, T., 2004. Biological control of fire blight in pear orchards with a formulation of *Pantoea agglomerans* strain Eh 24. *Brazilian Journal of Microbiology*, 35 (3): 224-229. [Texte intégral](#)
- Park, K.; Paul, D.; Kim, Y.K.; Nam, K.W.; Lee, Y.K.; Choi, H.W.; Lee, S.Y., 2007. Induced systemic resistance by *Bacillus vallismortis* EXTN-1 suppressed bacterial wilt in tomato caused by *Ralstonia solanacearum*. *Plant Pathology Journal*, 23 (1): 22-25. [Texte intégral](#)
- Pascual, S.; Melgarejo, P.; Magan, N., 2000. Accumulation of compatible solutes in *Penicillium frequentans* grown at reduced water activity and biocontrol of *Monilinia laxa*. *Biocontrol Science and Technology*, 10 (1): 71-80. [Texte intégral](#)
- Perazzolli, M.; Dagostin, S.; Ferrari, A.; Elad, Y.; Pertot, I., 2008. Induction of systemic resistance against *Plasmopara viticola* in grapevine by *Trichoderma harzianum* T39 and benzothiadiazole. *Biological Control*, 47 (2): 228-234. [Texte intégral](#)
- Perazzolli, M.; Roatti, B.; Bozza, E.; Pertot, I., 2011. *Trichoderma harzianum* T39 induces resistance against downy mildew by priming for defense without costs for grapevine. *Biological Control*, 58 (1): 74-82. [Texte intégral](#)
- Pimenta, R.S.; da Silva, J.F.M.; Buyer, J.S.; Janisiewicz, W.J., 2012. Endophytic fungi from plums (*Prunus domestica*) and their antifungal activity against *Monilinia fructicola*. *Journal of Food Protection*, 75 (10): 1883-1889. [Texte intégral](#)
- Pujol, M.; Badosa, E.; Montesinos, E., 2007. Epiphytic fitness of a biological control agent of fire blight in apple and pear orchards under Mediterranean weather conditions. *Fems Microbiology Ecology*, 59 (1): 186-193. [Texte intégral](#)
- Puopolo, G.; Giovannini, O.; Pertot, I., 2014. *Lysobacter capsici* AZ78 can be combined with copper to effectively control *Plasmopara viticola* on grapevine. *Microbiological Research*, 169 (7-8): 633-642. [Texte intégral](#)
- Puopolo, G.; Palmieri, M.C.; Giovannini, O.; Pertot, I., 2015. Impact of temperature on the survival and the biocontrol efficacy of *Lysobacter capsici* AZ78 against *Phytophthora infestans*. *Biocontrol*, 60 (5): 681-689. [Texte intégral](#)
- Pusey, P.L., 2002. Biological control agents for fire blight of apple compared under conditions limiting natural dispersal. *Plant Disease*, 86 (6): 639-644. [Texte intégral](#)
- Pusey, P.L.; Curry, E.A., 2004. Temperature and pomaceous flower age related to colonization by *Erwinia amylovora* and antagonists. *Phytopathology*, 94 (8): 901-911. [Texte intégral](#)
- Pusey, P.L.; Wend, C., 2012. Potential of osmoadaptation for improving *Pantoea agglomerans* E325 as biocontrol agent for fire blight of apple and pear. *Biological Control*, 62 (1): 29-37. [Texte intégral](#)
- Raza, W.; Ling, N.; Yang, L.D.; Huang, Q.W.; Shen, Q.R., 2016a. Response of tomato wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* to the volatile organic compounds produced by a biocontrol strain *Bacillus amyloliquefaciens* SQR-9. *Scientific Reports*, 6: 13. [Texte intégral](#)
- Raza, W.; Wei, Z.; Ling, N.; Huang, Q.W.; Shen, Q.R., 2016b. Effect of organic fertilizers prepared from organic waste materials on the production of antibacterial volatile organic compounds by two biocontrol *Bacillus amyloliquefaciens* strains. *Journal of Biotechnology*, 227: 43-53. [Texte intégral](#)
- Roberts, P.D.; Momol, M.T.; Ritchie, L.; Olson, S.M.; Jones, J.B.; Balogh, B., 2008. Evaluation of spray programs containing famoxadone plus cymoxanil, acibenzolar-S-methyl, and *Bacillus subtilis* compared to copper sprays for management of bacterial spot on tomato. *Crop Protection*, 27 (12): 1519-1526. [Texte intégral](#)
- Rocha, D.A.; Moura, A.B., 2013. Biological control of tomato wilt caused by *Ralstonia solanacearum* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* by rhizobacteria. *Tropical Plant Pathology*, 38 (5): 423-430. [Texte intégral](#)
- Rombouts, S.; Volckaert, A.; Venneman, S.; Devlercq, B.; Vandenheuvel, D.; Allonsius, C.N.; Van Malderghem, C.; Jang, H.B.; Briers, Y.; Noben, J.P.; Klumpp, J.; Van Vaerenbergh, J.; Maes, M.; Lavigne, R., 2016. Characterization of novel bacteriophages for biocontrol of bacterial blight in leek caused by *Pseudomonas syringae* pv. *porri*. *Frontiers in Microbiology*, 7: 15. [Texte intégral](#)
- Rosello, G.; Bonaterra, A.; Frances, J.; Montesinos, L.; Badosa, E.; Montesinos, E., 2013. Biological control of fire blight of apple and pear with antagonistic *Lactobacillus plantarum*. *European Journal of Plant Pathology*, 137 (3): 621-633. [Texte intégral](#)
- Sammer, U.F.; Reiher, K.; Spittler, D.; Wensing, A.; Volksch, B., 2012. Assessment of the relevance of the antibiotic 2-amino-3-(oxirane-2,3-dicarboxamido)-propanoyl-valine from *Pantoea agglomerans* biological control strains against bacterial plant pathogens. *Microbiologyopen*, 1 (4): 438-449. [Texte intégral](#)
- Sari, E.; Etebarian, H.R.; Aminian, H., 2007. The effects of *Bacillus pumilus*, isolated from wheat rhizosphere, on resistance in wheat seedling roots against the take-all fungus, *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Journal of Phytopathology*, 155 (11-12): 720-727. [Texte intégral](#)

- Schwarzcinger, I.; Kiss, E.; Sule, S.; Toth, M.; Hevesi, M., 2011. Control of fire blight by bacteriophages on apple flowers. *Acta Horticulturae*, 896: 457-462. [Texte intégral](#)
- Segarra, G.; Puopolo, G.; Giovannini, O.; Pertot, I., 2015. Stepwise flow diagram for the development of formulations of non spore-forming bacteria against foliar pathogens: The case of *Lysobacter capsici* AZ78. *Journal of Biotechnology*, 216: 56-64. [Texte intégral](#)
- Shanthiyaa, V.; Saravanakumar, D.; Rajendran, L.; Karthikeyan, G.; Prabakar, K.; Raguchander, T., 2013. Use of *Chaetomium globosum* for biocontrol of potato late blight disease. *Crop Protection*, 52: 33-38. [Texte intégral](#)
- Silva, H.S.A.; Romeiro, R.D.; Macagnan, D.; Halfeld-Vieira, B.D.; Pereira, M.C.B.; Mountheer, A., 2004. Rhizobacterial induction of systemic resistance in tomato plants: Non-specific protection and increase in enzyme activities. *Biological Control*, 29 (2): 288-295. [Texte intégral](#)
- Singh, N.; Siddiqui, Z.A., 2015. Effects of *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens* and *Aspergillus awamori* on the wilt-leaf spot disease complex of tomato. *Phytoparasitica*, 43 (1): 61-75. [Texte intégral](#)
- Slininger, P.J.; Schisler, D.A.; Eirjsson, L.D.; Brandt, T.L.; Frazier, M.J.; Woodell, L.K.; Olsen, N.L.; Kleinkopf, G.E., 2007. Biological control of post-harvest late blight of potatoes. *Biocontrol Science and Technology*, 17 (5-6): 647-663. [Texte intégral](#)
- Spinelli, F.; Vanneste, J.L.; Costa, G., 2012. Acylcyclohexanediones and biological control agents: Combining complementary modes of action to control fire blight. *Trees-Structure and Function*, 26 (1): 247-257. [Texte intégral](#)
- Stephan, D.; Schmitt, A.; Carvalho, S.M.; Seddon, B.; Koch, E., 2005. Evaluation of biocontrol preparations and plant extracts for the control of *Phytophthora infestans* on potato leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 112 (3): 235-246. [Texte intégral](#)
- Stockwell, V.O.; Johnson, K.B.; Johnson, V.W., 2006. Colonization of flowers by *Pseudomonas fluorescens* A506 formulated in a biopolymer gel. *Acta Horticulturae*, 704: 293-300. [Texte intégral](#)
- Stockwell, V.O.; Johnson, K.B.; Sugar, D.; Loper, J.E., 2002. Antibiosis contributes to biological control of fire blight by *Pantoea agglomerans* strain Eh252 in orchards. *Phytopathology*, 92 (11): 1202-1209. [Texte intégral](#)
- Stockwell, V.O.; Johnson, K.B.; Sugar, D.; Loper, J.E., 2010. Control of fire blight by *Pseudomonas fluorescens* A506 and *Pantoea vagans* C9-1 applied as single strains and mixed inocula. *Phytopathology*, 100 (12): 1330-1339. [Texte intégral](#)
- Stockwell, V.O.; Johnson, K.B.; Sugar, D.; Loper, J.E., 2011. Mechanistically compatible mixtures of bacterial antagonists improve biological control of fire blight of pear. *Phytopathology*, 101 (1): 113-123. [Texte intégral](#)
- Suarez-Estrella, F.; Ros, M.; Vargas-Garcia, M.C.; Lopez, M.J.; Moreno, J., 2014. Control of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* using agroindustrial waste-based compost. *Journal of Plant Pathology*, 96 (2): 243-248. [Texte intégral](#)
- Tan, S.Y.; Dong, Y.; Liao, H.P.; Huang, J.F.; Song, S.; Xu, Y.C.; Shen, Q.R., 2013. Antagonistic bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* induces resistance and controls the bacterial wilt of tomato. *Pest Management Science*, 69 (11): 1245-1252. [Texte intégral](#)
- Tan, S.Y.; Gu, Y.; Yang, C.L.; Dong, Y.; Mei, X.L.; Shen, Q.R.; Xu, Y.C., 2016. *Bacillus amyloliquefaciens* T-5 may prevent *Ralstonia solanacearum* infection through competitive exclusion. *Biology and Fertility of Soils*, 52 (3): 341-351. [Texte intégral](#)
- Thanh, D.T.; Tam, L.T.T.; Hanh, N.T.; Tuyen, N.H.; Bharathkumar, S.; Lee, S.V.; Park, K.S., 2009. Biological control of soilborne diseases on tomato, potato and black pepper by selected PGPR in the greenhouse and field in Vietnam. *Plant Pathology Journal*, 25 (3): 263-269. [Texte intégral](#)
- Tomar, S.; Singh, B.P.; Lal, M.; Khan, M.A.; Hussain, T.; Sharma, S.; Kaushik, S.K.; Kumar, S., 2014. Screening of novel microorganisms for biosurfactant and biocontrol activity against *Phytophthora infestans*. *Journal of Environmental Biology*, 35 (5): 893-899. [Texte intégral](#)
- Toyota, K.; Kimura, M.; Kinoshita, T., 2000. Microbiological factors affecting the colonization of tomato roots by *Ralstonia solanacearum* YU1Rif43lux. *Soil Science and Plant Nutrition*, 46 (3): 643-653. [Texte intégral](#)
- Tran, H.; Ficke, A.; Asiimwe, T.; Hofte, M.; Raaijmakers, J.M., 2007. Role of the cyclic lipopeptide massetolide A in biological control of *Phytophthora infestans* and in colonization of tomato plants by *Pseudomonas fluorescens*. *New Phytologist*, 175 (4): 731-742. [Texte intégral](#)
- Union Européenne, 2016. Pesticides database. [Texte intégral](#)
- Wang, H.Y.; Wang, H.M.; Wang, J.H.; Ng, T., 2000. The pathogen of crown gall disease on flowering cherry and its sensitivity to strain K1026. *European Journal of Plant Pathology*, 106 (5): 475-479. [Texte intégral](#)
- Wei, Z.; Huang, J.F.; Hu, J.; Gu, Y.A.; Yang, C.L.; Mei, X.L.; Shen, Q.R.; Xu, Y.C.; Friman, V.P., 2015a. Altering transplantation time to avoid periods of high temperature can efficiently reduce bacterial wilt disease incidence with tomato. *Plos One*, 10 (10): 14. [Texte intégral](#)
- Wei, Z.; Huang, J.F.; Yang, C.L.; Xu, Y.C.; Shen, Q.R.; Chen, W., 2015b. Screening of suitable carriers for *Bacillus amyloliquefaciens* strain QL-18 to enhance the biocontrol of tomato bacterial wilt. *Crop Protection*, 75: 96-103. [Texte intégral](#)
- Wei, Z.; Yang, X.M.; Yin, S.X.; Shen, Q.R.; Ran, W.; Xu, Y.C., 2011. Efficacy of *Bacillus*-fortified organic fertiliser in controlling bacterial wilt of tomato in the field. *Applied Soil Ecology*, 48 (2): 152-159. [Texte intégral](#)
- Wilson, M.; Campbell, H.L.; Ji, P.; Jones, J.B.; Cuppels, D.A., 2002. Biological control of bacterial speck of tomato under field conditions at several locations in north America. *Phytopathology*, 92 (12): 1284-1292. [Texte intégral](#)
- Wulff, E.G.; Mguni, C.M.; Mansfeld-Giese, K.; Fels, J.; Lubeck, M.; Hockenhull, J., 2002a. Biochemical and molecular characterization of *Bacillus amyloliquefaciens*, *B-subtilis* and *B-pumilus* isolates with distinct antagonistic potential against *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. *Plant Pathology*, 51 (5): 574-584. [Texte intégral](#)
- Wulff, E.G.; Mguni, C.M.; Mortensen, C.N.; Keswani, C.L.; Hockenhull, J., 2002b. Biological control of black rot (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) of brassicas with an antagonistic strain of *Bacillus subtilis* in Zimbabwe. *European Journal of Plant Pathology*, 108 (4): 317-325. [Texte intégral](#)
- Xiong, H.Q.; Li, Y.T.; Cai, Y.F.; Cao, Y.; Wang, Y., 2015. Isolation of *Bacillus amyloliquefaciens* JK6 and identification of its lipopeptides surfactin for suppressing tomato bacterial wilt. *Rsc Advances*, 5 (100): 82042-82049. [Texte intégral](#)

- Xu, X.B.; Chan, Z.L.; Xu, Y.; Tian, S.P., 2008. Effect of *Pichia membranaefaciens* combined with salicylic acid on controlling brown rot in peach fruit and the mechanisms involved. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 88 (10): 1786-1793. [Texte intégral](#)
- Xue, Q.Y.; Ding, G.C.; Li, S.M.; Yang, Y.; Lan, C.Z.; Guo, J.H.; Smalla, K., 2013. Rhizocompetence and antagonistic activity towards genetically diverse *Ralstonia solanacearum* strains - an improved strategy for selecting biocontrol agents. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 97 (3): 1361-1371. [Texte intégral](#)
- Yamamoto, S.; Shiraiishi, S.; Kawagoe, Y.; Mochizuki, M.; Suzuki, S., 2015. Impact of *Bacillus amyloliquefaciens* S13-3 on control of bacterial wilt and powdery mildew in tomato. *Pest Management Science*, 71 (5): 722-727. [Texte intégral](#)
- Yan, Z.N.; Reddy, M.S.; Ryu, C.M.; McInroy, J.A.; Wilson, M.; Kloepper, J.W., 2002. Induced systemic protection against tomato late blight elicited by plant growth-promoting rhizobacteria. *Phytopathology*, 92 (12): 1329-1333. [Texte intégral](#)
- Yanez-Mendizabal, V.; Usall, J.; Vinas, I.; Casals, C.; Marin, S.; Solsona, C.; Teixido, N., 2011. Potential of a new strain of *Bacillus subtilis* CPA-8 to control the major postharvest diseases of fruit. *Biocontrol Science and Technology*, 21 (4): 409-426. [Texte intégral](#)
- Yao, H.J.; Tian, S.P., 2005. Effects of a biocontrol agent and methyl jasmonate on postharvest diseases of peach fruit and the possible mechanisms involved. *Journal of Applied Microbiology*, 98 (4): 941-950. [Texte intégral](#)
- Yao, Y.P.; Li, Y.; Chen, Z.Q.; Zheng, B.Q.; Zhang, L.T.; Niu, B.; Meng, J.L.; Li, A.J.; Zhang, J.M.; Wang, Q., 2016. Biological control of potato late blight using isolates of *Trichoderma*. *American Journal of Potato Research*, 93 (1): 33-42. [Texte intégral](#)
- Yu, J.G.; Lim, J.A.; Song, Y.R.; Heu, S.; Kim, G.H.; Koh, Y.J.; Oh, C.S., 2016. Isolation and characterization of bacteriophages against *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* causing bacterial canker disease in kiwifruit. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 26 (2): 385-393. [Texte intégral](#)
- Zehnder, G.W.; Murphy, J.F.; Sikora, E.J.; Kloepper, J.W., 2001. Application of rhizobacteria for induced resistance. *European Journal of Plant Pathology*, 107 (1): 39-50. [Texte intégral](#)
- Zeller, W.; Laux, P., 2006a. Biocontrol of fire blight with the antagonist *Rahnella aquatilis* and a natural product of *Thymra spicata*, BioZell-2000B In: Zeller, W.; Ullrich, C., eds. *Proceedings of the 1st International symposium on biological control of bacterial plant diseases, Seeheim, Darmstadt, Germany, 23-26 October, 2005*. Berlin and Braunschweig, Germany : Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft 237-240. [Texte intégral](#)
- Zeller, W.; Laux, P., 2006b. Biocontrol of fire blight with the bacterial antagonist *Rhanella aquatilis* Ra39 in combination with aromatic compounds. *Acta Horticulturae*, 704: 341-344. [Texte intégral](#)
- Zerriouh, H.; Romero, D.; Garcia-Gutierrez, L.; Cazorla, F.M.; de Vicente, A.; Perez-Garcia, A., 2011. The iturin-like lipopeptides are essential components in the biological control arsenal of *Bacillus subtilis* against bacterial diseases of cucurbits. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24 (12): 1540-1552. [Texte intégral](#)
- Zhang, D.P.; Spadaro, D.; Garibaldi, A.; Gullino, M.L., 2010. Selection and evaluation of new antagonists for their efficacy against postharvest brown rot of peaches. *Postharvest Biology and Technology*, 55 (3): 174-181. [Texte intégral](#)
- Zhou, D.M.; Wang, K.P.; Liu, H.X.; Gu, C.; Guo, J.H., 2014a. Field evaluation of different application methods of the mixture of *Bacillus cereus* strain AR156 and *Bacillus subtilis* strain SM21 on pepper growth and disease resistance. *Biocontrol Science and Technology*, 24 (12): 1451-1468. [Texte intégral](#)
- Zhou, T.; Schneider, K.E.; Li, X.Z., 2008. Development of biocontrol agents from food microbial isolates for controlling post-harvest peach brown rot caused by *Monilinia fructicola*. *International Journal of Food Microbiology*, 126 (1-2): 180-185. [Texte intégral](#)
- Zhou, T.T.; Chen, D.; Li, C.Y.; Sun, Q.; Li, L.Z.; Liu, F.; Shen, Q.R.; Shen, B., 2012. Isolation and characterization of *Pseudomonas brassicacearum* J12 as an antagonist against *Ralstonia solanacearum* and identification of its antimicrobial components. *Microbiological Research*, 167 (7): 388-394. [Texte intégral](#)
- Zhou, T.T.; Li, C.Y.; Chen, D.; Wu, K.; Shen, Q.R.; Shen, B., 2014b. pHF(-) mutant of *Pseudomonas fluorescens* J2 improved 2,4-DAPG biosynthesis and biocontrol efficacy against tomato bacterial wilt. *Biological Control*, 78: 1-8. [Texte intégral](#)

2.4. Résistance génétique des plantes

F. Fabre, J. Montarry

La création et le déploiement de variétés résistantes est une méthode de protection des plantes très intéressante pour limiter l'emploi des produits phytosanitaires en général, et donc du cuivre en particulier. L'amélioration des connaissances en génétique végétale a permis aux sélectionneurs d'introduire des facteurs de résistance dans les variétés cultivées à partir de ressources génétiques diversifiées, notamment grâce à des croisements avec des espèces sauvages apparentées. Nous distinguerons principalement ici deux types de résistance chez les plantes : les résistances qualitatives et les résistances quantitatives (Encadré 2.4-1, pages suivantes). La vaste étendue du champ sémantique utilisé dans la littérature phytopathologique pour décrire les facteurs de résistance est à l'origine de très nombreuses confusions ; nous le précisons dans l'Encadré 2.4-2.

Encadré 2.4-2. Les mots pour caractériser les facteurs de résistances des plantes

La classification des résistances selon leur niveau d'efficacité d'une part (résistances totales ou partielles), leur déterminisme génétique d'autre part (résistances mono- ou polygéniques) et leur niveau de spécificité en troisième lieu (résistance spécifique ou non spécifique de souches du parasite) n'est pas entièrement congruente. Ainsi, si les résistances quantitatives sont généralement non spécifiques, il existe de nombreux QTL qui n'agissent que contre certaines souches du parasite (ils sont donc spécifiques de ces souches). Il est par conséquent essentiel de ne pas confondre dans une généralisation abusive les trois caractères principaux des résistances : leur niveau d'efficacité (propriété épidémiologique), leur hérédité (propriété génétique) et leur spectre d'action (propriété écologique). Cette généralisation est en effet source de très nombreuses confusions, d'interprétations erronées et d'un foisonnement de dénominations dans la littérature phytopathologique, qui rendent cette littérature difficile à synthétiser.

Les **résistances qualitatives**, aussi appelées résistances spécifiques, sont actives uniquement contre certains génotypes de l'agent pathogène (*i.e.* les individus dits avirulents). Elles sont généralement mono- ou oligo-géniques et totales puisqu'elles empêchent complètement le développement de la maladie. Pour la plupart, ces résistances suivent le modèle « gène-pour-gène » (Flor, 1971) : c'est l'interaction (directe ou indirecte) entre le produit du gène de résistance de la plante et le produit du gène d'avirulence du pathogène qui aboutit à la résistance. Elles correspondent donc à l'ETI (*Effector-Triggered Immunity*) du modèle en zig-zag de Jones and Dangl (2006), décrite en détail dans la section suivante (2.5). La forte pression de sélection exercée par la culture à grande échelle de telles variétés résistantes a fréquemment induit l'émergence de populations pathogènes adaptées, qualifiées de virulentes en phytopathologie (Encadré 2.4-3).

Pour leur part, les **résistances quantitatives** sont généralement actives vis-à-vis de l'ensemble des génotypes de l'agent pathogène, et donc qualifiées de non spécifiques. Elles sont le plus souvent polygéniques, et leur caractère quantitatif se manifeste par le fait qu'elles ne permettent pas de bloquer entièrement le cycle de développement de l'agent pathogène, mais simplement de le ralentir. Pour Jones and Dangl (2006), ces résistances quantitatives non spécifiques correspondraient à la PTI (*Pathogen-Triggered Immunity*). Sur la base de différents arguments théoriques (e.g. elles exerceraient une pression de sélection moins forte sur les populations d'agents pathogènes, les chemins mutationnels conduisant à l'adaptation seraient plus complexes), les résistances quantitatives des plantes sont supposées être plus durables que les résistances qualitatives, c'est-à-dire qu'elles pourraient rester efficaces plus longtemps en condition de culture (utilisation sur de grandes surfaces dans un environnement propice à au développement de l'agent pathogène) (Johnson, 1984). Il n'existe toutefois pas de preuve expérimentale formelle et définitive de cette hypothèse.

Encadré 2.4-3. Virulence en phytopathologie et virulence en biologie évolutive

La terminologie utilisée pour décrire l'effet des parasites sur ses hôtes diffère entre, d'un côté, les phytopathologistes et, de l'autre, les biologistes de l'évolution et les pathologistes des animaux. En phytopathologie (Watson, 1970), la « virulence » désigne la composante qualitative binaire du pouvoir pathogène (capacité ou non à infecter un génotype hôte) alors que l'« agressivité » représente sa composante quantitative (sévérité des symptômes ou effet de l'infection sur la fitness de l'hôte). En biologie évolutive et en pathologie animale (Thomas and Elkinton, 2004), le terme « virulence » désigne la sévérité des symptômes et des dégâts infligés à l'hôte (et équivaut donc à l'agressivité des phytopathologistes), la composante qualitative (virulence des phytopathologistes) étant appelée « infectivité ».

Encadré 2.4-1. Les résistances végétales

Comme tous les êtres vivants, les plantes ne survivent que parce qu'elles sont capables de s'opposer, via un système immunitaire qui leur est propre, à une vaste gamme d'agresseurs, principalement des micro-organismes pathogènes (virus, bactéries et champignons) et des arthropodes phytophages (insectes et acariens). Cette capacité des plantes à empêcher l'exploitation de leurs propres tissus comme source de nutriments pour des parasites constitue la **résistance aux parasites**. Cette résistance peut être caractérisée d'un point de vue génétique (hérédité du caractère), pathologique (expression et évolution des symptômes au cours de l'interaction), moléculaire (mécanismes physiologiques sous-jacents) et écologique (gamme d'hôte et spécialisation parasitaire).

• Typologie des résistances végétales

Trois types principaux de résistance des plantes peuvent être distingués sur la base des niveaux d'interaction établis entre la plante et le microorganisme agresseur : les résistances non-hôte, les résistances qualitatives et les résistances quantitatives.

Les résistances non-hôte se caractérisent par une exclusion totale de l'agresseur potentiel, qui ne parvient donc pas à établir une relation parasitaire avec la plante. C'est une caractéristique des espèces : l'ensemble des génotypes d'une espèce végétale est alors résistant à tous les génotypes d'un agent pathogène donné. Elle se traduit par une absence complète d'infection, et donc de symptômes (immunité totale). Elle repose essentiellement sur des défenses constitutives préformées, mises en place avant même le contact avec l'agresseur potentiel, et constituant des barrières physiques à l'infection : cuticule externe, composition des parois cellulaires végétales... La résistance non-hôte, qui correspond au cas le plus fréquent de résistance des plantes, en est également la forme la plus durable. C'est pourquoi la compréhension de ses mécanismes et de son déterminisme génétique, actuellement très partielle, pourrait à l'avenir permettre de sélectionner des cultivars durablement résistants aux principaux agents pathogènes.

Lorsque l'agresseur parvient à éviter ces barrières initiales, il peut établir une interaction parasitaire plus ou moins efficace avec son hôte. Les capacités de la plante à restreindre plus ou moins complètement les conséquences de cette interaction constituent les deux types de **résistance hôte** : **qualitative ou quantitative**.

- **Les résistances qualitatives** se traduisent le plus souvent par une réaction dite hypersensible, c'est-à-dire une nécrose cellulaire limitée au site d'infection, sans extension au-delà et sans reproduction de l'agent pathogène. Ce sont donc des résistances **totales**, au sens où elles empêchent complètement le développement de la maladie sur les hôtes résistants.

D'un point de vue génétique, ces résistances sont généralement mono- ou oligo-géniques, c'est-à-dire héritées via un ou quelques gène(s) de la plante. Les interactions hôte/parasite correspondantes suivent très généralement le modèle "gène-pour-gène" : c'est l'interaction (directe ou indirecte) entre le produit du gène de résistance de la plante et le produit d'un gène d'virulence du pathogène qui aboutit à la résistance. Cela explique que ces résistances ne soient actives que chez certains génotypes de la plante (ceux porteurs du gène de résistance) et contre certains génotypes du parasite (ceux porteurs du gène d'virulence). Ces résistances sont donc spécifiques de ces configurations génétiques, et non pas générales comme le sont les résistances non-hôte.

Du fait de leurs très forts effets génétique (hérédité simple) et phénotypique (blocage complet des infections), les gènes de résistance qualitative sont très souvent qualifiés de "gènes majeurs de résistance", et notés R^1 .

- **Les résistances quantitatives** se traduisent par une réduction de la sévérité des symptômes (taille des lésions, vitesse d'extension) par rapport aux témoins sensibles. Elles peuvent réduire également la reproduction du parasite, mais ne l'empêchent généralement pas entièrement. Ce sont donc des résistances **partielles**, car elles ne permettent pas de bloquer entièrement le cycle de développement du parasite.

Ces résistances sont le plus souvent actives vis-à-vis de l'ensemble des génotypes de l'agent pathogène, et donc qualifiées de résistances non spécifiques. Elles sont généralement polygéniques, c'est-à-dire déterminées par un nombre parfois élevé de QTL² à effet individuel faible ou modéré. Ce déterminisme génétique complexe rend ardue la sélection de ces résistances,

¹ Les gènes R sont nommés par les initiales du nom de l'agent pathogène, éventuellement suivies de 3(4) lettres indiquant l'espèce chez laquelle le gène a été identifié, puis d'un numéro (par exemple *Rpi-ber1* pour une résistance à *Phytophthora infestans* provenant de *Solanum berthaultii*).

² Un QTL (pour *quantitative trait locus*, locus de caractère quantitatif) est une région chromosomique plus ou moins grande qui est étroitement associée à un caractère quantitatif. Un QTL est donc une partie de chromosome qui contient un ou plusieurs gènes ségrégant en même temps que ce caractère. Les QTL étant identifiés *via* des méthodes de cartographie génétique, donc de corrélation entre présence/absence de certains marqueurs moléculaires et variation phénotypique constatée pour le caractère étudié (résistance à un parasite, rendement, qualité du produit récolté...), leur taille dépend beaucoup de la finesse de la mesure du caractère lui-même (qualité des données phénotypiques), du nombre et de la densité de marqueurs génomiques disponibles, et de la taille de la population en ségrégation utilisée pour la cartographie. L'identification de marqueurs génétiques situés à proximité des gènes ou QTL d'intérêt permet la sélection assistée par marqueurs (SAM).

mais leur confère une durabilité supposée plus grande. De fait, les cas rapportés d'érosion de résistances partielles sont bien moins nombreux que ceux de contournement de résistances totales. Ils sont également plus difficiles à caractériser.

• Mécanismes physiologiques sous-jacents : résistance et défense des plantes

La première ligne de défense des plantes contre les agressions microbiennes, dite **constitutive**, repose sur la cuticule (couche hydrophobe à la surface des organes aériens) et la paroi cellulaire. C'est elle qui est pour l'essentiel à l'origine de la **résistance non hôte**. Toutefois, ce type de résistance pourrait également impliquer d'autres mécanismes, encore mal élucidés, et dont l'exploitation pourrait permettre à terme l'obtention de plantes durablement résistantes.

Une seconde ligne de défense, **inductible**, repose sur la perception de l'agresseur puis sur les réactions de défense qui s'ensuivent (Figure 2.4-1). C'est elle qui est mobilisée dans les différents types de résistance hôte, selon le modèle aujourd'hui couramment adopté dit en zig-zag.

Ce modèle distingue deux grandes étapes d'induction des défenses par les attaques parasitaires. La première est activée en réponse à des molécules produites par le parasite lui-même lors de l'infection, ou **éliciteurs**. Ces molécules, sécrétées par l'agent pathogène, portées à sa surface ou issues de la dégradation des cellules hôtes infectées, sont désignées sous le terme générique de **PAMP** (Pathogen-Associated Molecular Pattern). Ce sont le plus souvent des composés structuraux (de paroi cellulaire, de flagelle bactérien...), que l'on retrouve dans de nombreux microorganismes, et qui peuvent être détectés par des récepteurs spécifiques situés dans la membrane cytoplasmique végétale. Ces molécules sont donc pour la plante autant de signatures d'une attaque en cours. La liaison PAMP-récepteur déclenche alors une cascade de signalisations cellulaires, qui aboutit à l'expression de gènes de défense codant pour des composés antimicrobiens (phytoalexines), mais également des protéines de défense (impliquées dans la gestion du stress oxydant, dans la dégradation de l'agent pathogène ou dans la reprogrammation du métabolisme de la plante vers les voies de défense), et des composés mobilisés pour renforcer la paroi végétale au point d'attaque (callose, lignine...). Ce système, appelé **PTI** (PAMP-Triggered Immunity) ou **immunité basale**, permet de mettre en échec un grand nombre d'agents pathogènes. C'est lui qui serait directement impliqué dans les **résistances quantitatives**.

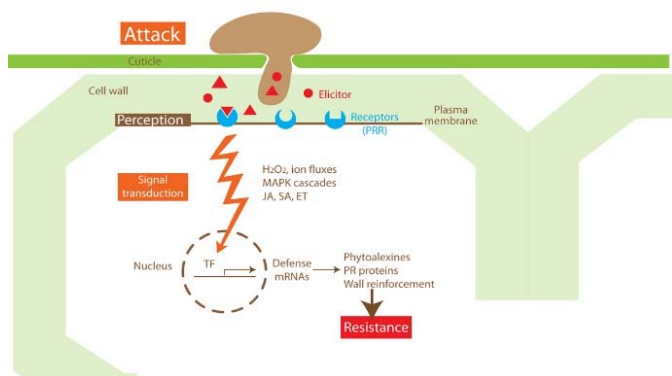


Figure 2.4-1. Les réactions de défense des plantes contre un agent pathogène dans le cadre de la PTI

Pour pouvoir continuer à exploiter la plante après la mise en place de la PTI, certains parasites ont su développer d'autres types de molécules, nommées **effecteurs**, et destinés à bloquer les réactions de défense induites lors de la PTI. En retour, les plantes se sont dotées de récepteurs spécifiques ciblant ces effecteurs, et les utilisent pour activer une seconde batterie de réactions de défense, regroupée sous le nom d'**ETI** (Effector-Triggered Immunity). C'est la base mécanistique des résistances qualitatives, les gènes majeurs étant vraisemblablement ceux gouvernant les récepteurs spécifiques des effecteurs. L'ETI comporte elle-même deux mécanismes de défense. L'un, local et appelé **réaction hypersensible**, déclenche la mort des cellules au voisinage du point d'attaque de l'agent pathogène, ce qui a pour effet de bloquer la progression des parasites biotrophes. L'autre, appelé **résistance systémique acquise**, consiste, par la diffusion de signaux hormonaux dans la plante à partir du point d'attaque, à préparer les cellules des organes distants à déclencher leurs défenses plus rapidement et intensément en cas d'attaque ultérieure. Ces mécanismes sont sous la dépendance de phytohormones, dont les plus connues sont l'acide salicylique (AS), l'acide jasmonique (AJ) et l'éthylène. Les voies de défense associées à ces différentes hormones ne sont pas actives contre les mêmes agents pathogènes. Les défenses liées à l'ETI complètent donc la PTI et sont très efficaces, mais seulement contre certaines souches des agents pathogènes.

2.4.1. Résistances chez les espèces végétales traitées au cuivre

Deux interrogations bibliographiques ont été réalisées indépendamment : la première ciblant les articles de synthèse sans se restreindre aux cultures responsables d'une part importante des usages phytosanitaires du cuivre, et la seconde ciblant les articles primaires en se limitant aux cultures et aux agents pathogènes contrôlés par des traitements à base de cuivre. Ces interrogations ont fourni 66 articles de synthèse et 422 articles primaires. Sur ces 422 articles primaires, 125 concernent le pommier, 118 la pomme de terre, 42 la tomate, 20 la vigne et 14 la laitue

(Figure 2.4-2). C'est pourquoi cette section porte principalement sur ces cinq cultures d'importance agronomique majeure. Et parmi ces articles primaires, 210 ont été jugés pertinents et analysés en détail (voir Annexe).

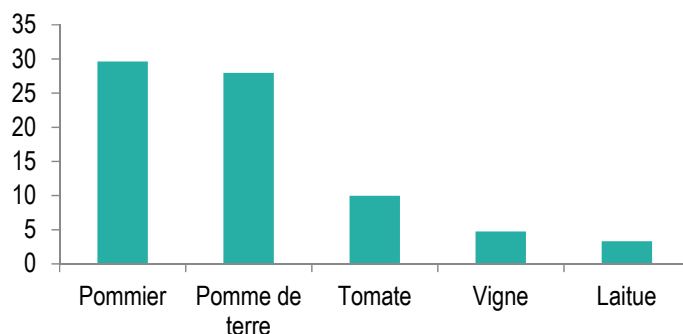


Figure 2.4-2. Principales cultures responsables d'une part importante des usages phytosanitaires du cuivre pour lesquelles la résistance génétique a été étudiée (en pourcentage d'articles primaires)

Si les ressources génétiques et les sources de résistance sont souvent abondantes, leur utilisation en amélioration des plantes s'avère souvent limitée, comme le montre la distribution des sensibilités variétales actuelles pour trois pathosystèmes responsables d'une part importante de l'utilisation de cuivre (Figure 2.4-3). La question des raisons de cette faible diffusion et/ou adoption des variétés résistantes est abordée dans le Chapitre 4 (section 4.2.2).

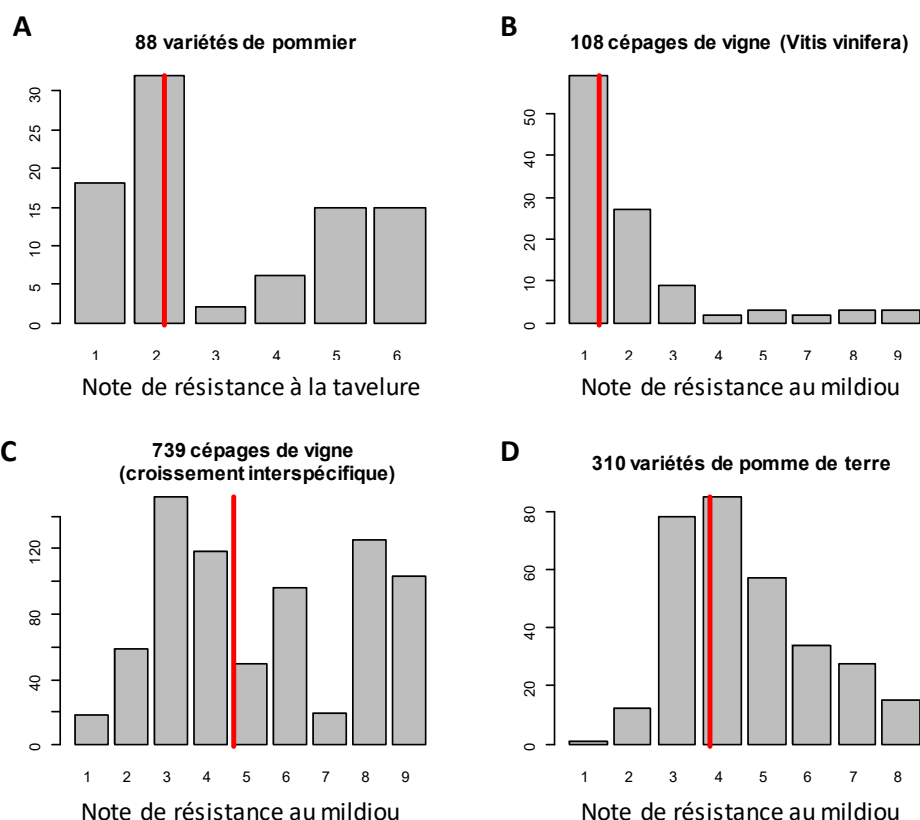


Figure 2.4-3. Sensibilité variétale du pommier à la tavelure et de la vigne et de la pomme de terre aux mildious

A : Distribution de la note « tavelure » de 88 variétés de pommier. **B :** Distribution de la note « mildiou du feuillage » de 108 cépages de vigne *Vitis vinifera* destinées à la production de vin. **C :** Distribution de la note « mildiou du feuillage » de 739 cépages de vigne issus de croisements interspécifique destinées à la production de vin. **D :** Distribution de la note « mildiou du feuillage » de 310 variétés de pomme de terre produites en France (destinées au marché intérieur et à l'exportation).

La note 1 désigne une variété très sensible et la note maximale une variété très résistante. La ligne rouge indique la médiane des notes de sensibilité. Source A : Données compilées par l'université de Purdue (Beckerman, 2006). Sources B et C : Catalogue international des variétés de vigne (www.vivc.de, interrogé le 27/02/2017). Source D : *Semences et Progrès*, n° 173, décembre 2015 – janvier 2016.

2.4.1.1. Ressources génétiques et variétés résistantes disponibles chez le pommier (et le poirier)

La tavelure du pommier, causée par le champignon ascomycète *Venturia inaequalis*, est une maladie économiquement majeure (Bowen *et al.*, 2011). Sur variétés de pommier sensibles à la maladie, la tavelure nécessite 10 à 20 traitements fongicides par an pour un contrôle efficace.

Les populations de *V. inaequalis* sont originaires d'Asie centrale et ont pour hôte d'origine *Malus sieversii*, ancêtre du pommier domestique. *V. inaequalis* a « suivi » son hôte au cours du processus de domestication du pommier (Gladieux *et al.*, 2010). *V. inaequalis* est caractérisé par un fort potentiel évolutif, même si des coûts à l'adaptation existent : ainsi, l'adaptation à *Malus sylvestris* s'est par exemple accompagnée d'une perte d'adaptation aux hôtes sauvages *M. sieversii* (Lê Van *et al.*, 2012).

Les programmes d'amélioration génétique du pommier pour la résistance à la tavelure ont été initiés aux Etats-Unis et en Allemagne durant la première moitié du XX^e siècle. A ce jour, 17 gènes majeurs de résistance, nommés *Rvi1* à *Rv17* et répondant au modèle gène-pour-gène, ont été décrits (Bowen *et al.*, 2011; Bus *et al.*, 2011; Patocchi *et al.*, 2009). La majorité des variétés de pommier résistantes à la tavelure actuellement utilisées portent le gène de résistance majeure *Rvi6*, aussi appelé gène *Vf* (Gessler and Pertot, 2012) : plus d'une centaine de ces variétés sont ainsi recensées dans les catalogues commerciaux (Gessler *et al.*, 2006). Toutefois, ces variétés résistantes n'occupent qu'une très faible part des surfaces cultivées (<1% en Europe), même si cette part est parfois bien supérieure dans les vergers en agriculture biologique (Gessler and Pertot, 2012). Dans les années 1990, cette résistance a été contournée dans différents pays européens par des souches virulentes (Gessler and Pertot, 2012; Parisi *et al.*, 1993). Il a récemment été montré que ces souches virulentes sont issues de populations d'agents pathogènes présentes sur un hôte sauvage, géniteur de la résistance *Vf* (Lemaire *et al.*, 2016). Très peu de variétés intègrent d'autres gènes (*Rvi5* dans les cultivars *Murray* et *Rouville* ; *Rvi4* dans *Regia* et *Rvi13* dans *Durello di Forlì*) (Patocchi *et al.*, 2009).

Par ailleurs, au moins 13 QTL de résistance partielle ont été décrits chez le pommier, avec des spectres d'action larges (QTL efficaces vis-à-vis de la majorité des souches testées) ou étroits (QTL spécifiques, efficaces seulement vis-à-vis de certaines souches) (Calenge *et al.*, 2004; Durel *et al.*, 2003; Durel *et al.*, 2004; Gessler *et al.*, 2006).

Au-delà de l'identification et de la description des caractères de résistance, plusieurs travaux ont analysé des sensibilités variétales au champ (Brun *et al.*, 2008; Bryk and Broniarek-Niemiec, 2008; Fischer, 2000; Khajuria *et al.*, 2014; Laurens *et al.*, 2004; Quamme *et al.*, 2005; Sikorskaite *et al.*, 2013; Villette *et al.*, 2004). Une des études les plus conséquentes sur ce sujet est celle de Quamme *et al.* (2005). Ces auteurs ont évalué pendant trois ans, dans un verger ne recevant aucun traitement fongicide, la sensibilité à la tavelure de 54 cultivars et de 14 lignées en cours de sélection. A l'issue de ce travail, plusieurs cultivars ont été remarqués pour leurs très faibles niveaux (voir l'absence) de maladie : *Regine*, *Rebella*, *Resi*, *Rewena*, *Akane*, *Anis Aily*, *Antonovka*, *Bramley's Seedling*, *Chehalis*, *Discovery*, *Generos*, *Golden Reinette*, *Golden Russett*, *Margil*, *Peypring Cerueuko* et *Wolf River*.

La littérature « grise » recense de précieuses données sur les sensibilités variétales. En France, la fiche 10 du guide INRA-GRAB « Sensibilités des fruitiers, suivez le guide ! » contient des données de sensibilités à la tavelure sur 19 variétés de pommiers dans un verger implanté dans le Sud-Est (INRA Gotheron), dont huit sont également suivies dans l'Ouest de la France (INRA Angers) (GRAB - Groupe de recherche en agriculture biologique, 2016). Par ailleurs, la fiche 6 de ce guide synthétise le même type de données sur 36 variétés « anciennes et nouvelles » suivies cette fois dans quatre vergers (Drôme, Nord, Lot-et-Garonne et Vaucluse). Au Canada, le guide « Lutte intégrée contre les ennemis du pommier » est publié par le Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et des Affaires Rurales de l'Ontario (MAAARO, 2008). Le Tableau 4-6, « Résistance des cultivars à la tavelure du pommier et à d'autres maladies » dresse une liste partielle de cultivars résistants à la tavelure disponibles sur le marché. Le tableau décrit 26 cultivars de pommier, tous notés résistants sauf un, sensible à la race 5 (cultivar *Rouville*). Aux Etats-Unis, l'université de Purdue a compilé des données sur la sensibilité à la tavelure de 88 cultivars de pommier (Beckerman, 2006). Ces données sont représentées dans la Figure 2.4-3A. Au total, 15 variétés se distinguent pour leurs hauts niveaux de résistance : *CrimsonCrisp*, *Entreprise*, *Florina*, *Freedom*, *GoldRush*, *Liberty*, *Macfree*, *Nova Easygrow*, *Novamac*, *Nova Spy*, *Prima*, *Priscilla*, *Pristine*, *Sir Prize* et *William's Pride*.

Des recherches sont également conduites sur l'identification de facteurs de résistance du pommier au feu bactérien, causé par la bactérie *Erwinia amylovora*. Des programmes de sélection sont en cours pour obtenir des variétés cumulant des résistances au feu bactérien et à la tavelure (Kellerhals *et al.*, 2009, 2011, 2013), ainsi d'ailleurs que dans certains cas à l'oïdium causé par *Podosphaera leucotricha*. Quelques cultivars à bon comportement ont été obtenus à l'issue de ces travaux (Kellerhals *et al.*, 2014a, 2014b). Les données de sensibilité variétale compilées par Beckerman (2006) sur 88 variétés de pommier incluent des notations de résistance au feu bactérien. Dix-neuf de ces variétés sont notées « résistantes » et deux « très résistantes ». Il s'agit des variétés *Freedom* et *Novamac*, qui sont également « très résistantes » à la tavelure.

Chez le poirier, génétiquement proche du pommier, co-existent des espèces d'origine européenne (*Pyrus communis*) et des espèces d'origine asiatique (notamment *Pyrus pyrifolia*). Ces espèces sont sujettes à l'infection par *Venturia pirina* et *Venturia nashicola*, respectivement. Ces deux champignons sont responsables de la tavelure du poirier. Une littérature bien moins abondante est disponible sur cette culture. Trois gènes de résistances majeures cependant ont été décrits : *Rvp1* (pathosystème *P. communis* * *V. pirina* ; Bouvier *et al.*, 2012), *Rvn2* (pathosystème *P. communis* * *V. nashicola* ; Cho *et al.*, 2009) et *Vnk* (pathosystème *P. pyrifolia* * *V. nashicola* ; Terakami *et al.*, 2006). Par ailleurs, au moins 11 QTL ont été identifiés à ce jour sur ces pathosystèmes (Perchepied *et al.*, 2015; Pierantoni *et al.*, 2007; Won *et al.*, 2014), malgré quelques incertitudes sur le niveau d'efficacité de certains d'entre eux.

2.4.1.2. Ressources génétiques et variétés résistantes disponibles chez la pomme de terre

Avec environ 380 millions de tonnes produites chaque année, la pomme de terre occupe le cinquième rang des productions agricoles au niveau mondial derrière la canne à sucre, le maïs, le riz et le blé (données 2014, FAOSTAT). L'Europe concentre plus de 30% de la production mondiale, et la France produit chaque année près de 8 millions de tonnes de pommes de terre sur une surface d'environ 170 000 hectares (données 2014, FAOSTAT).

Le mildiou, causé par l'oomycète *Phytophthora infestans*, est la plus sérieuse menace pour la production de pomme de terre (e.g. Kamoun *et al.*, 2015). Cette maladie peut toucher presque tous les organes de la plante (jeunes pousses, feuilles et pétioles, bouquets terminaux, tiges et tubercules), et provoque des pertes qualitatives et quantitatives très importantes : une culture de pomme de terre peut ainsi être entièrement détruite en moins de trois semaines (e.g. Fry, 2008). Chaque année, cette maladie entraînerait ainsi des pertes pour les producteurs de pomme de terre estimées à plus de trois milliards d'euros à travers le monde (Fry, 2008), dont 900 millions d'euros en Europe (Haverkort *et al.*, 2008). L'utilisation de variétés résistantes est considérée comme une bonne solution pour limiter les pertes dues au mildiou, mais l'amélioration génétique de la pomme de terre est un processus long et compliqué car cette espèce est polyploïde et fortement hétérozygote (Gebhardt, 2004). Cela oblige parfois à recourir à des techniques de biologie cellulaire (fusion de protoplastes, sauvetage d'embryons...) ou d'haplo-diploïdisation pour parvenir à inter-croiser des espèces de *Solanum* avec différents niveaux de ploïdie (e.g. Chen *et al.*, 2008). Le temps nécessaire pour créer une variété, entre les premiers croisements et la variété, est de l'ordre de 15 à 30 ans (Gebhardt, 2013; Haverkort *et al.*, 2009).

La famille des *Solanaceae* est composée de 3 000-4 000 espèces réparties dans environ 90 genres. Parmi celles-ci, la pomme de terre et ses espèces apparentées sauvages appartiennent au genre *Solanum*, le plus important genre de la famille des *Solanaceae* avec 1 500-2 000 espèces. Les espèces sauvages apparentées à la pomme de terre (*Solanum* tubérifères) se sont adaptées à des habitats très variés, ce qui les a amenées à tolérer ou résister à de nombreux stress biotiques et abiotiques (Hawkes, 1994). De nombreuses accessions du genre *Solanum*, qui contiennent des allèles intéressants pour différents objectifs de sélection, sont maintenues dans les banques de gènes internationales. Par exemple, l'INRA de Ploudaniel (France) conserve au sein du Centre de Ressources Biologiques BrACySol 10 461 accessions, le VIR (Russie) en conserve 8 889, le CIP (Pérou) 7 450, l'IKP (Allemagne) 5 392, le NR6 (USA) 5 277 et le NIAS (Japon) 3 408. Ce matériel est accessible pour les chercheurs et les sélectionneurs (Machida-Hirano, 2015). La *Commonwealth Potato Collection* est également une source de résistance intéressante (Bradshaw and Ramsay, 2005).

Le génome de *S. phureja*, espèce diploïde proche de la pomme de terre et servant de référence, a une taille de 844 Mb et contient 39 031 gènes (Potato Genome Sequencing Consortium, 2011), parmi lesquels 1 331 gènes de résistance candidats ont été identifiés (Andolfo *et al.*, 2013). Ces gènes appartiennent principalement à quatre classes : CNL (CC-NB-LRR), TNL (TIR-NB-LRR), RLP (*receptor-like protein*) et RLK (*receptor-like kinase*) (van

Ooijen *et al.*, 2007). Dans cette longue liste de gènes candidats, et sachant qu'il y a environ 1 500 espèces de *Solanum*, le fait que seulement une soixantaine de gènes R aient été identifiés fonctionnellement suggère qu'une large diversité génétique pour la résistance n'a pas encore été exploitée, ni même explorée. La liste des gènes majeurs de résistance au mildiou caractérisés est donnée dans le Tableau 2.4-1. Les premiers gènes (*R1* à *R11*) ont été identifiés chez l'espèce sauvage mexicaine *Solanum demissum* (Black *et al.*, 1953). Les gènes *R1*, *R2*, *R3*, *R4* et *R10* ont été introduits dans des variétés de pomme de terre cultivées, mais ont été rapidement contournés au champ (Müller, 1951; Toxopeus, 1956). D'autres gènes majeurs ont été identifiés, comme par exemple les gènes *Rpi-ber1* et *Rpi-ber2* sur le chromosome 10 de *S. berthaultii* (Park *et al.*, 2009), ou le gène *Rpi-mcd1* sur le chromosome 4 de *S. microdontum* (Tan *et al.*, 2008). Les gènes privilégiés aujourd'hui présentent des spectres d'action larges, comme ceux identifiés chez *S. bulbocastanum* (*Rpi-blb1*, *Rpi-blb2*, *Rpi-blb3* et *Rpi-abpt*, nommé ainsi car initialement identifié chez un clone hybride de *S. acaule*, *S. bulbocastanum*, *S. phureja* et *S. tuberosum*; Park *et al.*, 2005a) ou chez *S. phureja* (*Rpi-phu1*). *Rpi-blb2* est un homologue du gène *Mi-1* de la tomate, qui confère une résistance aux nématodes du genre *Meloidogyne* (van der Vossen *et al.*, 2005). De tels gènes de résistance à large spectre d'action ont également été identifiés chez le piment (e.g. *Pc5.1*) pour contrôler *P. capsici* (Mallard *et al.*, 2013).

Tableau 2.4-1. Liste des gènes majeurs de résistance de la pomme de terre face à *P. infestans* (d'après Rodewald and Trognitz, 2013)

Les espèces apparentées d'origine et les positions génomiques (chromosome) sont indiquées. Les gènes notés **en gras** ont été clonés.

Gène R	Chromosome	Espèce d'origine	Gène R	Chromosome	Espèce d'origine
<i>Rpi-avl1</i>	XI	<i>S. avilesii</i>	<i>Rpi-hjt1.1</i>	IV	<i>S. hjertingii</i>
<i>Rpi-ber (Rber)</i>	X	<i>S. berthaultii</i>	<i>Rpi-hjt1.2</i>	IV	
<i>Rpi-ber1</i>	X		<i>Rpi-hjt1.3</i>	IV	
<i>Rpi-ber2</i>	X		<i>Ph-1 (Ph)</i>	VII	<i>S. lycopersicum</i>
<i>Rpi-blb1 (RB)</i>	VIII	<i>S. bulbocastanum</i>	<i>Rpi-mch1</i>	VII	<i>S. michoacanum</i>
<i>Rpi-blb2</i>	VI		<i>Rpi-mcd1</i>	IV	<i>S. microdontum</i>
<i>Rpi-blb3</i>	IV		<i>Rpi-moc1</i>	IX	<i>S. mochiquense</i>
<i>Rpi-abpt</i>	IV		<i>Rpi-oka1</i>	?	<i>S. okadae</i>
<i>Rpi-bt1</i>	VIII		<i>Rpi-pcs</i>	XI	<i>S. paucissectum</i>
<i>Rpi-cap1</i>	XI	<i>S. capsicibaccatum</i>	<i>Rpi-phu1</i>	IX	<i>S. phureja</i>
<i>Rpi-crp1</i>	IX	<i>S. caripense</i>	<i>Ph-2</i>	X	<i>S. pimpinellifolium</i>
<i>Rpi-qum1</i>	XI	<i>S. circaeifolium</i>	<i>Ph-3</i>	IX	
<i>R1</i>	V	<i>S. demissum</i>	<i>Ph-5-1</i>	I	
<i>R2</i>	IV		<i>Ph-5-2</i>	X	
<i>R3a</i>	XI		<i>Rpi1</i>	VII	<i>S. pinnatisectum</i>
<i>R3b</i>	XI		<i>Rpi-pur1</i>	XI	<i>S. piurae</i>
<i>R4</i>	XII		<i>Rpi-rzc1</i>	X	<i>S. ruiz-ceballosii</i>
<i>R5</i>	XI		<i>Rpi-snk1.1</i>	IV	<i>S. schenckii</i>
<i>R6</i>	XI		<i>Rpi-snk1.2</i>	IV	
<i>R7</i>	XI		<i>Rpi-bst1</i>	?	<i>S. stenophyllidum</i>
<i>R8</i>	IX		<i>Rpi-sto1</i>	VIII	<i>S. stoloniferum</i>
<i>R9</i>	XI		<i>Rpi-sto2</i>	XI	
<i>R10</i>	XI		<i>Rpi-pta1</i>	VIII	
<i>R11</i>	XI	<i>Rpi-pta2</i>	?		
<i>Rpi-demf1</i>	IV	<i>Rpi-plt1</i>	VIII		
<i>Rpi-dlc1</i>	IX	<i>S. dulcamara</i>	<i>Rpi-Smira1</i>	?	<i>S. tuberosum cv. Sarpo Mira</i>
<i>Rpi-dlc2</i>	X		<i>Rpi-Smira2</i>	?	
<i>Rpi-edn1.1</i>	IV	<i>S. edinense</i>	<i>Rpi-vnt1.1</i>	IX	<i>S. venturii</i>
<i>Rpi-edn1.2</i>	IV		<i>Rpi-vnt1.2</i>	IX	
<i>Rpi-edn2</i>	IX		<i>Rpi-vnt1.3</i>	IX	
<i>Rpi-edn3</i>	XI		<i>Rpi-vnt2</i>	XI	
			<i>Rpiver1</i>	VI	<i>S. verrucosum</i>

D'autre part, des résistances quantitatives au mildiou ont été identifiées chez *Solanum tuberosum* ssp. *andigenum*, *S. berthaultii* et *S. vernei* (Andrivon *et al.*, 2003; Sorensen *et al.*, 2006), *S. verrucosum* (Rivera-Pena, 1990), *S.*

microdontum (Du *et al.*, 2015; Sandbrink *et al.*, 2000) *S. venturii* (Park, 2013), *S. paucissectum* (Villamon *et al.*, 2005), *S. hougasii* (Inglis *et al.*, 2007), *S. sparsipilum* et *S. spegazzinii* (Danan *et al.*, 2009). Des études menées au champ ont montré l'intérêt agronomique de telles résistances : il est en effet possible de réduire les doses et le nombre de traitements fongicides en utilisant des variétés les possédant (e.g. Naerstad *et al.*, 2007). Toutefois, la distribution des QTL correspondants dans les variétés commerciales de *S. tuberosum* reste très mal connue. Ces résistances sont par ailleurs *a priori* plus durables que les résistances qualitatives (Colon *et al.*, 1995a; Colon *et al.*, 1995b) : les exemples d'érosion de résistances partielles sont en effet très peu nombreux par rapport aux cas de contournement de résistances totales, bien qu'il ait été montré que les populations de *P. infestans* sont capables de s'adapter à ces résistances quantitatives (e.g. Andrivon *et al.*, 2007; Flier *et al.*, 2003). Toutefois, l'emploi en sélection de ces résistances quantitatives s'avère complexe. Il existe en effet une forte association entre les QTL de résistance partielle et de maturité (Danan *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2012; Plich *et al.*, 2016), c'est-à-dire que les variétés présentant un fort niveau de résistance partielle sont aussi les plus tardives (caractère agronomique peu désirable) ; c'est également le cas pour la résistance à *Alternaria solani* (Duarte *et al.*, 2014). Heureusement, des études couplant génétique de la résistance face à *P. infestans* et génétique de la maturité ont permis d'identifier des SNP et des gènes candidats associés à la résistance partielle indépendants de la maturité (Mosquera *et al.*, 2016; Muktar *et al.*, 2015). Enfin, combiner les QTL de résistance avec d'autres caractères agronomiques désirables est plus long et plus difficile que d'introduire une résistance monogénique à effet fort, mais peu durable.

Contrairement à la résistance au mildiou du feuillage, la génétique de la résistance au mildiou du tubercule a été très peu étudiée (Olanya *et al.*, 2009). Le niveau de sensibilité des tubercules semble dépendant de l'âge de ceux-ci, les plus vieux étant plus résistants (Lebecka *et al.*, 2006). Plusieurs études ont montré que la résistance au mildiou du tubercule était héritée indépendamment de la résistance au mildiou du feuillage (Flier *et al.*, 2001; Liu and Halterman, 2009; Park *et al.*, 2005b). Il en est de même pour la résistance à *Erwinia carotorova* ssp *atroseptica* (agent bactérien de pourriture des tiges et des tubercules) : la résistance du feuillage n'est pas liée à la résistance des tubercules (Zimnoch-Guzowska *et al.*, 2000). Bien que le gène de résistance *R1* agisse au niveau du feuillage et des tubercules, ce n'est pas le cas des autres gènes majeurs de résistance qui n'agissent qu'au niveau du feuillage. La résistance des tubercules semble être sous le contrôle de plusieurs QTL de résistance partielle : quatre QTL ont été identifiés sur les chromosomes 2, 6, 8 et 10 de la pomme de terre (Simko *et al.*, 2006). En revanche, il n'y a pas de corrélation entre la résistance des tubercules et la précocité/tardivité des variétés (Simko *et al.*, 2006).

La sélection assistée par marqueurs est possible pour de nombreux gènes de résistance face à *P. infestans*. Colton *et al.* (2006) ont par exemple identifié des marqueurs moléculaires liés au gène de résistance *Rpi-blb1* (*RB*) de *S. bulbocastanum*. D'autres critères phénotypiques peuvent aussi être utilisés dans les schémas de sélection lorsqu'ils sont liés à la résistance. Il a par exemple été montré que le gène *Rpi-rzc1*, issu de *S. ruiz-ceballosi* et qui présente un spectre d'efficacité large, est lié au locus F qui confère la couleur violette aux fleurs de pomme de terre (Brylinska *et al.*, 2015; Sliwka *et al.*, 2012). Pour les résistances partielles, des approches de profilage métabolomique et de transcriptomique ont permis de mettre en évidence le rôle de métabolites dans la résistance partielle face à *P. infestans*, comme les HCAA (Pushpa *et al.*, 2014), la protéine StPRp27 (Shi *et al.*, 2012) ou encore les phénylpropanoïdes, les flavonoïdes et les alcaloïdes (Yogendra *et al.*, 2015) ; ces métabolites et des marqueurs liés peuvent être utilisés pour la sélection de variétés partiellement résistantes (et potentiellement durables).

Malgré le nombre important de facteurs de résistance (R et QTL) disponibles, plusieurs études pointent le fait que les variétés résistantes ne sont pas forcément bien adoptées et pas suffisamment cultivées (Andrivon, 2009; Forbes, 2012), alors même que d'autres montrent que les systèmes d'aide à la décision peuvent prendre en compte efficacement le niveau de résistance des variétés, et ainsi limiter le nombre de traitements chimiques (Bosco *et al.*, 2009; Grunwald *et al.*, 2002). Il ressort en outre de l'analyse de 310 variétés de pomme de terre produites en France, et pour lesquelles la note de résistance au mildiou est disponible, que le niveau de résistance médian est faible (Figure 2.4-3D), ce qui suggère que la sélection pour la résistance est une priorité secondaire pour les obtenteurs.

2.4.1.3. Ressources génétiques et variétés résistantes disponibles chez la tomate

La tomate est attaquée principalement par deux agents pathogènes foliaires, l'oomycète *Phytophthora infestans* (*late blight* = mildiou) et l'ascomycète *Alternaria solani* (*early blight* = alternariose). Des résistances face à ces deux agents pathogènes ont été identifiées chez des espèces de tomate sauvages : *Lycopersicon pennelli*, *Solanum pimpinellifolium*, *S. peruvianum* et *S. habrochaites* (e.g. Foolad *et al.*, 2014; Gallegly and Marvel, 1955; Merk *et al.*, 2012; Smart *et al.*, 2007).

Plusieurs gènes de résistance spécifique (par exemple *Ph-1*, *Ph-2* et *Ph-3*) et QTL de résistance partielle (e.g. Chen *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2011; Smart *et al.*, 2007) ont un effet sur *P. infestans*. La variété résistante de tomate *Rockingham*, qui contient le gène majeur de résistance *Ph-1*, a été inscrite en 1962 (Rich *et al.*, 1962), puis utilisée afin de cartographier ce gène sur le chromosome 7 de la tomate (Peirce, 1971). Mais ce gène de résistance, qui a ensuite été introgressé dans différentes variétés (comme Nova et New Yorker), a été rapidement contourné par de nouveaux génotypes de *P. infestans*. La résistance conférée par *Ph-2*, cartographié sur une unique région génomique du chromosome 10 de la tomate (Moreau *et al.*, 1998), ralentit le développement de la maladie : ce n'est donc pas une résistance totale, même si elle est spécifique de certaines souches du parasite. L'expression de cette résistance dépend des conditions environnementales, de l'âge de la plante et bien sûr des isolats de *P. infestans* présents dans les populations (Moreau *et al.*, 1998). Malgré ces limites, *Ph-2* a été cependant incorporé dans de nombreuses variétés, comme Legend, Centennial, Macline, Pieraline, Herline et Fline (Gallegly, 1960; Laterrot, 1994). Le gène de résistance *Ph-3* a un effet fort et a été introgressé dans différentes variétés cultivées de tomate, mais certaines souches de *P. infestans* virulentes face à ce gène ont été mises en évidence (Chunwongse *et al.*, 2002; Scott and Gardener, 2006). De Miranda *et al.* (2010) ont montré que les gènes *Ph-1*, *Ph-2* et *Ph-3* sont contournés au Brésil, et que certaines souches de *P. infestans* sont même virulentes face aux trois gènes de résistance. Plus récemment, le gène *Ph-5* a été identifié : il contrôle de nombreux isolats dont ceux contournant *Ph-3*. Le gène *Ph-5* est utilisé seul ou en combinaison avec *Ph-2* et *Ph-3* (Foolad *et al.*, 2008).

L'absence de races physiologiques chez *A. solani*, telles que définies par Agrios (2005), semble indiquer que la reconnaissance de ce parasite par l'hôte se fait uniquement de façon non spécifique. Plusieurs variétés présentant des niveaux de résistance ont été sélectionnées, mais ces résistances ne correspondent pas au modèle gène-pour-gène. Si aucun gène majeur n'a donc été identifié chez la tomate pour contrôler *A. solani*, en revanche des QTL de résistance partielle ont été mis en évidence (principalement chez les espèces sauvages *Lycopersicon hirsutum*, *S. habrochaites* et *S. pimpinellifolium*) et sont aujourd'hui utilisés dans les schémas de sélection assistés par marqueurs moléculaires (e.g. Zhang *et al.*, 2003).

Plusieurs gènes majeurs de résistance à l'ascomycète *Cladosporium fulvum* ont par ailleurs été identifiés chez la tomate (deWit *et al.*, 1997; Joosten and de Wit, 1999; Thomma *et al.*, 2005) : *Cf-2*, *Cf-4*, *Cf-4E*, *Cf-9*, *Cf-Ecp1*, *Cf-Ecp2*, *Cf-Ecp4* et *Cf-Ecp5*. Plusieurs de ces gènes ont été clonés, et plusieurs gènes d'avrulence dont les produits interagissent avec les produits des gènes *Cf* (pas nécessairement directement) ont également été identifiés et clonés. L'interaction entre la tomate et *C. fulvum* est ainsi un modèle d'étude des bases moléculaires de la spécificité de la reconnaissance chez les plantes résistantes (Ali and Bakkeren, 2011; Rivas and Thomas, 2002).

Un autre exemple classique d'interaction gène-pour-gène chez la tomate est la résistance à la moucheture bactérienne, causée par *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*, pathosystème dans lequel le produit du gène de résistance *Pto* interagit avec le produit du gène d'avrulence *AvrPto* (Martin *et al.*, 1993). Les souches de la race 1 de *P. syringae* pv. *tomato* sont virulentes face aux gènes majeurs de résistance *Pto* et *Prf*, et les modifications génomiques responsables de cette adaptation ont été identifiées dans les séquences des gènes *avrPto* et *avrPtoB*, respectivement (Kunkeaw *et al.*, 2010). Des QTL de résistance partielle ont également été identifiés sur les chromosomes 1, 2 et 12 de *S. habrochaites*, et permettent de contrôler les souches de la race 1 de *P. syringae* pv. *tomato* (Thapa *et al.*, 2015).

La tomate, tout comme la pomme de terre, l'aubergine, le piment et le tabac, est également attaquée par *Ralstonia solanacearum*, une bactérie tellurique présentant une large gamme d'hôtes (Elphinstone, 2005). Les sources de résistance sont polygéniques et, malgré l'identification de QTL de résistance chez la tomate (Carmeille *et al.*, 2006; Mangin *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2000) mais aussi chez le tabac (Qian *et al.*, 2013) et l'aubergine (Lebeau *et al.*, 2013), le développement de variétés résistantes est freiné par la difficulté d'introduire un grand nombre de gènes qui peuvent également être liés à des traits indésirables (Denny, 2006). Chez la pomme de terre, une résistance de haut niveau a été identifiée chez certaines accessions de *Solanum phureja* (Sequeira and Rowe, 1969), mais son efficacité spatiale est très variable. Effectivement, les souches de *R. solanacearum* présentent une forte diversité génétique à travers le monde, et il est illusoire de chercher une résistance universelle qui fonctionne partout. Une approche plus réaliste consisterait à identifier des résistances adaptées à chaque écosystème, ce qui nécessite d'avoir une connaissance précise des souches endémiques pour guider le déploiement des variétés résistantes (Huet, 2014). Pour ce faire, Lebeau *et al.* (2011) ont défini trois profils pathotypiques sur le piment, cinq sur la tomate et six sur l'aubergine. En laboratoire, le criblage de nouvelles sources potentielles de résistance peut être facilité/accélééré par l'utilisation d'une souche luminescente (génétiquement modifiée) pour suivre la multiplication bactérienne (Cruz *et al.*, 2014). L'identification de nouvelles sources de résistances pourrait être encore accélérée

en exploitant les connaissances qui s'accumulent sur les effecteurs de *R. solanacearum* via une approche d'effectoromique (Peeters *et al.*, 2013; Vleeshouwers and Oliver, 2014). Par exemple, sur 27 effecteurs testés sur aubergine, tomate, piment, tabac et laitue, Clarke *et al.* (2015) ont identifié 15 effecteurs qui produisent une réaction d'hypersensibilité sur au moins une espèce végétale. Cela peut permettre d'identifier des gènes de résistance qui ciblent ces effecteurs de la souche R3bv2, face à laquelle il n'y a pas aujourd'hui de résistance efficace dans les variétés commerciales.

Différentes espèces de *Xanthomonas* (*X. vesicatoria*, *X. euvesicatoria*, *X. perforans* et *X. gardneri*) sont responsables de dégâts chez la tomate et le piment. Cette bactériose foliaire a été initialement contrôlée par des applications de cuivre, mais des populations bactériennes résistantes au cuivre sont rapidement apparues, ce qui a rendu ce moyen de lutte inefficace (de Souza *et al.*, 2008; Marco and Stall, 1983). Ainsi, depuis les années 1960, des efforts considérables ont été réalisés pour identifier des gènes de résistances chez ces deux espèces végétales. Chez la tomate, quatre sources de résistance majeure ont été identifiées. La première est une résistance totale conférée par trois gènes de résistances (*rx1*, *rx2* et *rx3*) alors que les trois autres sont monogéniques et conférées par les gènes *Xv3*, *Xv4* et *Bs4* (Stall *et al.*, 2009). Des auteurs ont proposé le terme de « résistance oblique » (i.e. une combinaison entre la résistance totale aussi appelée « verticale » et la résistance partielle aussi appelée « horizontale » ; van der Plank, 1963) pour décrire une résistance totale conférée par plusieurs gènes (Scott *et al.*, 2011). Des marqueurs moléculaires liés aux gènes de résistance ont été identifiés et permettent de faire de la sélection assistée par marqueurs, comme par exemple pour suivre le gène *RxopJ4* qui se trouve sur le chromosome 6 de *S. pennellii* (Sharlach *et al.*, 2013). Mais face à chacune de ces résistances il existe des pathotypes virulents, ce qui limite la durabilité de ces résistances hypersensibles. L'étude récente des effecteurs bactériens a permis d'identifier deux effecteurs (*xopJ4* et *avrBsT*) qui sont de bonnes cibles à exploiter pour identifier de nouvelles résistances par une approche d'effectoromique (Timilsina *et al.*, 2016). Des résistances quantitatives polygéniques ont également été identifiées et semblent plus prometteuses en terme de durabilité (e.g. Berrueta *et al.*, 2016; Crill *et al.*, 1972; Hutton *et al.*, 2010; Lawson and Summers, 1984).

2.4.1.4. Ressources génétiques et variétés résistantes disponibles chez la vigne

Le guide technique publié par le groupe ICV (<http://www.icv.fr/>) en 2013 « Les cépages résistants aux maladies cryptogamiques – Panorama Européen » (Rousseau and Chanfreau, 2013) dresse un panorama complet sur la résistance des cépages de vigne aux maladies et sur les programmes de sélection en cours en Europe. Pour l'essentiel, ces programmes sont conduits en Allemagne, en Italie, en Hongrie et en France. Les auteurs estiment qu'entre 30 et 50 variétés nouvelles résistantes sont susceptibles d'être inscrites au catalogue dans l'un des Etats de l'Union Européenne d'ici 2020-2025. Hors de l'Europe, des programmes de sélection de cépages résistants au mildiou et à l'oïdium sont conduits notamment en Chine, en Afrique du Sud ainsi qu'en Australie (au CSIRO) et aux USA (projet VitisGen à l'université de Cornell).

Le guide de l'ICV se poursuit par la caractérisation des qualités agronomiques (en particulier résistance au mildiou, botrytis et oïdium) et technologiques de 200 cépages étudiés dans 6 pays d'Europe. Le catalogue international des variétés de vigne recense pour sa part les caractéristiques de plusieurs milliers de cépages dont, pour certains, des notations de sensibilités aux principales maladies (www.vivc.de). Il ressort de l'analyse des 847 cépages dédiés à la production viticole que si la résistance au mildiou est assez rare chez les cépages de l'espèce *Vitis vinifera* (Figure 2.4-3B), elle est assez répandue parmi les cépages issus de croisements interspécifiques (Figure 2.4-3C).

Les facteurs de résistance au mildiou ont été nommés *Rpv*, pour résistance à *Plasmopara viticola*, l'agent causal du mildiou de la vigne (Tableau 2.4-2). Au moins 14 d'entre eux ont été décrits (pour une revue sur le sujet, voir Gessler *et al.*, 2011), dont 6 sont utilisés dans les programmes de sélections européens : *Rpv1* (Merdinoglu *et al.*, 2003), *Rpv2* (Wiedeman-Merdinoglu *et al.*, 2006), *Rpv3* (Bellin *et al.*, 2009), *Rpv8* (Blasi *et al.*, 2011), *Rpv10* (Schwander *et al.*, 2012) et *Rpv12* (Venuti *et al.*, 2013). Les facteurs de résistance à l'oïdium ont été nommés *Run* puis *Ren*, les taxonomistes ayant entre temps changé le nom de l'agent de l'oïdium d'*Uncinula necator* en *Erysiphe necator* (Tableau 2.4-2). Au moins 11 d'entre eux ont été décrits (pour une revue sur le sujet, voir Qiu *et al.*, 2015), dont 4 sont utilisés dans les programmes de sélection européens : *Run1* (Pauquet *et al.*, 2001), *Run2.2* (Riaz *et al.*, 2011), *Ren1* (Hoffmann *et al.*, 2008) et *Ren3* (Welter *et al.*, 2007).

En France, l'INRA a développé à partir de 1974 un programme visant à incorporer dans la vigne européenne (*Vitis vinifera*) des facteurs de résistance à l'oïdium et au mildiou portés par *Muscadinia rotundifolia* (Bouquet, 1980; 1986).

Ce programme a abouti en 2000 à une série de génotypes appelée « Bouquet ». A partir de 2000, l'INRA a engagé un nouveau programme de sélection visant à croiser les génotypes « Bouquet » avec des espèces sauvages de vignes américaines et asiatiques (Bouquet *et al.*, 2000). Ce programme est conduit en collaboration avec l'Institut Français de la Vigne depuis 2012. Le matériel généré, dénommé « Resdur », doit conforter la durabilité des résistances en pyramidant plusieurs gènes de résistances. Parmi les cépages « Resdur », une première série de quatre variétés (*Artaban*, *Floreal*, *Vidoc* et *Vollis*) a été inscrite au catalogue variétal par le CTPS en janvier 2018. Cette première série cumule les gènes *Rpv1*, *Rpv3* et *Run1* et *Run3*. Une seconde série de 19 variétés sera présentée en 2020 (gènes *Rpv1*, *Rpv10*, *Run1* et *Ren3.2*).

Tableau 2.4-2. Facteurs de résistances au mildiou et à l'oïdium utilisés dans les programmes de sélection de la vigne en Europe

Maladie	Locus	Espèce d'origine	Niveau de résistance	Référence	Données sur la durabilité
Mildiou	<i>Rpv1</i>	<i>Muscadinia rotundifolia</i>	Partielle	Merdinoglu <i>et al.</i> , 2003	
	<i>Rpv2</i>	<i>M. rotundifolia</i>	Totale	Wiedeman-Merdinoglu <i>et al.</i> , 2006	
	<i>Rpv3</i>	<i>Vitis rupestris</i>	Partielle	Bellin <i>et al.</i> , 2009; Welter <i>et al.</i> , 2007	Delmas <i>et al.</i> , 2016; Delmotte <i>et al.</i> , 2014; Peressotti <i>et al.</i> , 2010
	<i>Rpv8</i>	<i>V. amurensis</i>	Partielle	Blasi <i>et al.</i> , 2011	
	<i>Rpv10</i>	<i>V. amurensis</i>	Partielle	Schwander <i>et al.</i> , 2012	Delmas <i>et al.</i> , 2016
	<i>Rpv12</i>	<i>V. amurensis</i>	Partielle	Venuti <i>et al.</i> , 2013	
Oïdium	<i>Run1</i>	<i>M. rotundifolia</i>	Totale	Pauquet <i>et al.</i> , 2001	Feechan <i>et al.</i> , 2013, 2015
	<i>Run2.2</i>	<i>M. rotundifolia</i>	Partielle	Riaz <i>et al.</i> , 2011	
	<i>Ren1</i>	<i>V. vinifera</i>	Partielle	Hoffmann <i>et al.</i> , 2008	
	<i>Ren3</i>	<i>Vitis américains</i>	Partielle	Welter <i>et al.</i> , 2007	

Dans leur bassin d'origine (Amérique du Nord), l'oïdium et le mildiou de la vigne sont tous deux capables d'infecter une large gamme d'espèces de *Vitis* spp. (Cadle-Davidson, 2008; Jurges *et al.*, 2009; Rouxel *et al.*, 2013; Rouxel *et al.*, 2014; Staudt and Kasse Meyer, 1995). Malgré le fort goulot d'étranglement subi par ces deux agents pathogènes lors de leurs introductions en Europe et une diffusion très restreinte des cépages résistants, plusieurs cas de contournements ont été décrits : (i) pour le mildiou, contournements/érosion des QTL *Rpv3*, *Rpv1* et *Rpv10* (Delmas *et al.*, 2016; Delmotte *et al.*, 2014; Peressotti *et al.*, 2010) et (ii) pour l'oïdium, contournements/érosion des QTL *Ren3* (F. Delmotte, communication personnelle.) et *Run1* (Feechan *et al.*, 2013, 2015).

Plus généralement, le fort potentiel évolutif des populations d'oïdium et de mildiou de la vigne est illustré par la vitesse à laquelle ces deux agents pathogènes ont déjà répondu à la pression exercée par les fongicides, en développant des résistances à presque toutes les molécules (Chen *et al.*, 2007). La crainte d'une adaptation assez rapide de ces deux parasites aux cépages résistants doit donc être prise au sérieux.

2.4.1.5. Ressources génétiques et variétés disponibles chez la laitue

La laitue est attaquée par de nombreux agents pathogènes, fongiques et bactériens, mais aussi par des virus et des parasites animaux, comme les insectes et les nématodes, qui ne seront pas mentionnés ici puisque non contrôlés par le cuivre. L'une des maladies majeures de la laitue est le mildiou, causé par *Bremia lactucae*, mais cette culture est également attaquée par de nombreux champignons et/ou oomycètes (comme par exemple *Sclerotinia sclerotiorum*, *S. minor*, *Rhizoctonia solani*, *Pythium tracheiphilum*, *Fusarium oxysporum*, *Verticillium dahliae* ou *Golovinomyces cichoracearum*) et bactéries (comme par exemple *Pseudomonas cichorii* ou *Xanthomonas campestris*) (Barrière *et al.*, 2014).

La résistance aux maladies, et en particulier au mildiou, est une priorité dans les programmes de sélection de la laitue, car c'est un moyen de lutte facile d'utilisation par les agriculteurs, sans effet négatif sur l'environnement et favorable en termes de qualité des produits (moins de résidus de pesticides). Il existe environ 100 espèces sauvages dans le genre *Lactuca*, avec deux zones présentant des richesses spécifiques fortes : l'une en Asie (51 espèces), l'autre en Afrique (43 espèces) (Lebeda *et al.*, 2004). Des gènes de résistance au mildiou ont été identifiés chez *Lactuca sativa* et chez les espèces sauvages *L. saligna*, *L. serriola*, *L. virosa*, *L. indica*, *L. quercina*, *L. aculeata*, *L. biennis*, *L. tatarica* et *L. viminea* (voir la synthèse de Lebeda *et al.*, 2009). Parra *et al.* (2016) ont réalisé une synthèse

sur les facteurs de résistance ciblant *Bremia lactucae* et ont proposé une nouvelle nomenclature, pour éviter que différents noms correspondent aux mêmes gènes de résistance. Ils ont recensé 51 gènes (Tableau 2.4-3) et 15 QTL (nommés *qDMR* suivi de deux chiffres indiquant le chromosome et le groupe de liaison ; Parra *et al.*, 2016). Les contournements de ces résistances de type gène-pour-gène par des souches virulentes de *B. lactucae* sont courants (e.g. Iltott *et al.*, 1987; Lebeda and Zinkernagel, 2003) et conduisent à un remplacement rapide des variétés de laitue (Michelmore and Wong, 2008) et à une évolution rapide de la fréquence des facteurs de virulence dans les populations de *B. lactucae* (Lebeda and Zinkernagel, 2003). La description des fréquences des différents facteurs de virulence dans les populations norvégiennes de *B. lactucae* a par exemple permis de mettre en évidence que le facteur de virulence *v17* n'est pas présent et donc que les variétés possédant le gène de résistance *Dm17* doivent être efficaces pour contrôler ces populations (Nordskog *et al.*, 2014). De même, en Belgique, les gènes de résistance à privilégier sont *Dm15* et *Dm17* (Van Hese *et al.*, 2016). Pour améliorer la durabilité de ces résistances, plusieurs stratégies ont été suggérées : l'introduction régulière de nouveaux gènes (comme dans les exemples précédents), la combinaison de plusieurs gènes dans un même génotype et l'introduction de résistances partielles (Dogimont *et al.*, 2010; Pink, 2002). Une autre solution est de combiner au champ plusieurs variétés avec des résistances complémentaires (Maisonneuve *et al.*, 2006; Scharer, 2008).

Tableau 2.4-3. Gènes de résistance de la laitue au mildiou (*Bremia lactucae*)

Gène R	Espèce d'origine	Gène R	Espèce d'origine
<i>Dm1</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R27</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm2</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R28</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm3</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R29</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm4</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R30</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm5</i>	<i>L. serriola</i>	<i>R31</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm6</i>	<i>L. serriola</i>	<i>R32</i>	<i>L. saligna</i>
<i>Dm7</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R33</i>	<i>L. saligna</i>
<i>Dm8</i>	<i>L. serriola</i>	<i>R34</i>	<i>L. serriola</i>
<i>R9</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R35</i>	<i>L. virosa</i>
<i>Dm10</i>	<i>L. sativa</i>	<i>Dm36</i>	<i>L. saligna</i>
<i>Dm11</i>	<i>L. serriola</i>	<i>Dm37</i>	<i>L. saligna</i>
<i>R12</i>	<i>L. sativa</i>	<i>Dm38</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm13</i>	<i>L. sativa</i>	<i>Dm39</i>	<i>L. sativa</i>
<i>Dm14</i>	<i>L. sativa</i>	<i>R40</i>	<i>L. sativa</i>
<i>Dm15</i>	<i>L. serriola</i>	<i>R41</i>	<i>L. sativa</i>
<i>Dm16</i>	<i>L. serriola</i>	<i>R42</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm17</i>	<i>L. serriola</i>	<i>Dm43</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm18</i>	<i>L. serriola</i>	<i>Dm44</i>	<i>L. serriola</i>
<i>R19</i>	<i>L. serriola</i> x <i>L. sativa</i>	<i>Dm45</i>	<i>L. saligna</i>
<i>R20</i>	<i>L. virosa</i>	<i>R46</i>	<i>L. saligna</i>
<i>R21</i>	<i>L. virosa</i>	<i>R47</i>	<i>L. saligna</i>
<i>R22</i>	<i>L. serriola</i>	<i>Dm48</i>	<i>L. serriola</i>
<i>R23</i>	<i>L. serriola</i>	<i>R49</i>	<i>L. serriola</i>
<i>Dm24</i>	<i>L. serriola</i>	<i>Dm50</i>	<i>L. sativa</i>
<i>Dm25</i>	<i>L. serriola</i>	<i>Dm51</i>	<i>L. saligna</i>
<i>R26</i>	<i>L. serriola</i>		

Les gènes sont nommés *Dm* lorsqu'ils ont été cartographiés à un seul locus sur le génome de la laitue (28 gènes *Dm* identifiés par Parra *et al.*, 2016).

Les résistances sont nommées 'R-factor' lorsque la résistance est spécifique d'isolats de *B. lactucae* mais qu'elle n'a pas (encore) été démontrée être monogénique ou cartographiée sur le génome (23 facteurs R identifiés par Parra *et al.*, 2016).

Des gènes de résistance à l'oïdium, causé par *Golovinomyces cichoracearum* ont également été identifiés chez *Lactuca sativa* et chez les espèces sauvages *L. serriola*, *L. saligna*, *L. virosa*, *L. perennis*, *L. quercina*, *L. sibirica*, *L. aculeata*, *L. tatarica*, *L. tenerrima* et *L. viminea* (Lebeda *et al.*, 2009; Lebeda and Mieslerova, 2011).

2.4.2. Gestion durable des résistances

Le temps nécessaire pour observer en conditions de culture des événements de contournement des résistances se révèle très variable. Alors que certains gènes de résistance demeurent efficaces après plusieurs décennies d'utilisation intensive, d'autres ont été contournés en quelques années, voire seulement en quelques mois. La durée

nécessaire aux sélectionneurs pour créer et commercialiser une variété porteuse d'un nouveau gène de résistance reste, elle, longue : l'introgession de gènes R dans des cultivars 'élite' prend jusqu'à 15-20 ans *via* la sélection traditionnelle, et parfois plus selon l'origine de la résistance. Cependant, la Sélection Assistée par Marqueurs (SAM) a réduit d'environ 50% le temps nécessaire à la création de nouvelles variétés (Rommens and Kishore, 2000; Schneider *et al.*, 1997; Tanksley *et al.*, 1989). Cette technique permet de tester rapidement le statut (résistant ou sensible) d'un grand nombre d'individus en recherchant la présence de marqueurs moléculaires (RFLP, RAPD, SSR et SNP) liés au gène d'intérêt, plutôt que *via* une évaluation phénotypique (tests d'inoculation en conditions contrôlées ou au champ).

Au cours des années 2000, la notion de « résistance durable », telle que définie par Johnson (1984), s'est progressivement effacée au profit de la notion de « gestion durable des résistances ». Pour Johnson (1984), une résistance est durable si et seulement si elle garde son efficacité suite à son déploiement sur de grandes surfaces et sur une longue durée, dans un environnement favorable au développement de l'agent pathogène. Ainsi définie, la durabilité d'une résistance ne peut en pratique être quantifiée qu'*a posteriori*, après son contournement. Outre cette limite opérationnelle, il est difficile de concevoir la durabilité comme une propriété intrinsèque d'un gène de résistance. Elle résulte plutôt d'une combinaison d'effets opérant de l'échelle du gène à l'échelle du bassin de production. L'objectif de la « gestion durable des résistances » est donc de proposer des stratégies de déploiement des résistances qui permettent de réduire simultanément 1) le développement des épidémies à court terme et 2) la probabilité d'adaptation des agents pathogènes sur le long terme (Burdon *et al.*, 2016). Dans ce contexte, le dilemme du sélectionneur est de choisir, le plus en amont possible des programmes de sélection, les gènes ou les combinaisons de gènes de résistance potentiellement les plus durables. Le dilemme de l'agriculteur consiste lui à déployer de façon optimale, dans le temps et dans l'espace, les variétés résistantes et sensibles à leur disposition pour assurer une production économiquement et écologiquement durable. Cette section se concentre sur le dilemme du sélectionneur -- le dilemme de l'agriculteur sera lui abordé dans le volet sur les associations végétales de la section 3.3. Il faut cependant garder à l'esprit que, dans un objectif de « gestion durable des résistances », dilemme du sélectionneur et dilemme de l'agriculteur sont indissociables.

2.4.2.1. Coûts de virulence et durabilité des résistances

Les gènes d'aviorulence des agents pathogènes sont avant tout impliqués dans diverses fonctions nécessaires à la réalisation des cycles de vie de ces parasites. Leurs produits, détectés par la plante comme signant la présence d'une attaque parasitaire, déclenche une série de réactions de défense (Jones and Dangl, 2006). Le gène de résistance correspondant est un des gènes impliqués dans la détection de ces molécules signature. Dès lors, si une mutation au locus d'aviorulence modifie cette signature au point d'empêcher la reconnaissance du parasite par la plante et ainsi permettre l'infection, elle peut aussi altérer la fonction initiale du gène concerné : c'est le coût de la virulence, payé par le parasite 'mutant' sur les hôtes dépourvus du gène de résistance correspondant. Ce coût de virulence, concept proposé en phytopathologie par van der Plank (1963), est donc un compromis évolutif entre la virulence (avantage à pouvoir infecter un hôte nouveau, et donc à exploiter une niche écologique supplémentaire) et la fitness sur les hôtes sensibles (désavantage de reproduction par rapport aux individus avirulents). Ce coût varie selon la fonction première du gène d'aviorulence (Leach *et al.*, 2001). Les virulences associées à des coûts de fitness importants devraient correspondre à des résistances durables (Brown, 2015).

2.4.2.2. Identifier des facteurs de résistance ou combinaisons de facteurs potentiellement durables

La difficulté à mesurer un coût de fitness associé à une virulence non nécessaire (c'est-à-dire sur hôte sensible) est de dissocier l'effet du gène de virulence de celui du reste du fond génétique. La première démonstration directe d'un tel coût de virulence a été réalisée chez la bactérie pathogène du riz *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, en comparant des lignées isogéniques virulentes et avirulentes (Cruz *et al.*, 2000) : la souche virulente face au gène de résistance *Xa7* se révèle en effet moins performante que la souche avirulente. Cette résistance s'est effectivement avérée plus durable que d'autres conférées par des gènes majeurs dans des essais au champ, et est restée efficace au moins 10 ans (Cruz *et al.*, 2000). Des coûts de fitness associés à la virulence ont ensuite été mis en évidence chez des virus (e.g. Desbiez *et al.*, 2003; Janzac *et al.*, 2010), des bactéries (e.g. Leach *et al.*, 2001) ou des nématodes (e.g. Castagnone-Sereno *et al.*, 2007), mais aussi chez des espèces contrôlées par le cuivre comme l'oomycète responsable du mildiou de la pomme de terre *P. infestans* (Montarry *et al.*, 2010).

Le passage de l'avirulence à la virulence peut provenir de différentes modifications génomiques, allant de la simple mutation nucléotidique jusqu'à une large délétion chromosomique (e.g. Gout *et al.*, 2007), ce qui peut avoir des conséquences sur le niveau du coût de virulence. Chez *P. infestans*, des mutations permettant le passage de avirulent à virulent ont été identifiées dans les effecteurs IPI-O (Chen *et al.*, 2012; Halterman *et al.*, 2010) et AVR2 (Gilroy *et al.*, 2011), qui interagissent respectivement avec les produits des gènes de résistance de la pomme de terre *Rpi-blb1* (RB) et *R2*. Par ailleurs, les coûts liés à l'acquisition de résistance face à des antibiotiques ou des insecticides peuvent être compensés progressivement par d'autres mutations (e.g. Schoustra *et al.*, 2006). Des mécanismes similaires de compensation chez les agents pathogènes de plantes (Yang *et al.*, 2005) pourraient expliquer la présence à fréquence élevée de pathotypes multivirulents (e.g. Goyeau *et al.*, 2006; Montarry *et al.*, 2010). En effet, le coût de virulence doit lui-même être durable (c'est-à-dire difficile à compenser pour l'agent pathogène) pour que la résistance le soit aussi. Si le seul moyen de compensation du coût est la réversion de la virulence, la résistance pourrait alors être durable (e.g. Janzac *et al.*, 2010).

Les résistances majeures qui reconnaissent des effecteurs non essentiels à la fitness du pathogène peuvent être facilement contournées *via* la divergence rapide de la séquence ou même la perte de l'effecteur. Ainsi, dans un contexte agronomique, n'ont été durables que les résistances ciblant des gènes d'avirulence essentiels à la fitness du pathogène (Fawke *et al.*, 2015). De manière générale, il existe plus d'exemples de gènes majeurs de résistance ayant été (ou étant encore) efficaces sur de longues périodes face aux virus et aux nématodes des plantes que face aux champignons ou oomycètes (Kang *et al.*, 2005)... mais virus et nématodes ne sont pas contrôlés par le cuivre.

Les résistances quantitatives (partielles) sont supposées plus durables que les résistances qualitatives (totales). Un plus grand nombre de modifications génomiques (recombinaisons et/ou mutations), impliquant des chemins mutationnels plus complexes, seraient en effet nécessaires pour s'adapter aux résistances conférées par plusieurs QTL de résistance (van den Berg *et al.*, 2014). Toutefois, il existe des exemples (plutôt rares) d'adaptation de populations de parasites à des résistances quantitatives. Dans une synthèse réalisée par Pariaud *et al.* (2009), il est par exemple mentionné que Lehman and Shaner (1997) ont mis en évidence, par évolution expérimentale sur cinq générations de *Puccinia triticina*, la sélection par des cultivars de blé partiellement résistants d'isolats présentant une période de latence plus courte et produisant plus de spores par lésion. Kolmer and Leonard (1986) ont également obtenu des lésions de *Cochliobolus heterostrophus* plus grandes suite à une expérience de sélection artificielle sur des cultivars de maïs présentant des résistances quantitatives. Cowger and Mundt (2002) ont suivi l'agressivité de *Mycosphaerella graminicola* lors d'épidémies sur six cultivars de blé présentant différents niveaux de résistance partielle, et montrent que le plus haut niveau d'agressivité est trouvé sur les cultivars les plus résistants. Delmas *et al.* (2016) ont mis en évidence une adaptation de l'agent responsable du mildiou de la vigne, *P. viticola*, aux résistances partielles portées par les cépages *Regent*, *Prior* et *Bronner*. Andrivon *et al.* (2007) ont pu observer une adaptation des populations de *P. infestans*, agent du mildiou de la pomme de terre, aux variétés les plus cultivées localement, y compris celles qui possèdent un certain niveau de résistance partielle (cas de *Désirée* au Maroc). Montarry *et al.* (2012) ont montré, en faisant évoluer expérimentalement le virus Y de la pomme de terre (PVY) sur des variétés sensible et/ou partiellement résistante, que 1) l'adaptation à une résistance partielle pouvait également être associée à un coût de fitness et que 2) l'alternance entre une variété sensible et une variété résistante permettait d'éviter l'adaptation à la résistance partielle. La largeur du spectre d'action des QTL est une donnée importante. Si les QTL à large spectre n'exercent qu'une faible pression de sélection sur les populations de *V. inaequalis*, les QTL à spectre étroit, plus spécifiques, sélectionnent des souches adaptées (Lê Van *et al.*, 2013). Le spectre d'action des QTL devrait donc être pris en compte dans les schémas de sélection, mais aussi dans la définition des stratégies de déploiement des résistances. Toutefois, des suivis en vergers sur une période de huit ans ont révélé une baisse d'efficacité de QTL à large spectre (F11 et F17) (Caffier *et al.*, 2014) mais une très faible érosion de l'efficacité du QTL spécifique T1 (Caffier *et al.*, 2016).

2.4.2.3. Stratégies génétiques pour une plus grande durabilité des résistances

Pour augmenter la durabilité des résistances, plusieurs stratégies ont été testées : choisir des gènes avec un spectre de reconnaissance large (Chapman *et al.*, 2014; Segretin *et al.*, 2014) ou complémentaire ; cumuler plusieurs gènes R dans une variété (Zhu *et al.*, 2012), construire des populations de plantes hétérogènes (qui peuvent être soit des mélanges variétaux (Zhu *et al.*, 2000) soit des multilignées (Brunner *et al.*, 2012)).

- *Sélectionner des gènes à spectre large ou complémentaire*

Les plantes ont développé des systèmes de défense sophistiqués contre la plupart des agents pathogènes. La sensibilité chez une plante est d'ailleurs beaucoup plus l'exception que la règle. La résistance hôte est la plupart du temps spécifique d'un génotype ou d'un cultivar. Elle est classiquement contrôlée par des gènes de résistance interagissant avec les agents pathogènes selon le modèle gène-pour-gène. A l'opposé, la **résistance non-hôte** désigne la résistance de l'ensemble des génotypes d'une espèce végétale envers tous les génotypes d'un agent pathogène donné (Heath, 2000). La résistance non-hôte est donc le cas le plus fréquent de résistance des plantes. C'est en outre une résistance plus durable que la résistance hôte : personne n'a vu une plante de blé devenir soudainement vulnérable à un parasite inféodé à la luzerne ! C'est pourquoi la compréhension de ses mécanismes et de son déterminisme génétique pourrait à l'avenir permettre de sélectionner des cultivars durablement résistants aux principaux agents pathogènes (Gill *et al.*, 2015; Senthil-Kumar and Mysore, 2013).

Les mécanismes de résistance non-hôte, aussi dénommés « constitutifs », impliquent essentiellement **des défenses passives**, constituées par des barrières physiques à l'infection (e.g. épaisseur de la cuticule, trichomes), c'est-à-dire l'étape la plus en amont de la résistance non-hôte. Les trichomes (poils) présents à la surface des feuilles sont un exemple de barrière physique impliqué dans de nombreuses résistances non-hôte. Leur densité est en partie sous contrôle génétique, ouvrant donc la voie à la sélection de plantes avec une plus forte densité de poils et donc une meilleure résistance aux agents pathogènes (Hauser, 2014). Toutefois, si une forte densité de trichomes favorise la résistance aux insectes, son effet sur les champignons est plus contrasté : tandis que des trichomes endommagés peuvent servir de porte d'entrée à certains champignons (e.g. oïdium de la vigne, *Botrytis cinerea* chez la tomate), certains émettent des exsudats avec des activités anti-fongiques (e.g. chez l'espèce sauvage de pomme de terre *Solanum berthaultii* contre *Phytophthora infestans* ; Hauser, 2014). Ils peuvent également mobiliser **des réactions de défense actives** induites par exemple par des éliciteurs généraux de l'agent pathogène ou « *pathogen-associated molecular patterns* » (PAMP) tels que la flagelline des bactéries (Senthil-Kumar and Mysore, 2013) ou la chitine des champignons (Dangl *et al.*, 2013; Jones and Dangl, 2006). Ces PAMP sont reconnus par des récepteurs de reconnaissances des agents pathogènes ou « *pattern recognition receptors* » (PRR) tels que les récepteurs-like kinases (RLK) ou des récepteurs-like protéines (RLP). C'est le niveau de résistance basale de la plante, et la première étape du modèle en zig-zag (Dangl *et al.*, 2013; Jones and Dangl, 2006) qui formalise les différents niveaux de résistances des plantes, leurs efficacités et leurs spécificités.

L'utilisation de la résistance non-hôte en amélioration variétale demeure spéculative (Gill *et al.*, 2015). L'utilisation des biotechnologies, en particulier des méthodes d'édition des génomes, est évoquée dans la littérature (Dangl *et al.*, 2013; Gill *et al.*, 2015; Senthil-Kumar and Mysore, 2013), tout comme l'était la transgénèse (puis la cisgénèse ; Jacobsen and Schouten, 2007) au début des années 2000 pour introduire des résistances hôtes dans les principales plantes cultivées (Melchers and Stuiver, 2000). La littérature évoque par exemple le transfert des PRR dans des espèces végétales qui en sont dépourvues (Dangl *et al.*, 2013; Senthil-Kumar and Mysore, 2013). Cette stratégie a permis d'obtenir des tomates résistantes à plusieurs bactéries (e.g. *Ralstonia solanacearum* ; Lacombe *et al.*, 2010). Une autre stratégie (*host-induced gene silencing*) consiste à faire produire par des plantes transgéniques des petits ARN qui détruisent les transcrits de l'agent pathogène essentiels à la virulence (Fawke *et al.*, 2015). Les premiers essais ciblent des virus de plantes (voir *review* de Huang *et al.*, 2016). Des exemples plus récents concernent *P. infestans* (Jahan *et al.*, 2015) ou encore *B. lactucae* (Govindarajulu *et al.*, 2015). Enfin, une dernière piste de recherche consiste à modifier, ou à supprimer, des gènes de sensibilité aux agents pathogènes (Dangl *et al.*, 2013; Gawehns *et al.*, 2013). La récente identification de facteurs de sensibilité chez certaines espèces hôtes face à certains agents pathogènes (Boevink *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2016) suggère que leur inactivation pourrait empêcher l'infection (Burdon *et al.*, 2016). Les gènes de résistances récessifs sont des candidats potentiellement intéressants pour la résistance, notamment contre certains ascomycètes mais aussi contre certains oomycètes (Gawehns *et al.*, 2013).

Des approches nouvelles combinant génie génétique et connaissance fine des mécanismes sont également développées dans le cas de résistances hôtes. Ainsi, l'**effectoromique** est une stratégie de sélection de résistances, explorée notamment par plusieurs équipes INRA s'intéressant à *V. inaequalis*, *P. infestans* et *P. capsici*. Elle repose sur une première étape d'identification chez l'agent pathogène d'une protéine d'avirulence indispensable à sa survie et dont la mutation lui serait fatale (donc avec un fort coût de fitness), puis sur une deuxième étape d'identification chez l'hôte du gène de résistance correspondant, qui devrait alors assurer une résistance durable. Cette stratégie nécessite donc une connaissance poussée des génomes, mais aussi une caractérisation des voies et cibles

moléculaires à privilégier. Ainsi, le génome de *P. infestans* présente deux types de régions génomiques : i) des régions fortement répétées avec de nombreux éléments transposables, dans lesquelles les gènes sont très espacés les uns des autres et ne présentent pas de synténie avec ceux d'autres oomycètes séquencés, et ii) des régions faiblement répétées, avec peu d'éléments transposables, et très riches en gènes dont l'ordre est conservé entre les différentes espèces d'oomycètes (Haas *et al.*, 2009; Pais *et al.*, 2013; Tyler *et al.*, 2006). Cette architecture se traduit par une évolution plus lente des régions présentant une forte densité de gènes (Raffaele *et al.*, 2010). Le fait que les effecteurs soient majoritairement localisés dans les régions à évolution rapide explique les fortes capacités d'adaptation de *P. infestans* aux résistances de ses hôtes (Pais *et al.*, 2013). Néanmoins, Vleeshouwers *et al.* (2008) ont utilisé une liste d'effecteurs de *P. infestans* (gènes RXLR) pour rechercher de manière systématique des gènes de résistance impliqués dans des réactions d'hypersensibilité (HR) chez des espèces de Solanacées sauvages. Ils ont ainsi exprimé 54 effecteurs *in planta*, en utilisant l'agroinfection par le PVX. Cela a mené à l'identification de la protéine de résistance Rpi-blb1 chez *Solanum bulbocastanum* et de l'effecteur correspondant chez la pathogène : la protéine AVRblb1. Cette étude a aussi permis d'identifier les gènes de résistance *Rpi-sto1* (chez *S. papita*) et *Rpi-pta1* (chez *S. stoloniferum*) qui sont fonctionnellement équivalents à *Rpi-blb1* mais présentent l'avantage d'être issus d'espèces sexuellement plus compatibles avec la pomme de terre (*S. tuberosum*) que *S. bulbocastanum*. Cela devrait donc faciliter l'introgression de cette résistance dans des variétés commerciales.

Les deux gènes de résistance identifiés chez *S. bulbocastanum*, *Rpi-blb1* et *Rpi-blb2* (Oh *et al.*, 2009), présentent des spectres d'action larges. Comme les gènes d'avirulence correspondants sont également connus, il est possible de suivre l'évolution des allèles de virulence dans les populations de *P. infestans* lors de l'utilisation de ces gènes en agriculture (Pais *et al.*, 2013). Par exemple, Cooke *et al.* (2012) ont montré que la lignée clonale 13_A2 de *P. infestans* possède les allèles d'avirulence des gènes *Avrblb1*, *Avrblb2* et *Avrvnt1*, ce qui suggère que les gènes de résistances correspondants (*Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* et *Rpi-vnt1.1*) peuvent permettre de contrôler ce clone devenu majoritaire en Europe.

- *Pyramider des gènes de résistance différents dans une même variété*

Le pyramidage de gènes de résistance au sein d'une même variété peut permettre de gagner en durabilité (Consortium R. E. X., 2016). Il s'agit d'une stratégie à privilégier lors du travail de sélection. Elle relève en effet des choix qu'il opère dans les schémas de sélection. Pour que cette stratégie soit efficace, il est toutefois nécessaire (mais pas suffisant) que les gènes pyramidés n'aient pas été au préalable utilisés (et surtout contournés) individuellement. Les programmes de sélection n'étant pas nécessairement concertés, il est presque impossible de garantir que cette condition soit satisfaite. D'un point de vue plus fondamental, le pyramidage de gènes devrait être plus efficace face aux agents pathogènes i) avec des capacités de dispersion limitées (cas par exemple des parasites telluriques ; Stuthman *et al.*, 2007) et ii) à reproduction asexuée obligatoire (empêchant la recombinaison d'associer plusieurs facteurs de virulence dans un même génome ; Mundt, 2014). Si les coûts de virulence associés à chacun des gènes de résistance pyramidés sont additifs, le pyramidage a aussi plus de chances d'être efficace. Un tel effet additif a été mis en évidence chez *Xanthomonas axonopolis* pv. *vesicatoria* (Wichmann and Bergelson, 2004), *Phytophthora infestans* (Montarry *et al.*, 2010), *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (Green, 1975) et chez le Tomato mosaic virus (Lanfermeijer *et al.*, 2005).

Nous avons vu plus haut que le pyramidage est la stratégie privilégiée pour la sélection de laitues résistantes au mildiou, mais aussi de vignes résistantes au mildiou et/ou à l'oïdium. Plusieurs études montrent que le pyramidage de gènes peut également avoir un intérêt pour contrôler les populations de *P. infestans*. Chez la pomme de terre, Tomczynska *et al.* (2014) ont identifié un marqueur lié à un gène de résistance présent chez la variété *Sarpo Mira* (*R3* sur le chromosome 9) et ont pyramidé ce gène avec le gène *Rpi-phu1* (de *S. phureja*). Le spectre d'action plus large de cette construction est donc supposé plus durable. Tan *et al.* (2010) ont également montré que le pyramidage (non OGM) de *Rpi-mcd1* et *Rpi-ber* présente une meilleure efficacité que lorsque ces gènes sont utilisés seuls. Chez la tomate, la sélection assistée par marqueurs, qui facilite le pyramidage de gènes, est maintenant possible, du moins pour le gène *Ph-3* pour lequel Wang *et al.* (2016) ont développé un marqueur qui se trouve dans le locus de résistance lui-même. Il a d'ailleurs été montré que l'association entre *Ph-2* et *Ph-3* est plus efficace pour contrôler les populations de *P. infestans* que *Ph-1*, *Ph-2* ou *Ph-3* utilisés seuls (Hansen *et al.*, 2014). Chez le pommier, le pyramidage des QTL *T1*, *F11* et *F17* est une piste intéressante car, en agissant à différentes étapes du cycle infectieux de *V. inaequalis*, cette association est plus efficace que les QTL seuls (Laloi *et al.*, 2017). Toutefois, une efficacité plus grande n'implique pas automatiquement une durabilité accrue.

Plusieurs études, portant sur des virus, des champignons et des nématodes, ont montré le fort effet sur la durabilité du fond génétique de la plante dans lequel un gène majeur de résistance s'exprime. L'association d'un gène majeur et des QTL de résistance partielle s'avère en général plus durable que ce même gène majeur introduit dans un fond génétique sensible (Barbary *et al.*, 2014; Brun *et al.*, 2010; Fournet *et al.*, 2013; Palloix *et al.*, 2009; Quenouille *et al.*, 2013). Un fond génétique partiellement résistant semble réduire suffisamment la taille de la population parasite pour empêcher (*a minima* ralentir fortement) l'adaptation au gène majeur de résistance (Brun *et al.*, 2010). Les résistances durables face à *P. infestans* des variétés de pomme de terre *Sarpo Mira* et *Bzura* seraient dues à une association entre des facteurs de résistances totales et partielles (Plich *et al.*, 2015; Rietman *et al.*, 2012).

Certaines variétés cumulent des facteurs de résistance ciblant différents agents pathogènes. Par exemple, *BRS Tospodoro* est une variété de tomate multirésistante (*Pseudomonas*, *Meloidogyne*, insectes, virus, *Fusarium*, *Verticillium*), bien adaptée aux conditions climatiques du sud du Brésil, de l'Argentine et de l'Uruguay, mais requérant une protection chimique contre *P. infestans* (Giordano *et al.*, 2010). Neder *et al.* (2010) ont également identifié des clones de pomme de terre possédant une double résistance face à *Alternaria solani* et au PVY. Les programmes d'amélioration des cépages de vigne cherchent également à cumuler résistance au mildiou et résistance à l'oïdium. Au sujet des multi-résistances, il est important de signaler que les mécanismes de défense des plantes face aux agents pathogènes biotrophes (qui se nourrissent de tissus vivants et ont souvent une gamme d'hôtes étroite ; Thrower, 1966) et nécrotrophes (qui tuent rapidement les tissus de l'hôte et qui ont souvent une gamme d'hôtes large ; Thrower, 1966) sont souvent distincts et en compétition les uns avec les autres (Glazebrook, 2005; Schneider and Collmer, 2010; Spoel *et al.*, 2007). Les combiner dans une même variété s'avère donc problématique.

- *Construire des variétés hétérogènes*

La durabilité des résistances majeures peut être améliorée en introduisant de la diversité dans les cultures ; cette diversité peut être intra- ou inter-spécifique, et spatiale comme temporelle. Les programmes de création variétale peuvent favoriser la diversité soit par la sélection massale de variétés populations, c'est-à-dire de variétés constituées de mélanges d'individus sélectionnés au champ par les agriculteurs, soit par la création de variétés multilignées, c'est-à-dire des variétés constituées de génotypes phénotypiquement identiques qui présentent uniquement des gènes majeurs différents. Ces dernières ont permis de contrôler avec succès les rouilles des céréales (e.g. Browning and Frey, 1969). Sélectionner des variétés multilignées est toutefois difficile. Les approches d'édition de gènes (e.g. avec des systèmes comme CRISPR/Cas9 ; Belhaj *et al.*, 2015) offrent la possibilité de construire de vraies lignées isogéniques au sein desquelles la seule différence concerne les gènes de résistance. Cependant les approches de transgénèse, rejetées dans de nombreux pays (Rodewald and Trognitz, 2013) et interdites en AB, n'ont été considérées qu'à la marge dans cette expertise. Notons à ce propos que le statut de l'édition de génome, sur le plan réglementaire, reste aujourd'hui encore flou.

Les méthodes « high-tech » ne sont pas le seul moyen de favoriser la diversité génétique intra- ou inter-spécifique des systèmes de culture. La recherche contribue aussi à mettre au point des méthodes de sélection participative et décentralisée permettant une gestion dynamique de la diversité (Pautasso *et al.*, 2013). De plus, traditionnellement, la diversité est favorisée par des méthodes « low-tech » reposant sur des associations végétales de plusieurs variétés, voire plusieurs espèces. Il existe un corpus bibliographique conséquent sur ce sujet ; il est analysé dans le Chapitre 3 (section 3.3).

2.4.2.4. Vers des idéotypes variétaux et des méthodes de sélection spécifiques pour l'AB ?

Traditionnellement, l'agriculture biologique (AB) a cherché à améliorer ses méthodes de production avec des approches agronomiques. La sélection de variétés spécifiques à l'AB est longtemps restée secondaire, d'autant plus que les marchés (consommation, transformation) qu'alimente l'AB recherchent toujours les mêmes qualités d'utilisation, quel que soit le mode de production. A cela peuvent s'ajouter certaines contraintes, comme les signes distinctifs de qualité (AOP, appellations...) qui imposent souvent le choix d'une gamme restreinte de variétés. L'offre en variétés explicitement sélectionnées pour l'AB reste donc faible. Aussi 95% des variétés utilisées en AB ont été sélectionnées pour des itinéraires techniques utilisés en agriculture conventionnels (AC) avec de « forts » niveaux d'intrants.

Les variétés sélectionnées pour l'AC peuvent parfois répondre convenablement en systèmes de production biologique (Le Campion *et al.*, 2015), mais cette adéquation est aléatoire. Effectivement, les traits pertinents diffèrent entre ces deux modes de conduite, notamment en ce qui concerne la nutrition des plantes (matière organique *versus* fertilisants minéraux). De la même façon, l'utilisation de traitements de semences étant restreint en AB, la sélection

de variétés résistantes aux maladies du sol constitue une autre différence importante (van Bueren *et al.*, 2011). Cependant, les efforts actuels de réduction d'emploi des pesticides dans les systèmes de productions 'non biologiques' devraient tendre à rapprocher les besoins des producteurs en AC et en AB, et favoriser ainsi l'émergence d'idéotypes³ adaptés à des conduites à faibles ou très faibles niveaux d'intrants.

En Europe, quelques programmes de sélection variétale sont conduits avec une évaluation en itinéraires de culture AB durant les phases finales de la sélection. Il s'agit notamment de programmes de sélection de céréales, blé notamment, conduits en Autriche, en Allemagne, mais aussi en France (Muellner *et al.*, 2014). Très peu de programmes conduisent des itinéraires AB dès leurs débuts. C'est cependant le cas d'un programme mené en Suisse sur blé depuis 25 ans, qui prend notamment en compte la résistance à des maladies particulièrement problématiques en AB (septoriose, fusarium, rouille).

La plupart de ces programmes reposent sur une interaction étroite entre sélectionneurs et utilisateurs : soit dans la définition des 'cahiers des charges' repris ensuite par les généticiens lors du travail de création du matériel végétal, d'évaluation de celui-ci et de sélection des géotypes les plus performants (sélection 'coopérative' ; Rolland *et al.*, 2015), soit par une implication directe des utilisateurs dans les opérations de création du matériel végétal et/ou de sélection (sélection 'participative' ; Rivière, 2014). Ils débouchent soit sur la création de variétés 'classiques' mais adaptées aux conditions de l'AB (telles les variétés de blé *Skerzzo* et *Hendrix*, inscrites récemment par l'INRA au catalogue français avec une mention 'adaptée à l'AB'), soit sur la constitution de variétés-populations adaptées à un ou quelques environnements particuliers (Rivière, 2014). Ces programmes de sélection décentralisés sont plus à même de prendre en compte l'existence de plus fortes interactions géotype*environnement*itinéraires techniques en AB (van Bueren *et al.*, 2011).

2.4.3. Éléments de conclusion

Pour la plupart des pathosystèmes d'intérêt, en particulier les mildious et la tavelure, il existe des ressources génétiques assez abondantes utilisables en sélection variétale. Ces ressources contiennent souvent des gènes de résistance spécifiques, dont la durabilité s'avère en pratique faible au champ (une à quelques années maximum), et parfois des QTL de résistance quantitative, spécifique ou non. Les résistances vis-à-vis d'autres agents pathogènes ciblés par le cuivre (bactérioses, alternariose des solanacées...) sont en revanche plutôt de type quantitatif.

La sélection pour la résistance est une priorité généralement récente en création variétale, soit pour des questions de concentration des efforts sur d'autres cibles (rendement, qualité agronomique ou d'utilisation), soit du fait d'associations de certains gènes de résistance avec des caractères agronomiquement défavorables (tradivité par exemple), soit du fait de problèmes directement liés à la génétique du caractère (trait polygénique difficile à introgresser, fertilité faible des croisements imposant un recours aux techniques de biologie cellulaire).

Les stratégies de création variétale reposent prioritairement, dès que ceux-ci sont disponibles, sur un ou quelques gènes majeurs de résistance spécifique. Le pyramidage est privilégié (mildiou de la vigne, mildiou de la laitue...), y compris parfois avec des QTL de résistance partielle destinés à renforcer la durabilité de ces pyramides.

Le nombre de variétés résistantes disponibles sur le marché est très variable selon les pathosystèmes : très élevé dans le cas du mildiou de la laitue, il reste faible dans celui du mildiou de la vigne. Un accroissement significatif de cette offre est toutefois attendu dans la décennie à venir. La diffusion de ces variétés résistantes est généralement limitée, ce qui n'empêche pas d'observer de manière plus ou moins récurrente des contournements au champ. Il y a donc encore un travail important à mener pour que les variétés résistantes soient adoptées par les agriculteurs, les distributeurs et les consommateurs.

L'enjeu majeur pour un emploi plus systématique des variétés résistantes reste la gestion de leur durabilité. Cela passe d'un côté par le choix des types et sources de résistance (résistances non-hôtes *a priori* très durables mais difficiles à introduire dans des fonds génétiques 'étrangers', résistances hôtes spécifiques ou non), d'un autre côté par les choix en termes de construction des géotypes eux-mêmes (pyramidage, diversification, multilignées), enfin par des stratégies de déploiement adaptées du matériel végétal ainsi créé (diversification spatiale et temporelle).

³ Idéotype : combinaison idéale de caractères dans un géotype particulier pour remplir un objectif de production pré-déterminé dans un contexte socio-économique donné (Andriveau *et al.*, 2013).

Le recours aux outils modernes issus de la connaissance des mécanismes biologiques sous-jacents (identification des effecteurs impliqués, débouchant sur les techniques d'effectoromique pour l'évaluation rapide de grandes populations ; édition de génomes) pourrait fortement raccourcir les délais d'obtention de nouvelles variétés ou combinaisons génétiques intéressantes, mais la question de leur acceptabilité (en particulier en AB) et le besoin de sélectionner pour des caractères différents selon les systèmes de production (pondération relative des critères, introduction de caractères nouveaux dans des idéotypes spécifiques) restent posés.

Références bibliographiques citées

Références citées dans le texte ; les listes complètes des articles primaires analysés figurent en Annexe.

- Agrios, G.N., 2005. *Plant Pathology*. San Diego: Elsevier Academic Press, 921 p.
- Ali, S.; Bakkeren, G., 2011. Fungal and oomycete effectors - strategies to subdue a host. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 33 (4): 425-446. [Texte intégral](#)
- Andolfo, G.; Sanseverino, W.; Rombauts, S.; Van de Peer, Y.; Bradeen, J.M.; Carputo, D.; Frusciante, L.; Ercolano, M.R., 2013. Overview of tomato (*Solanum lycopersicum*) candidate pathogen recognition genes reveals important *Solanum* R locus dynamics. *New Phytologist*, 197 (1): 223-237. [Texte intégral](#)
- Andrивon, D., 2009. Plantes, parasites et pathologistes : de la compréhension des interactions à la gestion durable des résistances. *Cahiers Agricultures*, 18 (6): 486-492. [Texte intégral](#)
- Andrивon, D.; Corbiere, R.; Lucas, J.M.; Pasco, C.; Gravouille, J.M.; Pelle, R.; Dantec, J.P.; Ellisseche, D., 2003. Resistance to late blight and soft rot in six potato progenies and glycoalkaloid contents in the tubers. *American Journal of Potato Research*, 80 (2): 125-134. [Texte intégral](#)
- Andrивon, D.; Pilet, F.; Montarry, J.; Hafidi, M.; Corbiere, R.; Achbani, E.H.; Pelle, R.; Ellisseche, D., 2007. Adaptation of *Phytophthora infestans* to partial resistance in potato: Evidence from french and moroccan populations. *Phytopathology*, 97 (3): 338-343. [Texte intégral](#)
- Andrивon, D.; Giorgetti, C.; Baranger, A.; Calonnec, A.; Cartolaro, P.; Faivre, R.; Guyader, S.; Lauri, P.E.; Lescourret, F.; Parisi, L.; Ney, B.; Tivoli, B.; Sache, I., 2013. Defining and designing plant architectural ideotypes to control epidemics? *European Journal of Plant Pathology (Special Issue Epidemiology and Canopy Architecture)*, 135 (3): 611-617. [Texte intégral](#)
- Barbary, A.; Palloix, A.; Fazari, A.; Marteu, N.; Castagnone-Sereno, P.; Djian-Caporalino, C., 2014. The plant genetic background affects the efficiency of the pepper major nematode resistance genes Me1 and Me3. *Theoretical and Applied Genetics*, 127 (2): 499-507. [Texte intégral](#)
- Barrière, V.; Lecompte, F.; Nicot, P.C.; Maisonneuve, B.; Tchamitchian, M.; Lescourret, F., 2014. Lettuce cropping with less pesticides. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34 (1): 175-198. [Texte intégral](#)
- Beckerman, J., 2006. Disease susceptibility of common apple cultivars. *Purdue Extension publications*, BP-132-W, 4 p. [Texte intégral](#)
- Belhaj, K.; Chaparro-Garcia, A.; Kamoun, S.; Patron, N.J.; Nekrasov, V., 2015. Editing plant genomes with CRISPR/Cas9. *Current Opinion in Biotechnology*, 32: 76-84. [Texte intégral](#)
- Bellin, D.; Peressotti, E.; Merdinoglu, D.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Adam-Blondon, A.F.; Cipriani, G.; Morgante, M.; Testolin, R.; Di Gaspero, G., 2009. Resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine 'Bianca' is controlled by a major dominant gene causing localised necrosis at the infection site. *Theoretical and Applied Genetics*, 120 (1): 163-176. [Texte intégral](#)
- Berrueta, M.C.; Gimenez, G.; Galvan, G.A.; Borges, A., 2016. New sources of partial resistance to bacterial spot race T2 in processing tomatoes. *Horticultura Brasileira*, 34 (3): 326-332. [Texte intégral](#)
- Black, W.; Mastenbroek, C.; Mills, W.R.; Peterson, L.C., 1953. A proposal for an international nomenclature of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. *Euphytica*, 2 (3): 173-179. [Texte intégral](#)
- Blasi, P.; Blanc, S.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Prado, E.; Ruhl, E.H.; Mestre, P.; Merdinoglu, D., 2011. Construction of a reference linkage map of *Vitis amurensis* and genetic mapping of Rpv8, a locus conferring resistance to grapevine downy mildew. *Theoretical and Applied Genetics*, 123 (1): 43-53. [Texte intégral](#)
- Boevink, P.C.; McLellan, H.; Gilroy, E.M.; Naqvi, S.; He, Q.; Yang, L.N.; Wang, X.D.; Turnbull, D.; Armstrong, M.R.; Tian, Z.D.; Birch, P.R.J., 2016. Oomycetes seek help from the plant: *Phytophthora infestans* effectors target host susceptibility factors. *Molecular Plant*, 9 (5): 636-638. [Texte intégral](#)
- Bosco, L.C.; Heldwein, A.B.; Lucas, D.D.P.; Trentin, G.; Grimm, E.; Loose, L.H., 2009. Forecasting system of late blight occurrence in susceptible and resistant potato clones. *Ciencia Rural*, 39 (4). [Texte intégral](#)
- Bouquet, A., 1980. *Vitis x Muscadinia* hybridization: A new way in grape breeding for disease resistance in France. In: University of California (eds) *Proceedings 3. International symposium grape breeding*, Davis (USA), 1980/06/15-18, 42-61.
- Bouquet, A., 1986. Introduction dans l'espèce *Vitis vinifera* L. d'un caractère de résistance à l'oïdium (*Uncinula necator* Scw. Burr.) issu de l'espèce *Muscadinia rotundifolia* (Michx.). *VigneVini*, 13 (supplémento n°12): 141-146.
- Bouquet, A.; Pauquet, J.; Adam-Blondon A, F.; Torregrosa, L.; Merdinoglu, D.; Wiedemann-Merdinoglu, S., 2000. Vers l'obtention de variétés de vigne résistantes à l'oïdium et au mildiou par les méthodes conventionnelles et biotechnologiques. *Bulletin de l'OIV*, 73 (833-34): 445-452.

- Bouvier, L.; Bourcy, M.; Boulay, M.; Tellier, M.; Guérif, P.; Denancé, C.; Durel, C.-E.; Lespinasse, Y., 2012. A new pear scab resistance gene Rvp1 from the European pear cultivar 'Navara' maps in a genomic region syntenic to an apple scab resistance gene cluster on linkage group 2. *Tree Genetics & Genomes*, 8 (1): 53-60. [Texte intégral](#)
- Bowen, J.K.; Mesarich, C.H.; Bus, V.G.M.; Beresford, R.M.; Plummer, K.M.; Templeton, M.D., 2011. *Venturia inaequalis*: the causal agent of apple scab. *Molecular Plant Pathology*, 12 (2): 105-122. [Texte intégral](#)
- Bradshaw, J.E.; Ramsay, G., 2005. Utilisation of the commonwealth potato collection in potato breeding. *Euphytica*, 146 (1-2): 9-19. [Texte intégral](#)
- Brown, J.K.M., 2015. Durable resistance of crops to disease: A Darwinian perspective. *Annual Review of Phytopathology*, 53: 513-539. [Texte intégral](#)
- Browning, J.A.; Frey, K.J., 1969. Multiline cultivars as a means of disease control. *Annual Review of Phytopathology*, 7: 355-382. [Texte intégral](#)
- Brun, H.; Chevre, A.M.; Fitt, B.D.L.; Powers, S.; Besnard, A.L.; Ermel, M.; Huteau, V.; Marquer, B.; Eber, F.; Renard, M.; Andrivon, D., 2010. Quantitative resistance increases the durability of qualitative resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica napus*. *New Phytologist*, 185 (1): 285-299. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Didelot, F.; Parisi, L., 2008. Effects of apple cultivar susceptibility to *Venturia inaequalis* on scab epidemics in apple orchards. *Crop Protection*, 27 (6): 1009-1019. [Texte intégral](#)
- Brunner, S.; Stirnweis, D.; Quijano, C.D.; Buesing, G.; Herren, G.; Parlange, F.; Barret, P.; Tassy, C.; Sautter, C.; Winzeler, M.; Keller, B., 2012. Transgenic Pm3 multilines of wheat show increased powdery mildew resistance in the field. *Plant Biotechnology Journal*, 10 (4): 398-409. [Texte intégral](#)
- Bryk, H.; Broniarek-Niemiec, A., 2008. Three years of experience with the apple disease control in an organic orchard. *Zemdirbyste-Agriculture*, 95 (3): 395-400. [Texte intégral](#)
- Brylinska, M.; Tomczynska, I.; Jakuczun, H.; Wasilewicz-Flis, I.; Witek, K.; Jones, J.D.G.; Sliwka, J., 2015. Fine mapping of the Rpi-rzc1 gene conferring broad-spectrum resistance to potato late blight. *European Journal of Plant Pathology*, 143 (1): 193-198. [Texte intégral](#)
- Burdon, J.J.; Zhan, J.S.; Barrett, L.G.; Papaix, J.; Thrall, P.H., 2016. Addressing the challenges of pathogen evolution on the world's arable crops. *Phytopathology*, 106 (10): 1117-1127. [Texte intégral](#)
- Bus, V.G.M.; Rikkerink, E.H.A.; Caffier, V.; Durel, C.-E.; Plummer, K.M., 2011. Revision of the nomenclature of the differential host-pathogen interactions of *Venturia inaequalis* and *Malus*. *Annual Review of Phytopathology*, 49: 391-413. [Texte intégral](#)
- Cadle-Davidson, L., 2008. Variation within and between *Vitis* spp. for foliar resistance to the downy mildew pathogen *Plasmopara viticola*. *Plant Disease*, 92 (11): 1577-1584. [Texte intégral](#)
- Caffier, V.; Lasserre-Zuber, P.; Giraud, M.; Lascostes, M.; Stievenard, R.; Lemarquand, A.; van de Weg, E.; Expert, P.; Denance, C.; Didelot, F.; Le Cam, B.; Durel, C.E., 2014. Erosion of quantitative host resistance in the apple x *Venturia inaequalis* pathosystem. *Infection Genetics and Evolution*, 27: 481-489. [Texte intégral](#)
- Caffier, V.; Le Cam, B.; Al Rifai, M.; Bellanger, M.N.; Comby, M.; Denance, C.; Didelot, F.; Expert, P.; Kerdraon, T.; Lemarquand, A.; Ravon, E.; Durel, C.E., 2016. Slow erosion of a quantitative apple resistance to *Venturia inaequalis* based on an isolate-specific Quantitative Trait Locus. *Infection Genetics and Evolution*, 44: 541-548. [Texte intégral](#)
- Calenge, F.; Faure, A.; Goerre, M.; Gebhardt, C.; Van de Weg, W.E.; Parisi, L.; Durel, C.E., 2004. Quantitative trait loci (QTL) analysis reveals both broad-spectrum and isolate-specific QTL for scab resistance in an apple progeny challenged with eight isolates of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, 94 (4): 370-379. [Texte intégral](#)
- Carmeille, A.; Caranta, C.; Dintinger, J.; Prior, P.; Luisetti, J.; Besse, P., 2006. Identification of QTLs for *Ralstonia solanacearum* race 3-phyto type II resistance in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 113 (1): 110-121. [Texte intégral](#)
- Castagnone-Sereno, P.; Bongiovanni, M.; Wajnberg, E., 2007. Selection and parasite evolution: A reproductive fitness cost associated with virulence in the parthenogenetic nematode *Meloidogyne incognita*. *Evolutionary Ecology*, 21 (2): 259-270. [Texte intégral](#)
- Chapman, S.; Stevens, L.J.; Boevink, P.C.; Engelhardt, S.; Alexander, C.J.; Harrower, B.; Champouret, N.; McGeachy, K.; Van Weymers, P.S.M.; Chen, X.W.; Birch, P.R.J.; Hein, I., 2014. Detection of the virulent form of AVR3a from *Phytophthora infestans* following artificial evolution of potato resistance gene R3a. *Plos One*, 9 (10). [Texte intégral](#)
- Chen, A.L.; Liu, C.Y.; Chen, C.H.; Wang, J.F.; Liao, Y.C.; Chang, C.H.; Tsai, M.H.; Hwu, K.K.; Chen, K.Y., 2014. Reassessment of QTLs for late blight resistance in the tomato accession L3708 using a restriction site associated DNA (RAD) linkage map and highly aggressive isolates of *Phytophthora infestans*. *Plos One*, 9 (5). [Texte intégral](#)
- Chen, Q.; Li, H.Y.; Shi, Y.Z.; Beasley, D.; Bizimungu, B.; Goettel, M.S., 2008. Development of an effective protoplast fusion system for production of new potatoes with disease and insect resistance using Mexican wild potato species as gene pools. *Canadian Journal of Plant Science*, 88 (4): 611-619. [Texte intégral](#)
- Chen, W.J.; Delmotte, F.; Richard-Cervera, S.; Douence, L.; Greif, C.; Corio-Costet, M.F., 2007. At least two origins of fungicide resistance in grapevine downy mildew Populations. *Applied and Environmental Microbiology*, 73 (16): 5162-5172. [Texte intégral](#)
- Chen, Y.; Liu, Z.Y.; Halterman, D.A., 2012. Molecular Determinants of resistance activation and suppression by *Phytophthora infestans* effector IPI-O. *Plos Pathogens*, 8 (3). [Texte intégral](#)
- Cho, K.H.; Shin, I.S.; Kim, K.T.; Suh, E.J.; Hong, S.S.; Lee, H.J., 2009. Development of AFLP and CAPS markers linked to the scab resistance gene, Rvn2, in an inter-specific hybrid pear (*Pyrus* spp.). *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 84 (6): 619-624. [Texte intégral](#)
- Chunwongse, J.; Chunwongse, C.; Black, L.; Hanson, P., 2002. Molecular mapping of the Ph-3 gene for late blight resistance in tomato. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 77 (3): 281-286. [Texte intégral](#)

- Clarke, C.R.; Studholme, D.J.; Hayes, B.; Runde, B.; Weisberg, A.; Cai, R.M.; Wroblewski, T.; Daunay, M.C.; Wicker, E.; Castillo, J.A.; Vinatzer, B.A., 2015. Genome-enabled phylogeographic investigation of the quarantine pathogen *Ralstonia solanacearum* race 3 biovar 2 and screening for sources of resistance against its core effectors. *Phytopathology*, 105 (5): 597-607. [Texte intégral](#)
- Colon, L.T.; Budding, D.J.; Keizer, L.C.P.; Pieters, M.M.J., 1995a. Components of resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in eight South American *Solanum* species. *European Journal of Plant Pathology*, 101 (4): 441-456. [Texte intégral](#)
- Colon, L.T.; Jansen, R.C.; Budding, D.J., 1995b. Partial resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in hybrid progenies of four South American *Solanum* species crossed with diploid *S. tuberosum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 90 (5): 691-698. [Texte intégral](#)
- Colton, L.M.; Groza, H.I.; Wielgus, S.M.; Jiang, J.M., 2006. Marker-assisted selection for the broad-spectrum potato late blight resistance conferred by gene RB derived from a wild potato species. *Crop Science*, 46 (2): 589-594. [Texte intégral](#)
- Consortium R. E. X., 2016. Combining selective pressures to enhance the durability of disease resistance genes. *Frontiers in Plant Science*, 7. [Texte intégral](#)
- Cooke, D.E.L.; Cano, L.M.; Raffaele, S.; Bain, R.A.; Cooke, L.R.; Etherington, G.J.; Deahl, K.L.; Farrer, R.A.; Gilroy, E.M.; Goss, E.M.; Grunwald, N.J.; Hein, I.; MacLean, D.; McNicol, J.W.; Randall, E.; Oliva, R.F.; Pel, M.A.; Shaw, D.S.; Squires, J.N.; Taylor, M.C.; Vleeshouwers, V.; Birch, P.R.J.; Lees, A.K.; Kamoun, S., 2012. Genome analyses of an aggressive and invasive lineage of the Irish potato famine pathogen. *PLoS Pathogens*, 8 (10). [Texte intégral](#)
- Cowger, C.; Mundt, C.C., 2002. Aggressiveness of *Mycosphaerella graminicola* isolates from susceptible and partially resistant wheat cultivars. *Phytopathology*, 92 (6): 624-630. [Texte intégral](#)
- Crill, P.; Burgis, D.S.; Jones, J.P., 1972. Relative susceptibility of some tomato genotypes to bacterial spot. *Plant Disease Reporter*, 56 (6): 504-507. [Texte intégral](#)
- Cruz, C.M.V.; Bai, J.F.; Ona, I.; Leung, H.; Nelson, R.J.; Mew, T.W.; Leach, J.E., 2000. Predicting durability of a disease resistance gene based on an assessment of the fitness loss and epidemiological consequences of avirulence gene mutation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97 (25): 13500-13505. [Texte intégral](#)
- Cruz, A.P.Z.; Ferreira, V.; Pianzola, M.J.; Siri, M.I.; Coll, N.S.; Valls, M., 2014. A novel, sensitive method to evaluate potato germplasm for bacterial wilt resistance using a luminescent *Ralstonia solanacearum* reporter strain. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27 (3): 277-285. [Texte intégral](#)
- Danan, S.; Chauvin, J.E.; Caromel, B.; Moal, J.D.; Pelle, R.; Lefebvre, V., 2009. Major-effect QTLs for stem and foliage resistance to late blight in the wild potato relatives *Solanum sparsipilum* and *S. spegazzinii* are mapped to chromosome X. *Theoretical and Applied Genetics*, 119 (4): 705-719. [Texte intégral](#)
- Danan, S.; Veyrieras, J.B.; Lefebvre, V., 2011. Construction of a potato consensus map and QTL meta-analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. *BMC Plant Biology*, 11. [Texte intégral](#)
- Dangl, J.L.; Horvath, D.M.; Staskawicz, B.J., 2013. Pivoting the plant immune system from dissection to deployment. *Science*, 341 (6147): 746-751. [Texte intégral](#)
- de Miranda, B.E.C.; Suassuna, N.D.; Reis, A., 2010. Mating type, mefenoxam sensitivity, and pathotype diversity in *Phytophthora infestans* isolates from tomato in Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45 (7): 671-679. [Texte intégral](#)
- de Souza, M.F.M.; Rodrigues, R.; do Amaral, A.T.; Sudre, C.P., 2008. Resistance to *Xanthomonas* spp. in tomato: Diallel analysis and gene effects estimative in a breeding programme carried out in Brazil. *Journal of Phytopathology*, 156 (11-12): 660-667. [Texte intégral](#)
- Delmas, C.E.L.; Fabre, F.; Jolivet, J.; Mazet, I.D.; Cervera, S.R.; Deliere, L.; Delmotte, F., 2016. Adaptation of a plant pathogen to partial host resistance: Selection for greater aggressiveness in grapevine downy mildew. *Evolutionary Applications*, 9 (5): 709-725. [Texte intégral](#)
- Delmotte, F.; Mestre, P.; Schneider, C.; Kassemeyer, H.H.; Kozma, P.; Richart-Cervera, S.; Rouxel, M.; Deliere, L., 2014. Rapid and multiregional adaptation to host partial resistance in a plant pathogenic oomycete: Evidence from European populations of *Plasmopara viticola*, the causal agent of grapevine downy mildew. *Infection Genetics and Evolution*, 27: 500-508. [Texte intégral](#)
- Denny, T., 2006. Plant pathogenic *Ralstonia* species. In: Gnanamanickam, S.S., eds. *Plant-Associated Bacteria*. Dordrecht: Springer Netherlands, 573-644. [Texte intégral](#)
- Desbiez, C.; Gal-On, A.; Girard, M.; Wipf-Scheibel, C.; Lecoq, H., 2003. Increase in Zucchini yellow mosaic virus symptom severity in tolerant zucchini cultivars is related to a point mutation in P3 protein and is associated with a loss of relative fitness on susceptible plants. *Phytopathology*, 93 (12): 1478-1484. [Texte intégral](#)
- deWit, P.; Lauge, R.; Honee, G.; Joosten, M.; Vossen, P.; KoomanGersmann, M.; Vogelsang, R.; Vervoort, J.J.M., 1997. Molecular and biochemical basis of the interaction between tomato and its fungal pathogen *Cladosporium fulvum*. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 71 (1-2): 137-141. [Texte intégral](#)
- Dogimont, C.; Bendahmane, A.; Chovelon, V.; Boissot, N., 2010. Host plant resistance to aphids in cultivated crops: Genetic and molecular bases, and interactions with aphid populations. *Comptes Rendus Biologies*, 333 (6-7): 566-573. [Texte intégral](#)
- Du, J.; Verzaux, E.; Chaparro-Garcia, A.; Bijsterbosch, G.; Keizer, L.C.P.; Zhou, J.; Liebrand, T.W.H.; Xie, C.H.; Govers, F.; Robatzek, S.; van der Vossen, E.A.G.; Jacobsen, E.; Visser, R.G.F.; Kamoun, S.; Vleeshouwers, V., 2015. Elicitin recognition confers enhanced resistance to *Phytophthora infestans* in potato. *Nature Plants*, 1 (4). [Texte intégral](#)
- Duarte, H.S.S.; Zambolim, L.; Mizubuti, E.S.G.; Padua, J.G.; Ribeiro, J.I.; Carmo, E.L.; Nogueira, A.F., 2012. The field resistance of potato cultivars to foliar late blight and its relationship with foliage maturity type and skin type in Brazil. *Australasian Plant Pathology*, 41 (2): 139-155. [Texte intégral](#)
- Duarte, H.S.S.; Zambolim, L.; Rodrigues, F.A.; Paul, P.A.; Padua, J.G.; Ribeiro, J.I.; Junior, A.F.N.; Rosado, A.W.C., 2014. Field resistance of potato cultivars to foliar early blight and its relationship with foliage maturity and tuber skin types. *Tropical Plant Pathology*, 39 (4): 294-306. [Texte intégral](#)

- Durel, C.E.; Calenge, F.; Parisi, L.; van de Weg, W.E.; Kodde, L.P.; Liebhard, R.; Gessler, C.; Thiermann, M.; Dunemann, F.; Gennari, F.; Tartarini, S.; Lespinasse, Y., 2004. An overview of the position and robustness of scab resistance QTLs and major genes by aligning genetic maps of five apple progenies. *Acta Horticulturae*, 663: 135-140. [Texte intégral](#)
- Durel, C.E.; Parisi, L.; Laurens, F.; Van de Weg, W.E.; Liebhard, R.; Jourjon, M.F., 2003. Genetic dissection of partial resistance to race 6 of *Venturia inaequalis* in apple. *Genome*, 46 (2): 224-234. [Texte intégral](#)
- Elphinstone, J.G., 2005. The current bacterial wilt situation: a global view. In: Allen, C.; Prior, P.; Hayward, A.C., eds. *Bacterial wilt disease and the Ralstonia solanacearum species complex*. St. Paul: APS Press, 9-28.
- Fawke, S.; Doumane, M.; Schornack, S., 2015. Oomycete interactions with plants: Infection strategies and resistance principles. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79 (3): 263-280. [Texte intégral](#)
- Feechan, A.; Anderson, C.; Torregrosa, L.; Jermakow, A.; Mestre, P.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Merdinoglu, D.; Walker, A.R.; Cadle-Davidson, L.; Reisch, B.; Aubourg, S.; Bentahar, N.; Shrestha, B.; Bouquet, A.; Adam-Blondon, A.F.; Thomas, M.R.; Dry, I.B., 2013. Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild north American grapevine species *Muscadina rotundifolia* identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine. *Plant Journal*, 76 (4): 661-674. [Texte intégral](#)
- Feechan, A.; Kocsis, M.; Riaz, S.; Zhang, W.; Gadoury, D.M.; Walker, M.A.; Dry, I.B.; Reisch, B.; Cadle-Davidson, L., 2015. Strategies for RUN1 deployment using RUN2 and REN2 to manage grapevine powdery mildew informed by studies of race specificity. *Phytopathology*, 105 (8): 1104-1113. [Texte intégral](#)
- Fischer, C., 2000. Multiple resistant apple cultivars and consequences for apple breeding in the future. *Acta Horticulturae*, 538: 229-234. [Texte intégral](#)
- Flier, W.G.; Turkensteen, L.J.; van den Bosch, G.B.M.; Vereijken, P.F.G.; Mulder, A., 2001. Differential interaction of *Phytophthora infestans* on tubers of potato cultivars with different levels of blight resistance. *Plant Pathology*, 50 (3): 292-301. [Texte intégral](#)
- Flier, W.G.; van den Bosch, G.B.M.; Turkensteen, L.J., 2003. Stability of partial resistance in potato cultivars exposed to aggressive strains of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology*, 52 (3): 326-337. [Texte intégral](#)
- Flor, H.H., 1971. Current Status of the gene-for-gene Concept. *Annual Review of Phytopathology*, 9: 275-296. [Texte intégral](#)
- Foolad, M.R.; Merk, H.L.; Ashrafi, H., 2008. Genetics, genomics and breeding of late blight and early blight resistance in tomato. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27 (2): 75-107. [Texte intégral](#)
- Foolad, M.R.; Sullenberger, M.T.; Ohlson, E.W.; Gugino, B.K., 2014. Response of accessions within tomato wild species, *Solanum pimpinellifolium* to late blight. *Plant Breeding*, 133 (3): 401-411. [Texte intégral](#)
- Forbes, G.A., 2012. Using host resistance to manage potato late blight with particular reference to developing countries. *Potato Research*, 55 (3-4): 205-216. [Texte intégral](#)
- Fournet, S.; Kerlan, M.C.; Renault, L.; Dantec, J.P.; Rouaux, C.; Montarry, J., 2013. Selection of nematodes by resistant plants has implications for local adaptation and cross-virulence. *Plant Pathology*, 62 (1): 184-193. [Texte intégral](#)
- Fry, W., 2008. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. *Molecular Plant Pathology*, 9 (3): 385-402. [Texte intégral](#)
- Gallegly, M.E., 1960. Resistance to the late blight fungus in tomato. In: *Proceedings of plant science seminar*, Camden, New Jersey (USA). 113-135.
- Gallegly, M.E.; Marvel, M.E., 1955. Inheritance of resistance to tomato race-0 of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology*, 45: 103-109.
- Gawehns, F.; Cornelissen, B.J.C.; Takken, F.L.W., 2013. The potential of effector-target genes in breeding for plant innate immunity. *Microbial Biotechnology*, 6 (3): 223-229. [Texte intégral](#)
- Gebhardt, C., 2004. Potato genetics: molecular maps and more in biotechnology in agriculture and forestry. In: Nagata, T.; Lörz, H.; Widholm, J.M., eds. *Molecular Marker Systems*, Vol. 55. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 215-227. [Texte intégral](#)
- Gebhardt, C., 2013. Bridging the gap between genome analysis and precision breeding in potato. *Trends in Genetics*, 29 (4): 248-256. [Texte intégral](#)
- Gessler, C.; Patocchi, A.; Sansavini, S.; Tartarini, S.; Gianfranceschi, L., 2006. *Venturia inaequalis* resistance in apple. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25 (6): 473-503. [Texte intégral](#)
- Gessler, C.; Pertot, I., 2012. Vf scab resistance of *Malus*. *Trees-Structure and Function*, 26 (1): 95-108. [Texte intégral](#)
- Gessler, C.; Pertot, I.; Perazzolli, M., 2011. *Plasmopara viticola*: a review of knowledge on downy mildew of grapevine and effective disease management. *Phytopathologia Mediterranea*, 50 (1): 3-44. [Texte intégral](#)
- Gill, U.S.; Lee, S.; Mysore, K.S., 2015. Host versus nonhost resistance: Distinct wars with similar arsenals. *Phytopathology*, 105 (5): 580-587. [Texte intégral](#)
- Gilroy, E.M.; Breen, S.; Whisson, S.C.; Squires, J.; Hein, I.; Kaczmarek, M.; Turnbull, D.; Boevink, P.C.; Lokossou, A.; Cano, L.M.; Morales, J.; Avrova, A.O.; Pritchard, L.; Randall, E.; Lees, A.; Govers, F.; van West, P.; Kamoun, S.; Vleeshouwers, V.; Cooke, D.E.L.; Birch, P.R.J., 2011. Presence/absence, differential expression and sequence polymorphisms between PiAVR2 and PiAVR2-like in *Phytophthora infestans* determine virulence on R2 plants. *New Phytologist*, 191 (3): 763-776. [Texte intégral](#)
- Giordano, L.D.; Boiteux, L.S.; Quezado-Duval, A.M.; Fonseca, M.E.D.; Resende, F.V.; Reis, A.; Gonzalez, M.; Marcos, W.; Mendonca, N.J.L., 2010. 'BRS Tospodoro': a high lycopene processing tomato cultivar adapted to organic cropping systems and with multiple resistance to pathogens. *Horticultura Brasileira*, 28 (2): 241-245. [Texte intégral](#)
- Gladieux, P.; Zhang, X.G.; Roldan-Ruiz, I.; Caffier, V.; Leroy, T.; Devaux, M.; Van Glabeke, S.; Coart, E.; Le Cam, B., 2010. Evolution of the population structure of *Venturia inaequalis*, the apple scab fungus, associated with the domestication of its host. *Molecular Ecology*, 19 (4): 658-674. [Texte intégral](#)

- Glazebrook, J., 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 205-227. [Texte intégral](#)
- Gout, L.; Kuhn, M.L.; Vincenot, L.; Bernard-Samain, S.; Cattolico, L.; Barbetti, M.; Moreno-Rico, O.; Balesdent, M.H.; Rouxel, T., 2007. Genome structure impacts molecular evolution at the AvrLm1 avirulence locus of the plant pathogen *Leptosphaeria maculans*. *Environmental Microbiology*, 9 (12): 2978-2992. [Texte intégral](#)
- Govindarajulu, M.; Epstein, L.; Wroblewski, T.; Michelmore, R.W., 2015. Host-induced gene silencing inhibits the biotrophic pathogen causing downy mildew of lettuce. *Plant Biotechnology Journal*, 13 (7): 875-883. [Texte intégral](#)
- Goyeau, H.; Park, R.; Schaeffer, B.; Lannou, C., 2006. Distribution of pathotypes with regard to host cultivars in French wheat leaf rust populations. *Phytopathology*, 96 (3): 264-273. [Texte intégral](#)
- GRAB - Groupe de recherche en agriculture biologique, 2016. Guide INRA-GRAB « Sensibilités des fruitiers, suivez le guide ! », 16 p. [Texte intégral](#)
- Green, G.J., 1975. Virulence changes in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Canada. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 53 (14): 1377-1386. [Texte intégral](#)
- Grunwald, N.J.; Montes, G.R.; Saldana, H.L.; Covarrubias, O.A.R.; Fry, W.E., 2002. Potato late blight management in the Toluca Valley: Field validation of SimCast modified for cultivars with high field resistance. *Plant Disease*, 86 (10): 1163-1168. [Texte intégral](#)
- Haas, B.J.; Kamoun, S.; Zody, M.C.; Jiang, R.H.Y.; Handsaker, R.E.; Cano, L.M.; Grabherr, M.; Kodira, C.D.; Raffaele, S.; Torto-Alalibo, T.; Bozkurt, T.O.; Ah-Fong, A.M.V.; Alvarado, L.; Anderson, V.L.; Armstrong, M.R.; Avrova, A.; Baxter, L.; Beynon, J.; Boevink, P.C.; Bollmann, S.R.; Bos, J.I.B.; Bulone, V.; Cai, G.H.; Cakir, C.; Carrington, J.C.; Chawner, M.; Conti, L.; Costanzo, S.; Ewan, R.; Fahlgren, N.; Fischbach, M.A.; Fugelstad, J.; Gilroy, E.M.; Gnerre, S.; Green, P.J.; Grenville-Briggs, L.J.; Griffith, J.; Grunwald, N.J.; Horn, K.; Horner, N.R.; Hu, C.H.; Huitema, E.; Jeong, D.H.; Jones, A.M.E.; Jones, J.D.G.; Jones, R.W.; Karlsson, E.K.; Kunjeti, S.G.; Lamour, K.; Liu, Z.Y.; Ma, L.J.; MacLean, D.; Chibucos, M.C.; McDonald, H.; McWalters, J.; Meijer, H.J.G.; Morgan, W.; Morris, P.F.; Munro, C.A.; O'Neill, K.; Ospina-Giraldo, M.; Pinzon, A.; Pritchard, L.; Ramsahoye, B.; Ren, Q.H.; Restrepo, S.; Roy, S.; Sadanandom, A.; Savidor, A.; Schornack, S.; Schwartz, D.C.; Schumann, U.D.; Schwessinger, B.; Seyer, L.; Sharpe, T.; Silvar, C.; Song, J.; Studholme, D.J.; Sykes, S.; Thines, M.; van de Vondervoort, P.J.I.; Phuntumart, V.; Wawra, S.; Weide, R.; Win, J.; Young, C.; Zhou, S.G.; Fry, W.; Meyers, B.C.; van West, P.; Ristaino, J.; Govers, F.; Birch, P.R.J.; Whisson, S.C.; Judelson, H.S.; Nussbaum, C., 2009. Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans*. *Nature*, 461 (7262): 393-398. [Texte intégral](#)
- Halterman, D.A.; Chen, Y.; Sopee, J.; Berduo-Sandoval, J.; Sanchez-Perez, A., 2010. Competition between *Phytophthora infestans* effectors leads to increased aggressiveness on plants containing broad-spectrum late blight resistance. *Plos One*, 5 (5). [Texte intégral](#)
- Hansen, Z.R.; Small, I.M.; Mutschler, M.; Fry, W.E.; Smart, C.D., 2014. Differential Susceptibility of 39 tomato varieties to *Phytophthora infestans* clonal lineage US-23. *Plant Disease*, 98 (12): 1666-1670. [Texte intégral](#)
- Hauser, M.T., 2014. Molecular basis of natural variation and environmental control of trichome patterning. *Frontiers in Plant Science*, 5. [Texte intégral](#)
- Haverkort, A.J.; Boonekamp, P.M.; Hutten, R.; Jacobsen, E.; Lotz, L.A.P.; Kessel, G.J.T.; Visser, R.G.F.; van der Vossen, E.A.G., 2008. Societal costs of late blight in potato and prospects of durable resistance through cisgenic modification. *Potato Research*, 51 (1): 47-57. [Texte intégral](#)
- Haverkort, A.J.; Struik, P.C.; Visser, R.G.F.; Jacobsen, E., 2009. Applied biotechnology to combat late blight in potato caused by *Phytophthora infestans*. *Potato Research*, 52 (3): 249-264. [Texte intégral](#)
- Hawkes, J.G., 1994. Origins of cultivated potatoes and species relationships. In: Bradshaw, J.E.; Mackay, G.R., eds. *Potato genetics*. Wallingford: CAB International, 3-42.
- Heath, M.C., 2000. Nonhost resistance and nonspecific plant defenses. *Current Opinion in Plant Biology*, 3 (4): 315-319. [Texte intégral](#)
- Hoffmann, S.; Di Gaspero, G.; Kovacs, L.; Howard, S.; Kiss, E.; Galbacs, Z.; Testolin, R.; Kozma, P., 2008. Resistance to *Erysiphe necator* in the grapevine 'Kishmish vatkana' is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth. *Theoretical and Applied Genetics*, 116 (3): 427-438. [Texte intégral](#)
- Huang, J.; Yang, M.L.; Zhang, X.M., 2016. The function of small RNAs in plant biotic stress response. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58 (4): 312-327. [Texte intégral](#)
- Huet, G., 2014. Breeding for resistances to *Ralstonia solanacearum*. *Frontiers in Plant Science*, 5. [Texte intégral](#)
- Hutton, S.F.; Scott, J.W.; Yang, W.C.; Sim, S.C.; Francis, D.M.; Jones, J.B., 2010. Identification of QTL associated with resistance to bacterial spot race T4 in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 121 (7): 1275-1287. [Texte intégral](#)
- Ilott, T.W.; Durgan, M.E.; Michelmore, R.W., 1987. Genetics of virulence in Californian populations of *Bremia lactucae* (lettuce downy mildew). *Phytopathology*, 77: 1381-1386. [Texte intégral](#)
- Inglis, D.A.; Brown, C.R.; Gundersen, B.G.; Porter, L.D.; Miller, J.S.; Johnson, D.A.; Lozoya-Saldana, H.; Haynes, K.G., 2007. Assessment of *Solanum hougasii* in Washington and Mexico as a source of resistance to late blight. *American Journal of Potato Research*, 84 (3): 217-228. [Texte intégral](#)
- Jacobsen, E.; Schouten, H.J., 2007. Cisgenesis strongly improves introgression breeding and induced translocation breeding of plants. *Trends in Biotechnology*, 25 (5): 219-223. [Texte intégral](#)
- Jahan, S.N.; Asman, A.K.M.; Corcoran, P.; Fogelqvist, J.; Vetukuri, R.R.; Dixelius, C., 2015. Plant-mediated gene silencing restricts growth of the potato late blight pathogen *Phytophthora infestans*. *Journal of Experimental Botany*, 66 (9): 2785-2794. [Texte intégral](#)
- Janzac, B.; Montarry, J.; Palloix, A.; Navaud, O.; Moury, B., 2010. A Point mutation in the polymerase of potato virus Y confers virulence toward the Pvr4 resistance of pepper and a high competitiveness cost in susceptible cultivar. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23 (6): 823-830. [Texte intégral](#)

- Johnson, R., 1984. A critical analysis of durable resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 22: 309-330. [Texte intégral](#)
- Jones, J.D.G.; Dangl, J.L., 2006. The plant immune system. *Nature*, 444 (7117): 323-329. [Texte intégral](#)
- Joosten, M.; de Wit, P., 1999. The tomato - *Cladosporium fulvum* interaction: A versatile experimental system to study plant-pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 37: 335-367. [Texte intégral](#)
- Jurges, G.; Kassemeyer, H.H.; Durrenberger, M.; Duggelin, M.; Nick, P., 2009. The mode of interaction between *Vitis* and *Plasmopara viticola* Berk. & Curt. Ex de Bary depends on the host species. *Plant Biology*, 11 (6): 886-898. [Texte intégral](#)
- Kamoun, S.; Furzer, O.; Jones, J.D.G.; Judelson, H.S.; Ali, G.S.; Dalio, R.J.D.; Roy, S.G.; Schena, L.; Zambounis, A.; Panabieres, F.; Cahill, D.; Ruocco, M.; Figueiredo, A.; Chen, X.R.; Hulvey, J.; Stam, R.; Lamour, K.; Gijzen, M.; Tyler, B.M.; Grunwald, N.J.; Mukhtar, M.S.; Tome, D.F.A.; Tor, M.; Van den Ackerveken, G.; McDowell, J.; Daayf, F.; Fry, W.E.; Lindqvist-Kreuze, H.; Meijer, H.J.G.; Petre, B.; Ristaino, J.; Yoshida, K.; Birch, P.R.J.; Govers, F., 2015. The top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 16 (4): 413-434. [Texte intégral](#)
- Kang, B.C.; Yeam, I.; Jahn, M.M., 2005. Genetics of plant virus resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 581-621. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Baumgartner, I.O.; Leumann, L.; Frey, J.E.; Patocchi, A., 2013. Progress in pyramiding disease resistances in apple breeding. *Acta Horticulturae*, 976: 487-491. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Baumgartner, I.O.; Leumann, L.; Lussi, L.; Schutz, S.; Patocchi, A., 2014a. Breeding high quality apples with fire blight resistance. *Acta Horticulturae*, 1056: 225-230. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Franck, L.; Baumgartner, I.O.; Patocchi, A.; Frey, J.E., 2011. Breeding for fire blight resistance in apple. *Acta Horticulturae*, 896: 385-389. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Schutz, S.; Baumgartner, I.O.; Schaad, J.; Kost, T.; Broggin, G.; Patocchi, A., 2014b. Breeding fire blight resistant apple varieties. *Agrarforschung Schweiz*, 5 (10): 414-421.
- Kellerhals, M.; Szekely, T.; Sauer, C.; Frey, J.E.; Patocchi, A., 2009. Pyramiding scab resistances in apple breeding. *Erwerbs-Obstbau*, 51 (1): 21-28. [Texte intégral](#)
- Khajuria, Y.P.; Kaul, S.; Wafai, B.A.; Dhar, M.K., 2014. Screening of apple germplasm of Kashmir Himalayas for scab resistance genes. *Indian Journal of Biotechnology*, 13 (4): 448-454. [Texte intégral](#)
- Kolmer, J.A.; Leonard, K.J., 1986. Genetic selection and adaptation of *Cochliobolus heterostrophus* to corn hosts with partial resistance. *Phytopathology*, 76 (8): 774-777. [Texte intégral](#)
- Kunkeaw, S.; Tan, S.; Coaker, G., 2010. Molecular and evolutionary analyses of *Pseudomonas syringae* pv. tomato Race 1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23 (4): 415-424. [Texte intégral](#)
- Lacombe, S.; Rougon-Cardoso, A.; Sherwood, E.; Peeters, N.; Dahlbeck, D.; van Esse, H.P.; Smoker, M.; Rallapalli, G.; Thomma, B.; Staskawicz, B.; Jones, J.D.G.; Zipfel, C., 2010. Interfamily transfer of a plant pattern-recognition receptor confers broad-spectrum bacterial resistance. *Nature Biotechnology*, 28 (4): 365-U94. [Texte intégral](#)
- Laloi, G.; Vergne, E.; Durel, C.E.; Le Cam, B.; Caffier, V., 2017. Efficiency of pyramiding of three quantitative resistance loci to apple scab. *Plant Pathology*, 66 (3): 412-422. [Texte intégral](#)
- Lanfermeijer, F.C.; Warmink, J.; Hille, J., 2005. The products of the broken Tm-2 and the durable Tm-2(2) resistance genes from tomato differ in four amino acids. *Journal of Experimental Botany*, 56 (421): 2925-2933. [Texte intégral](#)
- Laterrot, H., 1994. NILs of tomato except for Ph-2 gene. *Report of the Tomato Genetics Cooperative*, 44: 21.
- Laurens, F.; Chevalier, M.; Dolega, E.; Gennari, F.; Goerre, M.; Fischer, C.; Kellerhals, M.; Lateur, M.; Lefrancq, B.; Parisi, L.; Schouten, H.J.; Tartarini, S., 2004. Local European cultivars as sources of durable scab resistance in apple. *Acta Horticulturae*, (663): 115-121. [Texte intégral](#)
- Lawson, V.F.; Summers, W.L., 1984. Disease reaction of diverse sources of *Lycopersicon* to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* pepper strain race2. *Plant Disease*, 68 (2): 117-119. [Texte intégral](#)
- Le Champion, A.; Oury, F.X.; Morlais, J.Y.; Walczak, P.; Bataillon, P.; Gardet, O.; Gilles, S.; Pichard, A.; Rolland, B., 2014. Is low-input management system a good selection environment to screen winter wheat genotypes adapted to organic farming? *Euphytica*, 199 (1-2): 41-56. [Texte intégral](#)
- Lê Van, A.; Caffier, V.; Lasserre-Zuber, P.; Chauveau, A.; Brunel, D.; Le Cam, B.; Durel, C.E., 2013. Differential selection pressures exerted by host resistance quantitative trait loci on a pathogen population: a case study in an apple *Venturia inaequalis* pathosystem. *New Phytologist*, 197 (3): 899-908. [Texte intégral](#)
- Lê Van, A.; Gladieux, P.; Lemaire, C.; Cornille, A.; Giraud, T.; Durel, C.E.; Caffier, V.; Le Cam, B., 2012. Evolution of pathogenicity traits in the apple scab fungal pathogen in response to the domestication of its host. *Evolutionary Applications*, 5 (7): 694-704. [Texte intégral](#)
- Leach, J.E.; Cruz, C.M.V.; Bai, J.F.; Leung, H., 2001. Pathogen fitness penalty as a predictor of durability of disease resistance genes. *Annual Review of Phytopathology*, 39: 187-224. [Texte intégral](#)
- Lebeau, A.; Daunay, M.C.; Frary, A.; Palloix, A.; Wang, J.F.; Dintinger, J.; Chiroleu, F.; Wicker, E.; Prior, P., 2011. Bacterial wilt resistance in tomato, pepper, and eggplant: Genetic resources respond to diverse strains in the *Ralstonia solanacearum* species complex. *Phytopathology*, 101 (1): 154-165. [Texte intégral](#)
- Lebeau, A.; Gouy, M.; Daunay, M.C.; Wicker, E.; Chiroleu, F.; Prior, P.; Frary, A.; Dintinger, J., 2013. Genetic mapping of a major dominant gene for resistance to *Ralstonia solanacearum* in eggplant. *Theoretical and Applied Genetics*, 126 (1): 143-158. [Texte intégral](#)
- Lebecka, R.; Sobkowiak, S.; Zimnoch-Guzowska, E., 2006. Resistance of potato tubers to a highly aggressive isolate of *Phytophthora infestans* in relation to tuber age. *Potato Research*, 49 (2): 99-107. [Texte intégral](#)

- Lebeda, A.; Dolezalova, I.; Ferakova, V.; Astley, D., 2004. Geographical distribution of wild *Lactuca* species (Asteraceae, Lactuceae). *Botanical Review*, 70 (3): 328-356. [Texte intégral](#)
- Lebeda, A.; Dolezalova, I.; Kristkova, E.; Kitner, M.; Petzelova, I.; Mieslerova, B.; Novotna, A., 2009. Wild *Lactuca* germplasm for lettuce breeding: current status, gaps and challenges. *Euphytica*, 170 (1-2): 15-34. [Texte intégral](#)
- Lebeda, A.; Mieslerova, B., 2011. Taxonomy, distribution and biology of lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum* sensu stricto). *Plant Pathology*, 60 (3): 400-415. [Texte intégral](#)
- Lebeda, A.; Zinkernagel, V., 2003. Evolution and distribution of virulence in the German population of *Bremia lactucae*. *Plant Pathology*, 52 (1): 41-51. [Texte intégral](#)
- Lehman, J.S.; Shaner, G., 1997. Selection of populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* for shortened latent period on a partially resistant wheat cultivar. *Phytopathology*, 87 (2): 170-176. [Texte intégral](#)
- Lemaire, C.; De Gracia, M.; Leroy, T.; Michalecka, M.; Lindhard-Pedersen, H.; Guerin, F.; Gladioux, P.; Le Cam, B., 2016. Emergence of new virulent populations of apple scab from nonagricultural disease reservoirs. *New Phytologist*, 209 (3): 1220-1229. [Texte intégral](#)
- Li, J.M.; Liu, L.; Bai, Y.L.; Finkers, R.; Wang, F.; Du, Y.C.; Yang, Y.H.; Xie, B.Y.; Visser, R.G.F.; van Heusden, A.W., 2011. Identification and mapping of quantitative resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in *Solanum habrochaites* LA1777. *Euphytica*, 179 (3): 427-438. [Texte intégral](#)
- Liu, Z.Y.; Halterman, D., 2009. Different genetic mechanisms control foliar and tuber resistance to *Phytophthora infestans* in wild potato *Solanum verrucosum*. *American Journal of Potato Research*, 86 (6): 476-480. [Texte intégral](#)
- MAAARO - Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et des Affaires rurales de l'Ontario, 2008. Publication 310F : Lutte intégrée contre les ennemis du pommier. [Texte intégral](#)
- Machida-Hirano, R., 2015. Diversity of potato genetic resources. *Breeding Science*, 65 (1): 26-40. [Texte intégral](#)
- Maisonneuve, B.; de Vallavieille-Pope, C.; Pitrat, M., 2006. Epidémiologie du mildiou (*Bremia lactucae*) dans une culture de laitue associant une lignée résistante et une variété sensible. 6. *Rencontres de Phytopathologie/Mycologie de la Société Française de Phytopathologie*, Aussois (France), 2006/01/15-19.
- Mallard, S.; Cantet, M.; Massire, A.; Bachellez, A.; Ewert, S.; Lefebvre, V., 2013. A key QTL cluster is conserved among accessions and exhibits broad-spectrum resistance to *Phytophthora capsici*: a valuable locus for pepper breeding. *Molecular Breeding*, 32 (2): 349-364. [Texte intégral](#)
- Mangin, B.; Thoquet, P.; Olivier, J.; Grimsley, N.H., 1999. Temporal and multiple quantitative trait loci analyses of resistance to bacterial wilt in tomato permit the resolution of linked loci. *Genetics*, 151 (3): 1165-1172. [Texte intégral](#)
- Marco, G.M.; Stall, R.E., 1983. Control of bacterial spot of pepper initiated by strains of *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* that differ in sensitivity to copper. *Plant Disease*, 67 (7): 779-781. [Texte intégral](#)
- Martin, G.B.; Brommonschenkel, S.H.; Chunwongse, J.; Frary, A.; Ganai, M.W.; Spivey, R.; Wu, T.Y.; Earle, E.D.; Tanksley, S.D., 1993. Map-based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato. *Science*, 262 (5138): 1432-1436. [Texte intégral](#)
- Melchers, L.S.; Stuijver, M.H., 2000. Novel genes for disease-resistance breeding. *Current Opinion in Plant Biology*, 3 (2): 147-152. [Texte intégral](#)
- Merdinoglu, D.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Coste, P.; Dumas, V.; Haetty, S.; Butterlin, G.; Greif, C., 2003. Genetic analysis of downy mildew resistance derived from *Muscadinia rotundifolia*. *Acta Horticulturae*, 603: 451-456. [Texte intégral](#)
- Merk, H.L.; Ashrafi, H.; Foolad, M.R., 2012. Selective genotyping to identify late blight resistance genes in an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. *Euphytica*, 187 (1): 63-75. [Texte intégral](#)
- Michelmore, R.; Wong, J., 2008. Classical and molecular genetics of *Bremia lactucae*, cause of lettuce downy mildew. *European Journal of Plant Pathology*, 122 (1): 19-30. [Texte intégral](#)
- Montarry, J.; Cartier, E.; Jacquemond, M.; Palloix, A.; Moury, B., 2012. Virus adaptation to quantitative plant resistance: erosion or breakdown? *Journal of Evolutionary Biology*, 25 (11): 2242-2252. [Texte intégral](#)
- Montarry, J.; Hamelin, F.M.; Glais, I.; Corbi, R.; Andrivon, D., 2010. Fitness costs associated with unnecessary virulence factors and life history traits: evolutionary insights from the potato late blight pathogen *Phytophthora infestans*. *Bmc Evolutionary Biology*, 10. [Texte intégral](#)
- Moreau, P.; Thoquet, P.; Olivier, J.; Laterrot, H.; Grimsley, N., 1998. Genetic mapping of Ph-2, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans* in tomato. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 11 (4): 259-269. [Texte intégral](#)
- Mosquera, T.; Alvarez, M.F.; Jimenez-Gomez, J.M.; Muktar, M.S.; Paulo, M.J.; Steinemann, S.; Li, J.Q.; Draffehn, A.; Hofmann, A.; Lubeck, J.; Strahwald, J.; Tacke, E.; Hofferbert, H.R.; Walkemeier, B.; Gebhardt, C., 2016. Targeted and untargeted approaches unravel novel candidate genes and diagnostic SNPs for quantitative resistance of the potato (*Solanum tuberosum* L.) to *Phytophthora infestans* causing the late blight disease. *Plos One*, 11 (6). [Texte intégral](#)
- Muellner, A.E.; Mascher, F.; Schneider, D.; Iltu, G.; Toncea, I.; Rolland, B.; Löschenberger F., 2014. Refining breeding methods for organic and low-input agriculture: analysis of an international winter wheat ring test. *Euphytica*, 199 (1-2): 81-95. [Texte intégral](#)
- Muktar, M.S.; Lubeck, J.; Strahwald, J.; Gebhardt, C., 2015. Selection and validation of potato candidate genes for maturity corrected resistance to *Phytophthora infestans* based on differential expression combined with SNP association and linkage mapping. *Frontiers in Genetics*, 6. [Texte intégral](#)
- Müller, K.O., 1951. Über die herkunft der W-sorten, ihre entwicklungsgeschichte und ihre bisherige nutzung in der praktischen kartoffelzüchtung. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtg*, 29: 366-387.
- Mundt, C.C., 2014. Durable resistance: A key to sustainable management of pathogens and pests. *Infection Genetics and Evolution*, 27: 446-455. [Texte intégral](#)

- Naerstad, R.; Hermansen, A.; Bjor, T., 2007. Exploiting host resistance to reduce the use of fungicides to control potato late blight. *Plant Pathology*, 56 (1): 156-166. [Texte intégral](#)
- Neder, D.G.; Pinto, C.; Melo, D.S.; Lepre, A.L.; Peixoto, L.D., 2010. Selection of potato clones for multiple resistances to early blight, PVY and PVX. *Ciencia Rural*, 40 (8): 1702-1708. [Texte intégral](#)
- Nordskog, B.; Elameen, A.; Gadoury, D.M.; Hermansen, A., 2014. Virulence characteristics of *Bremia lactucae* populations in Norway. *European Journal of Plant Pathology*, 139 (4): 679-686. [Texte intégral](#)
- Oh, S.K.; Young, C.; Lee, M.; Oliva, R.; Bozkurt, T.O.; Cano, L.M.; Win, J.; Bos, J.I.B.; Liu, H.Y.; van Damme, M.; Morgan, W.; Choi, D.; Van der Vossen, E.A.G.; Vleeshouwers, V.; Kamoun, S., 2009. In planta expression screens of *Phytophthora infestans* RXLR effectors reveal diverse phenotypes, including activation of the *Solanum bulbocastanum* disease resistance protein Rpi-blb2. *Plant Cell*, 21 (9): 2928-2947. [Texte intégral](#)
- Olanya, O.M.; Ojiambo, P.S.; Nyankanga, R.O.; Honeycutt, C.W.; Kirk, W.W., 2009. Recent developments in managing tuber blight of potato (*Solanum tuberosum*) caused by *Phytophthora infestans*. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 31 (3): 280-289. [Texte intégral](#)
- Pais, M.; Win, J.; Yoshida, K.; Etherington, G.J.; Cano, L.M.; Raffaele, S.; Banfield, M.J.; Jones, A.; Kamoun, S.; Saunders, D.G.O., 2013. From pathogen genomes to host plant processes: the power of plant parasitic oomycetes. *Genome Biology*, 14 (6). [Texte intégral](#)
- Palloix, A.; Ayme, V.; Moury, B., 2009. Durability of plant major resistance genes to pathogens depends on the genetic background, experimental evidence and consequences for breeding strategies. *New Phytologist*, 183 (1): 190-199. [Texte intégral](#)
- Pariaud, B.; Ravigne, V.; Halkett, F.; Goyeau, H.; Carlier, J.; Lannou, C., 2009. Aggressiveness and its role in the adaptation of plant pathogens. *Plant Pathology*, 58 (3): 409-424. [Texte intégral](#)
- Parisi, L.; Lespinasse, Y.; Guillaumes, J.; Kruger, J., 1993. A new race of *Venturia inaequalis* virulent to apples with resistance due to the Vf gene. *Phytopathology*, 83 (5): 533-537. [Texte intégral](#)
- Park, T.H., 2013. Genetic diversity of resistance to *Phytophthora infestans* derived from *Solanum venturii*. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 54 (5): 422-429. [Texte intégral](#)
- Park, T.H.; Foster, S.; Brigneti, G.; Jones, J.D.G., 2009. Two distinct potato late blight resistance genes from *Solanum berthaultii* are located on chromosome 10. *Euphytica*, 165 (2): 269-278. [Texte intégral](#)
- Park, T.H.; Vleeshouwers, V.; Hutten, R.C.B.; van Eck, H.J.; van der Vossen, E.; Jacobsen, E.; Visser, R.G.F., 2005a. High-resolution mapping and analysis of the resistance locus Rpi-abpt against *Phytophthora infestans* in potato. *Molecular Breeding*, 16 (1): 33-43. [Texte intégral](#)
- Park, T.H.; Vleeshouwers, V.; Kim, J.B.; Hutten, R.C.B.; Visser, R.G.F., 2005b. Dissection of foliage and tuber late blight resistance in mapping populations of potato. *Euphytica*, 143 (1-2): 75-83. [Texte intégral](#)
- Parra, L.; Maisonneuve, B.; Lebeda, A.; Schut, J.; Christopoulou, M.; Jeuken, M.; McHale, L.; Truco, M.J.; Crute, I.; Michelmore, R., 2016. Rationalization of genes for resistance to *Bremia lactucae* in lettuce. *Euphytica*, 210 (3): 309-326. [Texte intégral](#)
- Patocchi, A.; Frei, A.; Frey, J.E.; Kellerhals, M., 2009. Towards improvement of marker assisted selection of apple scab resistant cultivars: *Venturia inaequalis* virulence surveys and standardization of molecular marker alleles associated with resistance genes. *Molecular Breeding*, 24 (4): 337-347. [Texte intégral](#)
- Pauquet, J.; Bouquet, A.; This, P.; Adam-Blondon, A.F., 2001. Establishment of a local map of AFLP markers around the powdery mildew resistance gene Run1 in grapevine and assessment of their usefulness for marker assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 103 (8): 1201-1210. [Texte intégral](#)
- Pautasso, M.; Aistara, G.; Barnaud, A.; Caillon, S.; Clouvel, P.; Coomes, O.T.; Deletre, M.; Demeulenaere, E.; De Santis, P.; Doring, T.; Eloy, L.; Emperaire, L.; Garine, E.; Goldringer, I.; Jarvis, D.; Joly, H.I.; Leclerc, C.; Louafi, S.; Martin, P.; Massol, F.; McGuire, S.; McKey, D.; Padoch, C.; Soler, C.; Thomas, M.; Tramontini, S., 2013. Seed exchange networks for agrobiodiversity conservation. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33 (1): 151-175. [Texte intégral](#)
- Peeters, N.; Guidot, A.; Vailleau, F.; Valls, M., 2013. *Ralstonia solanacearum*, a widespread bacterial plant pathogen in the post-genomic era. *Molecular Plant Pathology*, 14 (7): 651-662. [Texte intégral](#)
- Peirce, L.C., 1971. Linkage tests with Ph conditioning resistance to race 0, *Phytophthora infestans*. *Report of the Tomato Genetics Cooperative*, 21: 30. [Texte intégral](#)
- Perchepied, L.; Leforestier, D.; Ravon, E.; Guerif, P.; Denance, C.; Tellier, M.; Terakami, S.; Yamamoto, T.; Chevalier, M.; Lespinasse, Y.; Durel, C.E., 2015. Genetic mapping and pyramiding of two new pear scab resistance QTLs. *Molecular Breeding*, 35 (10). [Texte intégral](#)
- Peressotti, E.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Delmotte, F.; Bellin, D.; Di Gaspero, G.; Testolin, R.; Merdinoglu, D.; Mestre, P., 2010. Breakdown of resistance to grapevine downy mildew upon limited deployment of a resistant variety. *Bmc Plant Biology*, 10. [Texte intégral](#)
- Pierantoni, L.; Dondini, L.; Cho, K.H.; Shin, I.S.; Gennari, F.; Chiodini, R.; Tartarini, S.; Kang, S.J.; Sansavini, S., 2007. Pear scab resistance QTLs via a European pear (*Pyrus communis*) linkage map. *Tree Genetics & Genomes*, 3 (4): 311-317. [Texte intégral](#)
- Pink, D.A.C., 2002. Strategies using genes for non-durable disease resistance. *Euphytica*, 124 (2): 227-236. [Texte intégral](#)
- Plich, J.; Tatarowska, B.; Lebecka, R.; Sliwka, J.; Zimnoch-Guzowska, E.; Flis, B., 2015. R2-like gene contributes to resistance to *Phytophthora infestans* in Polish potato cultivar Bzura. *American Journal of Potato Research*, 92 (3): 350-358. [Texte intégral](#)
- Plich, J.; Tatarowska, B.; Milczarek, D.; Zimnoch-Guzowska, E.; Flis, B., 2016. Relationships between race-specific and race-non-specific resistance to potato late blight and length of potato vegetation period in various sources of resistance. *Field Crops Research*, 196: 311-324. [Texte intégral](#)
- Potato Genome Sequencing Consortium, 2011. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475 (7355): 189-U94. [Texte intégral](#)

- Pushpa, D.; Yogendra, K.N.; Gunnaiah, R.; Kushalappa, A.C.; Murphy, A., 2014. Identification of late blight resistance-related metabolites and genes in potato through nontargeted metabolomics. *Plant Molecular Biology Reporter*, 32 (2): 584-595. [Texte intégral](#)
- Qian, Y.L.; Wang, X.S.; Wang, D.Z.; Zhang, L.N.; Zu, C.L.; Gao, Z.L.; Zhang, H.J.; Wang, Z.Y.; Sun, X.Y.; Yao, D.N., 2013. The detection of QTLs controlling bacterial wilt resistance in tobacco (*N. tabacum* L.). *Euphytica*, 192 (2): 259-266. [Texte intégral](#)
- Qiu, W.P.; Feechan, A.; Dry, I., 2015. Current understanding of grapevine defense mechanisms against the biotrophic fungus (*Erysiphe necator*), the causal agent of powdery mildew disease. *Horticulture Research*, 2. [Texte intégral](#)
- Quamme, H.A.; Hampson, C.R.; Sholberg, P.L., 2005. Evaluation of scab (*Venturia inaequalis*) severity on 54 cultivars of apple in an unsprayed common planting. *Journal of the American Pomological Society*, 59 (2): 78-90. [Texte intégral](#)
- Quenouille, J.; Montarry, J.; Palloix, A.; Moury, B., 2013. Farther, slower, stronger: how the plant genetic background protects a major resistance gene from breakdown. *Molecular Plant Pathology*, 14 (2): 109-118. [Texte intégral](#)
- Raffaele, S.; Win, J.; Cano, L.M.; Kamoun, S., 2010. Analyses of genome architecture and gene expression reveal novel candidate virulence factors in the secretome of *Phytophthora infestans*. *Bmc Genomics*, 11. [Texte intégral](#)
- Riaz, S.; Tenschler, A.C.; Ramming, D.W.; Walker, M.A., 2011. Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 122 (6): 1059-1073. [Texte intégral](#)
- Rich, A.E.; Richards, M.C.; Meader, E.M., 1962. Rockingham, a new tomato variety resistant to late blight. *Plant Disease Reporter*, 46: 130.
- Rietman, H.; Bijsterbosch, G.; Cano, L.M.; Lee, H.R.; Vossen, J.H.; Jacobsen, E.; Visser, R.G.F.; Kamoun, S.; Vleeshouwers, V., 2012. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25 (7): 910-919. [Texte intégral](#)
- Rivas, S.; Thomas, C.M., 2002. Recent advances in the study of tomato Cf resistance genes. *Molecular Plant Pathology*, 3 (4): 277-282. [Texte intégral](#)
- Rivera-Pena, A., 1990. Wild tuber-bearing species of *Solanum* and incidence of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary on the western slopes of the volcano Nevado de Toluca. 5. Type of resistance to *P. infestans*. *Potato Research*, 33 (4): 479-486. [Texte intégral](#)
- Rivière, P., 2014. Méthodologie de la sélection décentralisée et participative : un exemple sur le blé tendre. Doctorat Université Paris Sud - Paris XI. [Texte intégral](#)
- Rodewald, J.; Trognitz, B., 2013. Solanum resistance genes against *Phytophthora infestans* and their corresponding avirulence genes. *Molecular Plant Pathology*, 14 (7): 740-757. [Texte intégral](#)
- Rolland, B.; Fontaine, L.; Mailliard, A.; Gardet, O.; Heumez, E.; Walczak, P.; Le Campion A., Oury, F. X., 2015. From selection to cultivation with the support of all stakeholders: the first registration in France of two winter bread wheat varieties after value for cultivation and use evaluation in organic farming systems. *Organic Agriculture*, 7 (1):73:81. [Texte intégral](#)
- Rommens, C.M.; Kishore, G.M., 2000. Exploiting the full potential of disease-resistance genes for agricultural use. *Current Opinion in Biotechnology*, 11 (2): 120-125. [Texte intégral](#)
- Rousseau, J.; Chanfreau, S., 2013. Les cépages résistants aux maladies cryptogamiques - Panorama européen. Groupe ICV, 228.
- Rouxel, M.; Mestre, P.; Baudoin, A.; Carisse, O.; Deliere, L.; Ellis, M.A.; Gadoury, D.; Lu, J.; Nita, M.; Richard-Cervera, S.; Schilder, A.; Wise, A.; Delmotte, F., 2014. Geographic distribution of cryptic species of *Plasmopara viticola* causing downy mildew on wild and cultivated grape in Eastern North America. *Phytopathology*, 104 (7): 692-701. [Texte intégral](#)
- Rouxel, M.; Mestre, P.; Comont, G.; Lehman, B.L.; Schilder, A.; Delmotte, F., 2013. Phylogenetic and experimental evidence for host-specialized cryptic species in a biotrophic oomycete. *New Phytologist*, 197 (1): 251-263. [Texte intégral](#)
- Sandbrink, J.M.; Colon, L.T.; Wolters, P.; Stiekema, W.J., 2000. Two related genotypes of *Solanum microdontum* carry different segregating alleles for field resistance to *Phytophthora infestans*. *Molecular Breeding*, 6 (2): 215-225. [Texte intégral](#)
- Scharer, H.J., 2008. The potential of cultivar mixtures in organic lettuce production. *Acta Horticulturae*, 767: 159-167. [Texte intégral](#)
- Schneider, D.J.; Collmer, A., 2010. Studying plant-pathogen interactions in the genomics era: Beyond molecular Koch's postulates to systems biology. *Annual Review of Phytopathology*, 48: 457-479. [Texte intégral](#)
- Schneider, K.A.; Brothers, M.E.; Kelly, J.D., 1997. Marker-assisted selection to improve drought resistance in common bean. *Crop Science*, 37 (1): 51-60. [Texte intégral](#)
- Schoustra, S.E.; Debets, A.J.M.; Slakhorst, M.; Hoekstra, R.F., 2006. Reducing the cost of resistance; experimental evolution in the filamentous fungus *Aspergillus nidulans*. *Journal of Evolutionary Biology*, 19 (4): 1115-1127. [Texte intégral](#)
- Schwander, F.; Eibach, R.; Fechter, I.; Hausmann, L.; Zyprian, E.; Topfer, R., 2012. Rpv10: a new locus from the Asian *Vitis* gene pool for pyramiding downy mildew resistance loci in grapevine. *Theoretical and Applied Genetics*, 124 (1): 163-176. [Texte intégral](#)
- Scott, J.W.; Gardener, R.G., 2006. Breeding for resistance to fungal pathogens. In: Razdan, M.; Mattoo, A., eds. *Genetic improvement of Solanaceae Crops Volume 2*. CRC Press, 421-458. [Texte intégral](#)
- Scott, J.W.; Jones, J.B.; Hutton, S.F., 2011. Oblique resistance: the host-pathogen interaction of tomato and the bacterial spot pathogen. *Acta Horticulturae*, 914: 441-447. [Texte intégral](#)
- Segretin, M.E.; Pais, M.; Franceschetti, M.; Chaparro-Garcia, A.; Bos, J.I.B.; Banfield, M.J.; Kamoun, S., 2014. Single amino acid mutations in the potato immune receptor R3a expand response to *Phytophthora* effectors. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27 (7): 624-637. [Texte intégral](#)
- Senthil-Kumar, M.; Mysore, K.S., 2013. Nonhost resistance against bacterial pathogens: Retrospectives and prospects. *Annual Review of Phytopathology*, 51: 407-427. [Texte intégral](#)

- Sequeira, L.; Rowe, P.R., 1969. Selection and utilization of *Solanum phureja* clones with high resistance to different strains of *Pseudomonas solanacearum*. *American Potato Journal*, 46 (12): 451-462. [Texte intégral](#)
- Sharlach, M.; Dahlbeck, D.; Liu, L.; Chiu, J.; Jimenez-Gomez, J.M.; Kimura, S.; Koenig, D.; Maloof, J.N.; Sinha, N.; Minsavage, G.V.; Jones, J.; Stall, R.E.; Staskawicz, B.J., 2013. Fine genetic mapping of RXopJ4, a bacterial spot disease resistance locus from *Solanum pennellii* LA716. *Theoretical and Applied Genetics*, 126 (3): 601-609. [Texte intégral](#)
- Shi, X.; Tian, Z.D.; Liu, J.; van der Vossen, E.A.G.; Xie, C.H., 2012. A potato pathogenesis-related protein gene, StPRp27, contributes to race-nonspecific resistance against *Phytophthora infestans*. *Molecular Biology Reports*, 39 (2): 1909-1916. [Texte intégral](#)
- Sikorskaite, S.; Gelvonauskienė, D.; Bendokas, V.; Stanys, V.; Baniulis, D., 2013. *Malus* sp - *V-inaequalis* interaction characteristics among local apple cultivars in Lithuania. *Acta Horticulturae*, 976: 567-572. [Texte intégral](#)
- Simko, I.; Costanzo, S.; Ramanjulu, V.; Christ, B.J.; Haynes, K.G., 2006. Mapping polygenes for tuber resistance to late blight in a diploid *Solanum phureja* x *S. stenotomum* hybrid population. *Plant Breeding*, 125 (4): 385-389. [Texte intégral](#)
- Sliwka, J.; Jakuczun, H.; Chmielarczyk, M.; Hara-Skrzypiec, A.; Tomczynska, I.; Kilian, A.; Zimnoch-Guzowska, E., 2012. Late blight resistance gene from *Solanum ruiz-ceballosii* is located on potato chromosome X and linked to violet flower colour. *Bmc Genetics*, 13. [Texte intégral](#)
- Smart, C.D.; Tanksley, S.D.; Mayton, H.; Fry, W.E., 2007. Resistance to *Phytophthora infestans* in *Lycopersicon pennellii*. *Plant Disease*, 91 (8): 1045-1049. [Texte intégral](#)
- Sorensen, K.K.; Madsen, M.H.; Kirk, H.G.; Madsen, D.K.; Torp, A.M., 2006. Linkage and quantitative trait locus mapping of foliage late blight resistance in the wild species *Solanum vernei*. *Plant Breeding*, 125 (3): 268-276. [Texte intégral](#)
- Spoel, S.H.; Johnson, J.S.; Dong, X., 2007. Regulation of tradeoffs between plant defenses against pathogens with different lifestyles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (47): 18842-18847. [Texte intégral](#)
- Stall, R.E.; Jones, J.B.; Minsavage, G.V., 2009. Durability of resistance in tomato and pepper to Xanthomonads causing bacterial spot. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 265-284. [Texte intégral](#)
- Staudt, G.; Kassemeyer, H.H., 1995. Evaluation of downy mildew resistance in various accessions of wild *Vitis* species. *Vitis*, 34 (4): 225-228. [Texte intégral](#)
- Stuthman, D.D.; Leonard, K.J.; Miller-Garvin, J., 2007. Breeding crops for durable resistance to disease. *Advances in Agronomy*, 95: 319-367. [Texte intégral](#)
- Tan, M.Y.A.; Hutten, R.C.B.; Celis, C.; Park, T.H.; Niks, R.E.; Visser, R.G.F.; van Eck, H.J., 2008. The R(Pi-mcd1) locus from *Solanum microdontum* involved in resistance to *Phytophthora infestans*, causing a delay in infection, maps on potato chromosome 4 in a cluster of NBS-LRR genes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21 (7): 909-918. [Texte intégral](#)
- Tan, M.Y.A.; Hutten, R.C.B.; Visser, R.G.F.; van Eck, H.J., 2010. The effect of pyramiding *Phytophthora infestans* resistance genes R (Pi-mcd1) and R (Pi-ber) in potato. *Theoretical and Applied Genetics*, 121 (1): 117-125. [Texte intégral](#)
- Tanksley, S.D.; Young, N.D.; Paterson, A.H.; Bonierbale, M.W., 1989. RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science. *Bio-Technology*, 7 (3): 257-264. [Texte intégral](#)
- Terakami, S.; Shoda, M.; Adachi, Y.; Gonai, T.; Kasumi, M.; Sawamura, Y.; Iketani, H.; Kotobuki, K.; Patocchi, A.; Gessler, C.; Hayashi, T.; Yamamoto, T., 2006. Genetic mapping of the pear scab resistance gene Vnk of Japanese pear cultivar Kinchaku. *Theoretical and Applied Genetics*, 113 (4): 743-752. [Texte intégral](#)
- Thapa, S.P.; Miyao, E.M.; Davis, R.M.; Coaker, G., 2015. Identification of QTLs controlling resistance to *Pseudomonas syringae* pv. tomato race 1 strains from the wild tomato, *Solanum habrochaites* LA1777. *Theoretical and Applied Genetics*, 128 (4): 681-692. [Texte intégral](#)
- Thomas, S.R.; Elkinton, J.S., 2004. Pathogenicity and virulence. *Journal of Invertebrate Pathology*, 85 (3): 146-151. [Texte intégral](#)
- Thomma, B.; Van Esse, H.P.; Crous, P.W.; De Wit, P., 2005. *Cladosporium fulvum* (syn. *Passalora fulva*), a highly specialized plant pathogen as a model for functional studies on plant pathogenic Mycosphaerellaceae. *Molecular Plant Pathology*, 6 (4): 379-393. [Texte intégral](#)
- Thrower, L.B., 1966. Terminology for plant parasites. *Journal of Phytopathology*, 56 (3): 258-259. [Texte intégral](#)
- Timilsina, S.; Abrahamian, P.; Potnis, N.; Minsavage, G.V.; White, F.F.; Staskawicz, B.J.; Jones, J.B.; Vallad, G.E.; Goss, E.M., 2016. Analysis of sequenced genomes of *Xanthomonas perforans* identifies candidate targets for resistance breeding in tomato. *Phytopathology*, 106 (10): 1097-1104. [Texte intégral](#)
- Tomczynska, I.; Stefanczyk, E.; Chmielarczyk, M.; Karasiewicz, B.; Kaminski, P.; Jones, J.D.G.; Lees, A.K.; Sliwka, J., 2014. A locus conferring effective late blight resistance in potato cultivar Sarpo Mira maps to chromosome XI. *Theoretical and Applied Genetics*, 127 (3): 647-657. [Texte intégral](#)
- Toxopeus, H.J., 1956. Reflections on the origin of new physiologic races in *Phytophthora infestans* and the breeding for resistance in potatoes. *Euphytica*, 5 (3): 221-237. [Texte intégral](#)
- Tyler, B.M.; Tripathy, S.; Zhang, X.M.; Dehal, P.; Jiang, R.H.Y.; Aerts, A.; Arredondo, F.D.; Baxter, L.; Bensasson, D.; Beynon, J.L.; Chapman, J.; Damasceno, C.M.B.; Dorrance, A.E.; Dou, D.L.; Dickerman, A.W.; Dubchak, I.L.; Garbelotto, M.; Gijzen, M.; Gordon, S.G.; Govers, F.; Grunwald, N.J.; Huang, W.; Ivors, K.L.; Jones, R.W.; Kamoun, S.; Krampis, K.; Lamour, K.H.; Lee, M.K.; McDonald, W.H.; Medina, M.; Meijer, H.J.G.; Nordberg, E.K.; Maclean, D.J.; Ospina-Giraldo, M.D.; Morris, P.F.; Phuntumart, V.; Putnam, N.H.; Rash, S.; Rose, J.K.C.; Sakihama, Y.; Salamov, A.A.; Savidor, A.; Scheuring, C.F.; Smith, B.M.; Sobral, B.W.S.; Terry, A.; Torto-Alalibo, T.A.; Win, J.; Xu, Z.Y.; Zhang, H.B.; Grigoriev, I.V.; Rokhsar, D.S.; Boore, J.L., 2006. *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science*, 313 (5791): 1261-1266. [Texte intégral](#)
- van Bueren, E.T.L.; Jones, S.S.; Tamm, L.; Murphy, K.M.; Myers, J.R.; Leifert, C.; Messmer, M.M., 2011. The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples: A review. *Njas-Wageningen Journal of Life Sciences*, 58 (3-4): 193-205. [Texte intégral](#)

- van den Berg, F.; Lannou, C.; Gilligan, C.A.; van den Bosch, F., 2014. Quantitative resistance can lead to evolutionary changes in traits not targeted by the resistance QTLs. *Evolutionary Applications*, 7 (3): 370-380. [Texte intégral](#)
- van der Plank, J.E., 1963. Plant diseases: Epidemics and control. New York, USA: Academic Press, 349 p.
- van der Vossen, E.A.G.; Gros, J.; Sikkema, A.; Muskens, M.; Wouters, D.; Wolters, P.; Pereira, A.; Allefs, S., 2005. The Rpi-blb2 gene from *Solanum bulbocastanum* is an Mi-1 gene homolog conferring broad-spectrum late blight resistance in potato. *Plant Journal*, 44 (2): 208-222. [Texte intégral](#)
- van Hese, N.; Huang, C.J.; De Vleeschauwer, D.; Delaere, I.; Pauwelyn, E.; Bleyaert, P.; Hofte, M., 2016. Evolution and distribution of virulence characteristics of Belgian *Bremia lactucae* populations between 2008 and 2013. *European Journal of Plant Pathology*, 144 (2): 431-441. [Texte intégral](#)
- van Ooijen, G.; van den Burg, H.A.; Cornelissen, B.J.C.; Takken, F.L.W., 2007. Structure and function of resistance proteins in solanaceous plants. *Annual Review of Phytopathology*, 45: 43-72. [Texte intégral](#)
- Venuti, S.; Copetti, D.; Foria, S.; Falginella, L.; Hoffmann, S.; Bellin, D.; Cindric, P.; Kozma, P.; Scalabrin, S.; Morgante, M.; Testolin, R.; Di Gaspero, G., 2013. Historical introgression of the downy mildew resistance gene Rpv12 from the Asian species *Vitis amurensis* into grapevine varieties. *Plos One*, 8 (4). [Texte intégral](#)
- Villamon, F.G.; Spooner, D.M.; Orrillo, M.; Mihovilovich, E.; Perez, W.; Bonierbale, M., 2005. Late blight resistance linkages in a novel cross of the wild potato species *Solanum paucissectum* (series Piurana). *Theoretical and Applied Genetics*, 111 (6): 1201-1214. [Texte intégral](#)
- Villette, I.; Lateur, M.; Lefrancq, B.; Lepoivre, P., 2004. Study of components of partial resistance to scab on a range of apple cultivars. *Acta Horticulturae*, 663: 217-220. [Texte intégral](#)
- Vleeshouwers, V.; Oliver, R.P., 2014. Effectors as tools in disease resistance breeding against biotrophic, hemibiotrophic, and necrotrophic plant pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27 (3): 196-206. [Texte intégral](#)
- Vleeshouwers, V.; Rietman, H.; Krenek, P.; Champouret, N.; Young, C.; Oh, S.K.; Wang, M.Q.; Bouwmeester, K.; Vosman, B.; Visser, R.G.F.; Jacobsen, E.; Govers, F.; Kamoun, S.; Van der Vossen, E.A.G., 2008. Effector genomics accelerates discovery and functional profiling of potato disease resistance and *Phytophthora infestans* avirulence genes. *Plos One*, 3 (8). [Texte intégral](#)
- Wang, J.F.; Olivier, J.; Thoquet, P.; Mangin, B.; Sauviac, L.; Grimsley, N.H., 2000. Resistance of tomato line Hawaii7996 to *Ralstonia solanacearum* Pss4 in Taiwan is controlled mainly by a major strain-specific locus. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 13 (1): 6-13. [Texte intégral](#)
- Wang, Y.Y.; Chen, C.H.; Hoffmann, A.; Hsu, Y.C.; Lu, S.F.; Wang, J.F.; Hanson, P., 2016. Evaluation of the Ph-3 gene-specific marker developed for marker-assisted selection of late blight-resistant tomato. *Plant Breeding*, 135 (5): 636-642. [Texte intégral](#)
- Watson, I.A., 1970. Changes in virulence and population shifts in plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 8: 209-230. [Texte intégral](#)
- Welter, L.J.; Gokturk-Baydar, N.; Akkurt, M.; Maul, E.; Eibach, R.; Topfer, R.; Zyprian, E.M., 2007. Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Molecular Breeding*, 20 (4): 359-374. [Texte intégral](#)
- Wichmann, G.; Bergelson, J., 2004. Effector genes of *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* promote transmission and enhance other fitness traits in the field. *Genetics*, 166 (2): 693-706. [Texte intégral](#)
- Wiedeman-Merdinoglu, S.; Prado, E.; Coste, P.; Dumas, V.; Butterlin, G.; Bouquet, A.; Merdinoglu, D., 2006. Genetic analysis of resistance to downy mildew derived from *Muscadinia rotundifolia*. 9. *International Conference on grape genetics and breeding*, Udine (Italy), 2006/07/02-07.
- Won, K.; Bastiaanse, H.; Kim, Y.K.; Song, J.H.; Kang, S.S.; Lee, H.C.; Cho, K.H.; Brewer, L.; Singla, G.; Gardiner, S.E.; Chagne, D.; Bus, V.G.M., 2014. Genetic mapping of polygenic scab (*Venturia pirina*) resistance in an interspecific pear family. *Molecular Breeding*, 34 (4): 2179-2189. [Texte intégral](#)
- Yang, B.; Sugio, A.; White, F.F., 2005. Avoidance of host recognition by alterations in the repetitive and C-terminal regions of AvrXa7, a type III effector of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18 (2): 142-149. [Texte intégral](#)
- Yang, L.N.; McLellan, H.; Naqvi, S.; He, Q.; Boevink, P.C.; Armstrong, M.; Giuliani, L.M.; Zhang, W.; Tian, Z.D.; Zhan, J.S.; Gilroy, E.M.; Birch, P.R.J., 2016. Potato NPH3/RPT2-like protein StNRL1, targeted by a *Phytophthora infestans* RXLR effector, is a susceptibility factor. *Plant Physiology*, 171 (1): 645-657. [Texte intégral](#)
- Yogendra, K.N.; Kushalappa, A.C.; Sarmiento, F.; Rodriguez, E.; Mosquera, T., 2015. Metabolomics deciphers quantitative resistance mechanisms in diploid potato clones against late blight. *Functional Plant Biology*, 42 (3): 284-298. [Texte intégral](#)
- Zhang, L.P.; Lin, G.Y.; Nino-Liu, D.; Foolad, M.R., 2003. Mapping QTLs conferring early blight (*Alternaria solani*) resistance in a *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* cross by selective genotyping. *Molecular Breeding*, 12 (1): 3-19. [Texte intégral](#)
- Zhu, S.X.; Li, Y.; Vossen, J.H.; Visser, R.G.F.; Jacobsen, E., 2012. Functional stacking of three resistance genes against *Phytophthora infestans* in potato. *Transgenic Research*, 21 (1): 89-99. [Texte intégral](#)
- Zhu, Y.Y.; Chen, H.R.; Fan, J.H.; Wang, Y.Y.; Li, Y.; Chen, J.B.; Fan, J.X.; Yang, S.S.; Hu, L.P.; Leung, H.; Mew, T.W.; Teng, P.S.; Wang, Z.H.; Mundt, C.C., 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406 (6797): 718-722. [Texte intégral](#)
- Zimnoch-Guzowska, E.; Marczewski, W.; Lebecka, R.; Flis, B.; Schafer-Pregl, R.; Salamini, F.; Gebhardt, C., 2000. QTL analysis of new sources of resistance to *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica* in potato done by AFLP, RFLP, and resistance-gene-like markers. *Crop Science*, 40 (4): 1156-1167. [Texte intégral](#)

Annexe

Tableau 2.4-A1. Analyse des articles primaires⁴ : cultures pérennes

Plante	Pathogène	Référence	Informations importantes pour l'EScO
Pommier	.	(Neilsen <i>et al.</i> , 2007)	Itinéraire cultural incluant des variétés R en agriculture biologique.
Pommier	.	(Robinson, 2011)	Synthèse sur le pommier, sa culture et sa sélection.
Pommier	<i>Venturia</i>	(Lespinasse <i>et al.</i> , 2002)	Description du programme de sélection projet EU DARE.
		(Sansavini <i>et al.</i> , 2002)	Description d'un programme de sélection en cours à Bologne.
		(Delate <i>et al.</i> , 2010)	Mention de programme de sélection contre la tavelure en Nouvelle-Zélande.
		(Villette <i>et al.</i> , 2004)	Description de cultivars avec des résistances partielles à la tavelure.
		(Chevalier <i>et al.</i> , 2004)	Evaluation de 4 cultivars au laboratoire.
		(Laurens <i>et al.</i> , 2004)	Sensibilité de 36 variétés locales et sélectionnées à la tavelure sur 3 années.
		(Quamme <i>et al.</i> , 2005)	Evaluation de 54 cultivars sur 3 ans au champ.
		(Bryk and Broniarek-Niemiec, 2008)	Evaluation de 13 cultivars au champ.
		(Brun <i>et al.</i> , 2008)	Cinq années d'essai au champ dans 2 vergers.
		(Sikorskaite <i>et al.</i> , 2013)	Description de la sensibilité de 37 cultivars déposés à l'institut des ressources génétiques de Lituanie.
		(Durel <i>et al.</i> , 2000)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Durel <i>et al.</i> , 2003)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Hemmat <i>et al.</i> , 2003)	Aide à la sélection : identification de gènes/marqueurs.
		(Liebhard <i>et al.</i> , 2003)	Détection de QTL dans une descendance.
		(Bus <i>et al.</i> , 2002)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Bus <i>et al.</i> , 2004)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Bus <i>et al.</i> , 2005)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Tartarini <i>et al.</i> , 2004)	Identification d'une nouvelle source de résistance.
		(Lefrancq <i>et al.</i> , 2004)	Méthode de phénotypage de résistance partielle.
		(Melounova <i>et al.</i> , 2004)	Données pour pyramider deux gènes majeurs (Vm and Vf).
		(Calenge <i>et al.</i> , 2004)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Patocchi <i>et al.</i> , 2004)	Aide à la sélection : identification du gène de R Vr(2).
		(Patocchi <i>et al.</i> , 2005)	Aide à la sélection : identification de marqueurs du gène Vm.
		(Erdin <i>et al.</i> , 2006)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Boudichevskaia <i>et al.</i> , 2006)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Soufflet-Freslon <i>et al.</i> , 2008)	Identification d'un nouveau gène de R (Rvi14) et de QTL.
		(Soriano <i>et al.</i> , 2009)	Identification d'un nouveau gène de R : Vd3.
		(Bus <i>et al.</i> , 2009)	Révision de la nomenclature des interactions gène-pour-gène.
		(Bus <i>et al.</i> , 2011)	Révision de la nomenclature des interactions gène-pour-gène
		(Paris <i>et al.</i> , 2009)	Aide à la sélection : développement méthodologique
		(Paris <i>et al.</i> , 2012)	Aide à la sélection : développement méthodologique
		(Hampson <i>et al.</i> , 2009)	Etude de l'héritabilité de R partielles.
		(Hampson, 2013)	Etude de l'héritabilité de R partielles.
		(Dunemann and Egerer, 2010)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Dunemann <i>et al.</i> , 2012)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Bastiaanse <i>et al.</i> , 2014).	Identification de possibles gènes de résistances partielles.
(Soriano <i>et al.</i> , 2014)	Identification d'un nouveau gène de R : Rvi18.		
(Padmarasu <i>et al.</i> , 2014)	Aide à la sélection : développement de marqueurs pour le gène Rvi12.		
(Khajuria <i>et al.</i> , 2014)	Génotype de 80 cultivars pour les gènes de R à la tavelure.		
(Bandara <i>et al.</i> , 2015)	Identification de gène Vm (Rvi5).		
(Cova <i>et al.</i> , 2015)	Identification du gène Vm (Rvi5).		
(De Franceschi <i>et al.</i> , 2016)	Identification de gènes liés à Rvi5.		

⁴ Les articles sont classés par couple culture-pathogène, puis par thématique et par ordre chronologique.

Pommier	<i>Venturia</i>	(Kemp <i>et al.</i> , 2004)	Méthode pour tester rapidement l'agressivité (et la durabilité) d'isolats de tavelure.
		(Patocchi <i>et al.</i> , 2009)	Dispositif de suivi des virulences au champ et homogénéisation des marqueurs utilisés en SAM.
		(Broggini <i>et al.</i> , 2011)	Détermination des facteurs de virulence du pathogène.
		(Guerin and Le Cam, 2004)	Données sur l'histoire du contournement du gène Vf.
		(Guerin <i>et al.</i> , 2007)	Données sur l'histoire du contournement du gène Vf.
		(Le Van <i>et al.</i> , 2013)	Durabilité : effet du spectre d'action des gènes de R sur l'intensité de la pression de sélection exercée sur les isolats de tavelure.
		(Le Van <i>et al.</i> , 2011)	Durabilité : Comportement de 30 isolats sur 51 cultivars.
		(Xu <i>et al.</i> , 2013)	Durabilité : génétique des populations de <i>Venturia</i> dans des vergers avec des mélanges variétaux.
		(Caffier <i>et al.</i> , 2014)	Donnée sur l'érosion des R quanti pendant 8 ans.
		(Caffier <i>et al.</i> , 2016)	Donnée sur l'érosion des R quanti. Evolution possible vers des pathogènes généralistes.
		(Lemaire <i>et al.</i> , 2016)	Durabilité : origine des souches contournantes Vf.
		(Duponcheel <i>et al.</i> , 2002)	Essai Itinéraire cultural et outil d'aide à la décision pour positionner des traitements sur variétés partiellement résistantes.
		(Jamar and Lateur, 2007)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée avec des variétés R sur 2 années avec 8 variétés.
		(Jamar <i>et al.</i> , 2010)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée avec des variétés R sur 6 années avec 4 variétés.
		(Holb, 2007)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée avec des variétés R sur 7 années avec 27 variétés.
		(Holb, 2008)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée avec des variétés R sur 2 années avec 2 variétés.
		(Holb <i>et al.</i> , 2012)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée avec des variétés R sur 4 années avec 10 variétés.
(Golles <i>et al.</i> , 2015)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée sur 4 années avec 4 variétés R.		
(Didelot <i>et al.</i> , 2016)	Essai Itinéraire cultural gestion intégrée au champ avec un levier résistance.		
Pommier	<i>Venturia / Erwinia / Phytophthora</i>	(Fischer, 2000)	Description de cultivars avec des résistances multiples.
Pommier	<i>Venturia / Podosphaera</i>	(Lespinasse <i>et al.</i> , 2000)	Description du programme de sélection projet EU DARE.
		(Berrie and Cross, 2000)	Evaluation de 3 Itinéraires culturaux au champ incluant de la R variétale.
		(Bus <i>et al.</i> , 2000b)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Kellerhals <i>et al.</i> , 2000)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Bus <i>et al.</i> , 2010)	Aide à la sélection : identification de gènes.
(Baumgartner <i>et al.</i> , 2016)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.		
Pommier	<i>Venturia / Erwinia / Podosphaera</i>	(Fischer <i>et al.</i> , 2003)	Description de cultivars avec des résistances multiples.
		(Fischer and Fischer, 2008)	Description de cultivars avec des résistances multiples.
		(Kellerhals <i>et al.</i> , 2009)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Kellerhals <i>et al.</i> , 2011)	Programme de sélection en cours sur des variétés pyramidant plusieurs R.
		(Kellerhals <i>et al.</i> , 2013)	Programme de sélection en cours sur des variétés pyramidant plusieurs R.
(Baumgartner <i>et al.</i> , 2015)	Obtention de cultivars multi-résistants.		
Pommier	<i>Venturia / Erwinia</i>	(Bus <i>et al.</i> , 2000a)	Evaluation des résistances tavelure et feu bactérien dans les ressources génétiques.
Pommier	<i>Erwinia / Phytophthora</i>	(Tustin <i>et al.</i> , 2014)	Evaluation au champ sur 5 ans de 10 000 porte-greffes pour la résistance au chancre du collet : 7 retenus pour leurs résistances dont 5 sont aussi résistants au feu bactérien.
Pommier	<i>Erwinia</i>	(Robinson <i>et al.</i> , 2003)	Evaluation des portes greffe de Cornell pour la résistance au feu bactérien (4 clones décrits ici).
		(Russo <i>et al.</i> , 2007)	Evaluation au champ de 64 porte-greffes de Cornell pour la résistance au feu bactérien. 3 candidats intéressants
		(Russo <i>et al.</i> , 2008)	Description d'une résistance chez un porte-greffe.
		(Fazio <i>et al.</i> , 2006)	Sélection de porte-greffes résistants.
		(Fazio <i>et al.</i> , 2008)	Sélection de porte-greffes résistants.
		(Khan <i>et al.</i> , 2009)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Norelli <i>et al.</i> , 2011)	Développement de marqueurs - aide à la sélection.

Pommier	<i>Erwinia</i>	(Peil <i>et al.</i> , 2011)	Aide à la sélection : identification d'un gène de R partielle.
		(Parravicini <i>et al.</i> , 2011)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Wohner <i>et al.</i> , 2013)	Identification de gènes majeurs et partiels de R.
		(Wohner <i>et al.</i> , 2014)	Identification de gènes majeurs et partiels de R.
		(Emeriewen <i>et al.</i> , 2015)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Papp <i>et al.</i> , 2015)	Aide à la sélection : identification de marqueurs et cultivars sources de gènes de résistance.
		(Le Roux <i>et al.</i> , 2014)	Développement de matériel de pré-sélection.
		(Kellerhals <i>et al.</i> , 2014)	Obtention du cultivar Ladina combinant des gènes de R à la tavelure et feu bactérien.
		(Fazio <i>et al.</i> , 2015)	Sensibilité de porte-greffes au feu bactérien.
Pommier / Poirier	<i>Venturia</i>	(Fischer, 2009)	Description des programmes de sélection en arboriculture en Allemagne.
Poirier	<i>Erwinia</i>	(Evrenosoglu <i>et al.</i> , 2011)).	Croisement entre cultivars résistants au feu bactérien.
		(Evrenosoglu <i>et al.</i> , 2014)	Croisement entre cultivars résistants au feu bactérien.
		(Abdollahi <i>et al.</i> , 2011)	Aide à la sélection : traits associés à la tolérance, notamment traits morphologiques des fleurs, porte d'entrée principale de l'agent pathogène.
		(Le Roux <i>et al.</i> , 2012)	Aide à la sélection : identification d'un gène R.
		(Montanari <i>et al.</i> , 2016)	Aide à la sélection : développement de marqueurs, notamment pour un gène majeur.
Vigne	.	(Reisch <i>et al.</i> , 2012)	Monographie sur la vigne et sa sélection.
Vigne	<i>Plasmopara</i>	(Venuti <i>et al.</i> , 2013)	Identification de gènes majeurs et partiels de R.
		(Fan <i>et al.</i> , 2015)	Aide à la sélection : identification de gènes.
		(Liang <i>et al.</i> , 2015)	Description d'un gène de R.
		(Peressotti <i>et al.</i> , 2010)	Durabilité : contournement du gène majeur Rpv3.
		(Mestre <i>et al.</i> , 2012)	Vers la nature des gènes conférant la R, aide à une meilleure durabilité.
		(Delmotte <i>et al.</i> , 2014)	Donnée sur l'érosion des R quantitatives
		(Delmas <i>et al.</i> , 2016)	Donnée sur l'érosion des R quantitatives
Vigne	<i>Plasmopara / Erysiphe</i>	(Pernes, 2004)).	Description de cultivars avec des résistances multiples.
		(Calonnec <i>et al.</i> , 2013)	Méthode de phénotypage rapide - aide à la sélection.
		(van Heerden <i>et al.</i> , 2014)	Aide à la sélection : identification de marqueurs.
		(Kozma <i>et al.</i> , 2014)	Programme de sélection en cours sur des variétés pyramidant plusieurs R.
		(Merdinoglu <i>et al.</i> , 2014)	Description du programme de sélection INRA ResDur.
Vigne	<i>Phakopsora</i>	(Angelotti <i>et al.</i> , 2008)).	Identification de 3 porte-greffes résistants.

Références citées dans le Tableau 2.4-A1

- Abdollahi, H.; Tahzibi, F.; Ghahremani, Z., 2011. Correlation between fire blight resistance and morphological characteristics of pear (*Pyrus communis* L.). *Acta Horticulturae*, 896: 339-345. [Texte intégral](#)
- Angelotti, F.; Scapin, C.R.; Tessmann, D.J.; Vida, J.B.; Vieira, R.A.; de Souto, E.R., 2008. Genetic resistance of grape genotypes to rust. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43 (9): 1129-1134. [Texte intégral](#)
- Bandara, N.L.; Cova, V.; Tartarini, S.; Gessler, C.; Patocchi, A.; Cestaro, A.; Troggo, M.; Velasco, R.; Komjanc, M., 2015. Isolation of Rvi5 (Vm) Locus from *Malus x domestica* 'Murray'. *Acta Horticulturae*, 1100: 21-24. [Texte intégral](#)
- Bastiaanse, H.; Muhovski, Y.; Parisi, O.; Paris, R.; Mingeot, D.; Lateur, M., 2014. Gene expression profiling by cDNA-AFLP reveals potential candidate genes for partial resistance of 'President Roulin' against *Venturia inaequalis*. *Bmc Genomics*, 15: 19. [Texte intégral](#)
- Baumgartner, I.O.; Kellerhals, M.; Costa, F.; Dondini, L.; Pagliarini, G.; Gregori, R.; Tartarini, S.; Leumann, L.; Laurens, F.; Patocchi, A., 2016. Development of SNP-based assays for disease resistance and fruit quality traits in apple (*Malus x domestica* Borkh.) and validation in breeding pilot studies. *Tree Genetics & Genomes*, 12 (3): 21. [Texte intégral](#)
- Baumgartner, I.O.; Patocchi, A.; Frey, J.E.; Peil, A.; Kellerhals, M., 2015. Breeding elite lines of apple carrying pyramided homozygous resistance genes against apple scab and resistance against powdery mildew and fire blight. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33 (5): 1573-1583. [Texte intégral](#)
- Berrie, A.M.; Cross, J.V., 2000. Evaluation of integrated pest and disease management strategies for apple using disease resistant versus susceptible cultivars. *Acta Horticulturae*, 525: 331-336. [Texte intégral](#)

- Boudichevskaia, A.; Flachowsky, H.; Peil, A.; Fischer, C.; Dunemann, F., 2006. Development of a multiallelic SCAR marker for the scab resistance gene Vr1/Vh4/Vx from R12740-7A apple and its utility for molecular breeding. *Tree Genetics & Genomes*, 2 (4): 186-195. [Texte intégral](#)
- Broggini, G.A.L.; Bus, V.G.M.; Parravicini, G.; Kumar, S.; Groenwold, R.; Gessler, C., 2011. Genetic mapping of 14 avirulence genes in an EU-B04 x 1639 progeny of *Venturia inaequalis*. *Fungal Genetics and Biology*, 48 (2): 166-176. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Didelot, F.; Parisi, L., 2008. Effects of apple cultivar susceptibility to *Venturia inaequalis* on scab epidemics in apple orchards. *Crop Protection*, 27 (6): 1009-1019. [Texte intégral](#)
- Bryk, H.; Broniarek-Niemiec, A., 2008. Three years of experience with the apple disease control in an organic orchard. *Zemdirbyste-Agriculture*, 95 (3): 395-400. [Texte intégral](#)
- Bus, V.; Bradley, S.; Hofstee, M.; Alspach, P.; Brewer, L.; Luby, J., 2000a. Increasing genetic diversity in apple breeding to improve the durability of pest and disease resistance. *Acta Horticulturae*, 538: 185-190. [Texte intégral](#)
- Bus, V.; Ranatunga, C.; Gardiner, S.; Bassett, H.; Rikkerink, E., 2000b. Marker assisted selection for pest and disease resistance in the New Zealand apple breeding programme. *Acta Horticulturae*, 538: 541-547. [Texte intégral](#)
- Bus, V.; Rikkerink, E.; Aldwinckle, H.S.; Caffier, V.; Durel, C.E.; Gardiner, S.; Gessler, C.; Groenwold, R.; Laurens, F.; Le Cam, B.; Luby, J.; Meulenbroek, B.; Kellerhals, M.; Parisi, L.; Patocchi, A.; Plummer, K.; Schouten, H.J.; Tartarini, S.; van de Weg, W.E., 2009. A proposal for the nomenclature of *Venturia inaequalis* races. *Acta Horticulturae*, 814: 739-746. [Texte intégral](#)
- Bus, V.; van de Weg, W.E.V.; Durel, C.E.; Gessler, C.; Calenge, F.; Parisi, L.; Rikkerink, E.; Gardiner, S.; Patocchi, A.; Meulenbroek, M.; Schouten, H.; Laurens, F., 2004. Delineation of a scab resistance gene cluster on linkage group 2 of apple. *Acta Horticulturae*, 663: 57-62. [Texte intégral](#)
- Bus, V.; White, A.; Gardiner, S.; Weskett, R.; Ranatunga, C.; Samy, A.; Cook, M.; Rikkerink, E., 2002. An update on apple scab resistance breeding in New Zealand. *Acta Horticulturae*, 595: 43-47. [Texte intégral](#)
- Bus, V.G.M.; Bassett, H.C.M.; Bowatte, D.; Chagne, D.; Ranatunga, C.A.; Ulluwishewa, D.; Wiedow, C.; Gardiner, S.E., 2010. Genome mapping of an apple scab, a powdery mildew and a woolly apple aphid resistance gene from open-pollinated mildew Immune Selection. *Tree Genetics & Genomes*, 6 (3): 477-487. [Texte intégral](#)
- Bus, V.G.M.; Laurens, F.N.D.; van de Weg, W.E.; Rusholme, R.L.; Rikkerink, E.H.A.; Gardiner, S.E.; Bassett, H.C.M.; Kodde, L.P.; Plummer, K.M., 2005. The Vh8 locus of a new gene-for-gene interaction between *Venturia inaequalis* and the wild apple *Malus sieversii* is closely linked to the Vh2 locus in *Malus pumila* R12740-7A. *New Phytologist*, 166 (3): 1035-1049. [Texte intégral](#)
- Bus, V.G.M.; Rikkerink, E.H.A.; Caffier, V.; Durel, C.E.; Plummer, K.M., 2011. Revision of nomenclature of the differential host-Pathogen interactions of *Venturia inaequalis* and *Malus*. *Annual Review of Phytopathology*, 49: 391-413. [Texte intégral](#)
- Caffier, V.; Lasserre-Zuber, P.; Giraud, M.; Lascostes, M.; Stievenard, R.; Lemarquand, A.; van de Weg, E.; Expert, P.; Denance, C.; Didelot, F.; Le Cam, B.; Durel, C.E., 2014. Erosion of quantitative host resistance in the apple x *Venturia inaequalis* pathosystem. *Infection Genetics and Evolution*, 27: 481-489. [Texte intégral](#)
- Caffier, V.; Le Cam, B.; Al Rifai, M.; Bellanger, M.N.; Comby, M.; Denance, C.; Didelot, F.; Expert, P.; Kerdraon, T.; Lemarquand, A.; Ravon, E.; Durel, C.E., 2016. Slow erosion of a quantitative apple resistance to *Venturia inaequalis* based on an isolate-specific quantitative trait locus. *Infection Genetics and Evolution*, 44: 541-548. [Texte intégral](#)
- Calenge, F.; Faure, A.; Goerre, M.; Gebhardt, C.; Van de Weg, W.E.; Parisi, L.; Durel, C.E., 2004. Quantitative trait loci (QTL) analysis reveals both broad-spectrum and isolate-specific QTL for scab resistance in an apple progeny challenged with eight isolates of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, 94 (4): 370-379. [Texte intégral](#)
- Calonnec, A.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Deliere, L.; Cartolaro, P.; Schneider, C.; Delmotte, F., 2013. The reliability of leaf bioassays for predicting disease resistance on fruit: A case study on grapevine resistance to downy and powdery mildew. *Plant Pathology*, 62 (3): 533-544. [Texte intégral](#)
- Chevalier, M.; Bernard, C.; Parisi, L.; Audrain, C.; Tellier, M.; Laurens, F., 2004. Pathogenicity of virulent *Venturia inaequalis* strain on four apple clones (*Malus* sp.). *Acta Horticulturae*, 663: 209-212. [Texte intégral](#)
- Cova, V.; Bandara, N.L.; Liang, W.; Tartarini, S.; Patocchi, A.; Troglio, M.; Velasco, R.; Komjanc, M., 2015. Fine mapping of the Rvi5 (Vm) apple scab resistance locus in the 'Murray' apple genotype. *Molecular Breeding*, 35 (10): 12. [Texte intégral](#)
- De Franceschi, P.; Cova, V.; Tartarini, S.; Dondini, L., 2016. Characterization of a new apple S-RNase allele and its linkage with the Rvi5 gene for scab resistance. *Molecular Breeding*, 36 (1): 11. [Texte intégral](#)
- Delate, K.; McKern, A.; Turnbull, R.; Walker, J.; Volz, R.; White, A.; Bus, V.; Rogers, D.; Cole, L.; How, N.; Guernsey, S.; Johnston, J., 2010. Latest trends in insect and disease management in organic apple systems in the Midwestern USA and New Zealand. *Acta Horticulturae*, 873: 243-251. [Texte intégral](#)
- Delmas, C.E.L.; Fabre, F.; Jolivet, J.; Mazet, I.D.; Cervera, S.R.; Deliere, L.; Delmotte, F., 2016. Adaptation of a plant pathogen to partial host resistance: Selection for greater aggressiveness in grapevine downy mildew. *Evolutionary Applications*, 9 (5): 709-725. [Texte intégral](#)
- Delmotte, F.; Mestre, P.; Schneider, C.; Kassemeyer, H.H.; Kozma, P.; Richart-Cervera, S.; Rouxel, M.; Deliere, L., 2014. Rapid and multiregional adaptation to host partial resistance in a plant pathogenic oomycete: Evidence from European populations of *Plasmopara viticola*, the causal agent of grapevine downy mildew. *Infection Genetics and Evolution*, 27: 500-508. [Texte intégral](#)
- Didelot, F.; Caffier, V.; Orain, G.; Lemarquand, A.; Parisi, L., 2016. Sustainable management of scab control through the integration of apple resistant cultivars in a low-fungicide input system. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 217: 41-48. [Texte intégral](#)
- Dunemann, F.; Egerer, J., 2010. A major resistance gene from Russian apple 'Antonovka' conferring field immunity against apple scab is closely linked to the Vf locus. *Tree Genetics & Genomes*, 6 (5): 627-633. [Texte intégral](#)

- Dunemann, F.; Glass, R.; Bartsch, S.; Eldin, M.A.S.; Peil, A.; Bus, V.G.M., 2012. Molecular cloning and analysis of apple HcrVf resistance gene paralogs in a collection of related *Malus* species. *Tree Genetics & Genomes*, 8 (5): 1095-1109. [Texte intégral](#)
- Duponcheel, A.; Keulemans, J.; Cremmers, P.; Millet, I., 2002. Reduction of fungicides to control apple scab on a partial resistant cultivar, based on type of chemical, biological and climatological conditions. *Acta Horticulturae*, 595: 113-120. [Texte intégral](#)
- Durel, C.E.; Parisi, L.; Laurens, F.; Van de Weg, W.E.; Liebhard, R.; Jourjon, M.F., 2003. Genetic dissection of partial resistance to race 6 of *Venturia inaequalis* in apple. *Genome*, 46 (2): 224-234. [Texte intégral](#)
- Durel, C.E.; Parisi, L.; Laurens, F.; Venisse, J.S.; Jourjon, M.F., 2000. Does the Vf gene maintain a residual resistance to apple scab despite its breakdown by *Venturia inaequalis* race 6 strains? *Acta Horticulturae*, 538: 575-580. [Texte intégral](#)
- Emeriewen, O.F.; Richter, K.; Hanke, M.V.; Malnoy, M.; Peil, A., 2015. The fire blight resistance QTL of *Malus fusca* (Mfu10) is affected but not broken down by the highly virulent Canadian *Erwinia amylovora* strain E2002A. *European Journal of Plant Pathology*, 141 (3): 631-635. [Texte intégral](#)
- Erdin, N.; Tartarini, S.; Broggin, G.A.L.; Gennari, F.; Sansavini, S.; Gessler, C.; Patocchi, A., 2006. Mapping of the apple scab-resistance gene Vb. *Genome*, 49 (10): 1238-1245. [Texte intégral](#)
- Evrenosoglu, Y.; Baykul, A.; Misirli, A.; Acarsoy, N.; Aysan, Y.; Horuz, S.; Saygili, H.; Boztepe, O.; Bilen, E.; Yazici, I., 2014. Selections for resistance against fire blight in young F-1 hybrid pear seedlings in Turkey. *Acta Horticulturae*, 1056: 239-242. [Texte intégral](#)
- Evrenosoglu, Y.; Misirli, A.; Saygili, H.; Bilen, E.; Boztepe, O.; Acarsoy, N., 2011. Evaluation of susceptibility of different pear hybrid populations to fire blight (*Erwinia amylovora*). *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 39 (1): 226-236. [Texte intégral](#)
- Fan, J.J.; Wang, P.; Xu, X.; Liu, K.; Ruan, Y.Y.; Zhu, Y.S.; Cui, Z.H.; Zhang, L.J., 2015. Characterization of a TIR-NBS-LRR gene associated with downy mildew resistance in grape. *Genetics and Molecular Research*, 14 (3): 7964-7975. [Texte intégral](#)
- Fazio, G.; Aldwinckle, H.S.; McQuinn, R.P.; Robinson, T.L., 2006. Differential susceptibility to fire blight in commercial and experimental apple rootstock cultivars. *Acta Horticulturae*, 704: 527-530. [Texte intégral](#)
- Fazio, G.; Robinson, T.L.; Aldwinckle, H.S., 2015. The Geneva apple rootstock breeding program. *Plant Breeding Reviews*, 39: 379-424. [Texte intégral](#)
- Fazio, G.; Wan, Y.; Russo, N.L.; Aldwinckle, H.S., 2008. Investigation on the inheritance of strain specific resistance to *Erwinia amylovora* in an apple rootstock segregating population. *Acta Horticulturae*, 793: 331-335. [Texte intégral](#)
- Fischer, C., 2000. Multiple resistant apple cultivars and consequences for apple breeding in the future. *Acta Horticulturae*, 538: 229-234. [Texte intégral](#)
- Fischer, M., 2009. 80 years of tradition in classical pillnitz pome fruit breeding: A review. In: Latos, T.H., ed. *Cover crops and crop yields*. 149-173.
- Fischer, M.; Fischer, C., 2008. The pillnitz re-series of apple cultivars - Do they hold promise? 80 Years of professional German fruit breeding 2008. *Erwerbs-Obstbau*, 50 (2): 63-67. [Texte intégral](#)
- Fischer, M.; Geibel, M.; Fischer, C., 2003. The future of disease-resistant apples. *Acta Horticulturae*, 622: 329-334. [Texte intégral](#)
- Golles, M.; Bravin, E.; Naef, A., 2015. Evaluation of the low-residue apple crop protection. *Acta Horticulturae*, 1105: 241-246. [Texte intégral](#)
- Guerin, F.; Gladieux, P.; Le Cam, B., 2007. Origin and colonization history of newly virulent strains of the phytopathogenic fungus *Venturia inaequalis*. *Fungal Genetics and Biology*, 44 (4): 284-292. [Texte intégral](#)
- Guerin, F.; Le Cam, B., 2004. Breakdown of the scab resistance gene Vf in apple leads to a founder effect in populations of the fungal pathogen *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, 94 (4): 364-369. [Texte intégral](#)
- Hampson, C.R., 2013. Inheritance of partial resistance to apple scab in ten apple progenies. *Acta Horticulturae*, 976: 543-547. [Texte intégral](#)
- Hampson, C.R.; Quamme, H.A.; Sholberg, P.L., 2009. A study of scab resistance in 16 apple progenies using parents with partial scab resistance. *Canadian Journal of Plant Science*, 89 (4): 693-699. [Texte intégral](#)
- Hemmat, M.; Brown, S.K.; Aldwinckle, H.S.; Mehlenbacher, S.A.; Weeden, N.F., 2003. Identification and mapping of markers for resistance to apple scab from 'Antonovka' and 'Hansen's baccata #2'. *Acta Horticulturae*, 622: 153-161. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2007. Classification of apple cultivar reactions to scab in integrated and organic production systems. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 29 (3): 251-260. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2008. Timing of first and final sprays against apple scab combined with leaf removal and pruning in organic apple production. *Crop Protection*, 27 (3-5): 814-822. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J.; Dremak, P.; Bitskey, K.; Gonda, I., 2012. Yield response, pest damage and fruit quality parameters of scab-resistant and scab-susceptible apple cultivars in integrated and organic production systems. *Scientia Horticulturae*, 145: 109-117. [Texte intégral](#)
- Jamar, L.; Cavelier, M.; Lateur, M., 2010. Primary scab control using a "during-infection" spray timing and the effect on fruit quality and yield in organic apple production. *Biotechnologie Agronomie Societe Et Environnement*, 14 (3): 423-439. [Texte intégral](#)
- Jamar, L.; Lateur, M., 2007. Strategies to reduce copper use in organic apple production. *Acta Horticulturae*, 737: 113-120. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Baumgartner, I.O.; Leumann, L.; Frey, J.E.; Patocchi, A., 2013. Progress in pyramiding disease resistances in apple breeding. *Acta Horticulturae*, 976: 487-491. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Baumgartner, I.O.; Leumann, L.; Lussi, L.; Schutz, S.; Patocchi, A., 2014. Breeding high quality apples with fire blight resistance. *Acta Horticulturae*, 1056: 225-230. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Dolega, E.; Dilworth, E.; Koller, B.; Gessler, C., 2000. Advances in marker-assisted apple breeding. *Acta Horticulturae*, 538: 535-540. [Texte intégral](#)
- Kellerhals, M.; Franck, L.; Baumgartner, I.O.; Patocchi, A.; Frey, J.E., 2011. Breeding for fire blight resistance in apple. *Acta Horticulturae*, 896: 385-389. [Texte intégral](#)

- Kellerhals, M.; Szekely, T.; Sauer, C.; Frey, J.E.; Patocchi, A., 2009. Pyramiding scab resistances in apple breeding. *Erwerbs-Obstbau*, 51 (1): 21-28. [Texte intégral](#)
- Kemp, H.; van der Maas, M.P.; Voorrips, R.E.; Groenwold, R.; van de Weg, W.E., 2004. An assessment of the durability and susceptibility of scab resistance in apple cultivars. *Acta Horticulturae*, 663: 221-224. [Texte intégral](#)
- Khajuria, Y.P.; Kaul, S.; Wafai, B.A.; Dhar, M.K., 2014. Screening of apple germplasm of Kashmir Himalayas for scab resistance genes. *Indian Journal of Biotechnology*, 13 (4): 448-454. [Texte intégral](#)
- Khan, M.A.; Durel, C.E.; Duffy, B.; Drouet, D.; Kellerhals, M.; Gessler, C.; Patocchi, A., 2009. Identification and validation of QTLs linked to fire blight resistance in *Malus* and their applicability in marker-assisted selection. *Acta Horticulturae*, 814: 753-757. [Texte intégral](#)
- Kozma, P.; Hoffmann, S.; Cindric, P., 2014. New generation of resistant table grape cultivars. *Acta Horticulturae*, 1046: 41-48. [Texte intégral](#)
- Laurens, F.; Chevalier, M.; Dolega, E.; Gennari, F.; Goerre, M.; Fischer, C.; Kellerhals, M.; Lateur, M.; Lefrancq, B.; Parisi, L.; Schouten, H.J.; Tartarini, S., 2004. Local European cultivars as sources of durable scab resistance in apple. *Acta Horticulturae*, 663: 115-121. [Texte intégral](#)
- Le Roux, P.M.; Flachowsky, H.; Jansch, M.; Kellerhals, M.; Patocchi, A.; Hanke, M.V., 2014. Development of apple pre-breeding genotypes highly resistant to fire blight by early flowering. *Acta Horticulturae*, 1048: 55-64. [Texte intégral](#)
- Le Roux, P.M.F.; Christen, D.; Duffy, B.; Tartarini, S.; Dondini, L.; Yamamoto, T.; Nishitani, C.; Terakami, S.; Lespinasse, Y.; Kellerhals, M.; Patocchi, A., 2012. Redefinition of the map position and validation of a major quantitative trait locus for fire blight resistance of the pear cultivar 'Harrow Sweet' (*Pyrus communis* L.). *Plant Breeding*, 131 (5): 656-664. [Texte intégral](#)
- Le Van, A.; Caffier, V.; Lasserre-Zuber, P.; Chauveau, A.; Brunel, D.; Le Cam, B.; Durel, C.E., 2013. Differential selection pressures exerted by host resistance quantitative trait loci on a pathogen population: A case study in an apple *Venturia inaequalis* pathosystem. *New Phytologist*, 197 (3): 899-908. [Texte intégral](#)
- Le Van, A.; Durel, C.E.; Le Cam, B.; Caffier, V., 2011. The threat of wild habitat to scab resistant apple cultivars. *Plant Pathology*, 60 (4): 621-630. [Texte intégral](#)
- Lefrancq, B.; Lateur, M.; Rondia, A., 2004. Screening method for polygenic scab resistance within an apple breeding programme: Relationship between early greenhouse screening test on young seedlings and their scab susceptibility in natural field conditions. *Acta Horticulturae*, 663: 793-797. [Texte intégral](#)
- Lemaire, C.; De Gracia, M.; Leroy, T.; Michalecka, M.; Lindhard-Pedersen, H.; Guerin, F.; Gladioux, P.; Le Cam, B., 2016. Emergence of new virulent populations of apple scab from nonagricultural disease reservoirs. *New Phytologist*, 209 (3): 1220-1229. [Texte intégral](#)
- Lespinasse, Y.; Durel, C.E.; Laurens, F.; Chevalier, M.; Pinet, C.; Parisi, L., 2000. A European project: DARE - Durable apple resistance in Europe (FAIR5 CT97-3898) durable resistance of apple to scab and powdery-mildew: One step more towards an environmental friendly orchard. *Acta Horticulturae*, 538: 197-200. [Texte intégral](#)
- Lespinasse, Y.; Pinet, C.; Parisi, L., 2002. European research for durable resistance to scab on apple: the DARE project. *Acta Horticulturae*, 595: 17-22. [Texte intégral](#)
- Liang, C.; Liu, L.; Zang, C.; Zhao, K.; Liu, C., 2015. Characterization and induction kinetics of a putative candidate gene associated with downy mildew resistance in grapevine. *European Journal of Horticultural Science*, 80 (5): 216-224. [Texte intégral](#)
- Liebhart, R.; Koller, B.; Patocchi, A.; Kellerhals, M.; Pfammatter, W.; Jermini, M.; Gessler, C., 2003. Mapping quantitative field resistance against apple scab in a 'Fiesta' x 'Discovery' progeny. *Phytopathology*, 93 (4): 493-501. [Texte intégral](#)
- Melounova, M.; Vejil, P.; Sedlak, P.; Reznarova, A.; Tesarova, M.; Blazek, J.; Zoufala, J., 2004. The variability of *Venturia inaequalis* CKE. races in the Czech Republic and the accumulation of resistance genes in apple germplasm. *Plant Soil and Environment*, 50 (9): 416-423. [Texte intégral](#)
- Merdinoglu, D.; Blasi, P.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Mestre, P.; Peressotti, E.; Poutaraud, A.; Prado, E.; Schneider, C., 2014. Breeding for durable resistance to downy and powdery mildew in grapevine. *Acta Horticulturae*, 1046: 65-72. [Texte intégral](#)
- Mestre, P.; Piron, M.C.; Merdinoglu, D., 2012. Identification of effector genes from the phytopathogenic oomycete *Plasmopara viticola* through the analysis of gene expression in germinated zoospores. *Fungal Biology*, 116 (7): 825-835. [Texte intégral](#)
- Montanari, S.; Perchepped, L.; Renault, D.; Frijters, L.; Velasco, R.; Horner, M.; Gardiner, S.E.; Chagne, D.; Bus, V.G.M.; Durel, C.E.; Malnoy, M., 2016. A QTL detected in an interspecific pear population confers stable fire blight resistance across different environments and genetic backgrounds. *Molecular Breeding*, 36 (4): 16. [Texte intégral](#)
- Neilsen, G.; Cossentine, J.; Forge, T.; Hampson, C.; Hogue, E.; Judd, G.; Neilsen, D.; Sholberg, P.; Thistlewood, H., 2007. Organic apple production in British Columbia: Discovery to application. *Acta Horticulturae*, 737: 129-138. [Texte intégral](#)
- Norelli, J.L.; Lalli, D.A.; Bassett, C.L.; Wisniewski, M.E.; Gardiner, S.E.; Celton, J.M.; Bowatt, D.R.; Carlisi, C.M.; Malnoy, M.; Aldwinckle, H.S.; Farrell, R.E., 2011. Molecular markers for durable fire blight resistance in apple. *Acta Horticulturae*, 903: 81-85. [Texte intégral](#)
- Padmarasu, S.; Sargent, D.J.; Jaensch, M.; Kellerhals, M.; Tartarini, S.; Velasco, R.; Troggo, M.; Patocchi, A., 2014. Fine-mapping of the apple scab resistance locus Rvi12 (Vb) derived from 'Hansen's baccata #2'. *Molecular Breeding*, 34 (4): 2119-2129. [Texte intégral](#)
- Papp, D.; Bekefi, Z.; Balotai, B.; Toth, M., 2015. Identification of marker alleles linked to fire blight resistance QTLs in apple genotypes. *Plant Breeding*, 134 (3): 345-349. [Texte intégral](#)
- Paris, R.; Dondini, L.; Tartarini, S.; Sansavini, S.; Bastia, D.; Mantovani, V.; Gualdi, V.; Piffanelli, P., 2009. First evidence of d-HPLC Efficiency for an automated cDNA-AFLP in the apple scab resistance model. *Acta Horticulturae*, 839: 457-462. [Texte intégral](#)
- Paris, R.; Dondini, L.; Zannini, G.; Bastia, D.; Marasco, E.; Gualdi, V.; Rizzi, V.; Piffanelli, P.; Mantovani, V.; Tartarini, S., 2012. dHPLC efficiency for semi-automated cDNA-AFLP analyses and fragment collection in the apple scab-resistance gene model. *Planta*, 235 (5): 1065-1080. [Texte intégral](#)

- Parravicini, G.; Gessler, C.; Denance, C.; Lasserre-Zuber, P.; Vergne, E.; Brisset, M.N.; Patocchi, A.; Durel, C.E.; Broggin, G.A.L., 2011. Identification of serine/threonine kinase and nucleotide-binding site-leucine-rich repeat (NBS-LRR) genes in the fire blight resistance quantitative trait locus of apple cultivar 'Evereste'. *Molecular Plant Pathology*, 12 (5): 493-505. [Texte intégral](#)
- Patocchi, A.; Bigler, B.; Koller, B.; Kellerhals, M.; Gessler, C., 2004. Vr(2): a new apple scab resistance gene. *Theoretical and Applied Genetics*, 109 (5): 1087-1092. [Texte intégral](#)
- Patocchi, A.; Frei, A.; Frey, J.E.; Kellerhals, M., 2009. Towards improvement of marker assisted selection of apple scab resistant cultivars: *Venturia inaequalis* virulence surveys and standardization of molecular marker alleles associated with resistance genes. *Molecular Breeding*, 24 (4): 337-347. [Texte intégral](#)
- Patocchi, A.; Walser, M.; Tartarini, S.; Broggin, G.A.L.; Gennari, F.; Sansavini, S.; Gessler, C., 2005. Identification by genome scanning approach (GSA) of a microsatellite tightly associated with the apple scab resistance gene Vm. *Genome*, 48 (4): 630-636. [Texte intégral](#)
- Peil, A.; Flachowsky, H.; Hanke, M.V.; Richter, K.; Rode, J., 2011. Inoculation of *Malus x robusta* 5 progeny with a strain breaking resistance to fire blight reveals a minor QTL on LG5. *Acta Horticulturae*, 896: 357-362. [Texte intégral](#)
- Peressotti, E.; Wiedemann-Merdinoglu, S.; Delmotte, F.; Bellin, D.; Di Gaspero, G.; Testolin, R.; Merdinoglu, D.; Mestre, P., 2010. Breakdown of resistance to grapevine downy mildew upon limited deployment of a resistant variety. *Bmc Plant Biology*, 10: 11. [Texte intégral](#)
- Pernes, G., 2004. New resistant table grape cultivars bred in Hungary. *Acta Horticulturae*, 652: 321-327. [Texte intégral](#)
- Quamme, H.A.; Hampson, C.R.; Sholberg, P.L., 2005. Evaluation of scab (*Venturia inaequalis*) severity on 54 cultivars of apple in an unsprayed common planting. *Journal of the American Pomological Society*, 59 (2): 78-90. [Texte intégral](#)
- Reisch, B.I.; Owens, C.L.; Cousins, P.S., 2012. Grape. In: Badenes, M.L.; Byrne, D.H., eds. *Fruit Breeding*. New York: Springer, 225-262. [Texte intégral](#)
- Robinson, T., 2011. Advances in apple culture worldwide. *Revista Brasileira De Fruticultura*, 33 (1): 37-47. [Texte intégral](#)
- Robinson, T.; Aldwinckle, H.; Fazio, G.; Holleran, T., 2003. The Geneva series of apple rootstocks from Cornell: Performance, disease resistance, and commercialization. *Acta Horticulturae*, 622: 513-520. [Texte intégral](#)
- Russo, N.L.; Robinson, T.L.; Fazio, G.; Aldwinckle, H.S., 2007. Field evaluation of 64 apple rootstocks for orchard performance and fire blight resistance. *Hortscience*, 42 (7): 1517-1525. [Texte intégral](#)
- Russo, N.L.; Robinson, T.L.; Fazio, G.; Aldwinckle, H.S., 2008. Fire blight resistance of Budagovsky 9 apple rootstock. *Plant Disease*, 92 (3): 385-391. [Texte intégral](#)
- Sansavini, S.; Tartarini, S.; Gennari, F.; Barbieri, M., 2002. Scab (*Venturia inaequalis*) resistance in apple: the Vf-gene and polygenic resistance in the breeding strategy at DCA - Bologna. *Acta Horticulturae*, 595: 29-32. [Texte intégral](#)
- Sikorskaite, S.; Gelvonauskienė, D.; Bendokas, V.; Stany, V.; Baniulis, D., 2013. *Malus* sp - *V-inaequalis* interaction characteristics among local apple cultivars in Lithuania. *Acta Horticulturae*, 976: 567-572. [Texte intégral](#)
- Soriano, J.M.; Joshi, S.G.; van Kaauwen, M.; Noordijk, Y.; Groenwold, R.; Henken, B.; van de Weg, W.E.; Schouten, H.J., 2009. Identification and mapping of the novel apple scab resistance gene Vd3. *Tree Genetics & Genomes*, 5 (3): 475-482. [Texte intégral](#)
- Soriano, J.M.; Madduri, M.; Schaart, J.G.; van der Burgh, A.; van Kaauwen, M.P.W.; Tomic, L.; Groenwold, R.; Velasco, R.; van de Weg, E.; Schouten, H.J., 2014. Fine mapping of the gene Rvi18 (V25) for broad-spectrum resistance to apple scab, and development of a linked SSR marker suitable for marker-assisted breeding. *Molecular Breeding*, 34 (4): 2021-2032. [Texte intégral](#)
- Soufflet-Freslon, V.; Gianfranceschi, L.; Patocchi, A.; Durel, C.E., 2008. Inheritance studies of apple scab resistance and identification of Rvi14, a new major gene that acts together with other broad-spectrum QTL. *Genome*, 51 (8): 657-667. [Texte intégral](#)
- Tartarini, S.; Gennari, F.; Pratesi, D.; Palazzetti, C.; Sansavini, S.; Parisi, L.; Fouillet, A.; Fouillet, V.; Durel, C.E., 2004. Characterisation and genetic mapping of a major scab resistance gene from the old Italian apple cultivar 'Durello di forlì'. *Acta Horticulturae*, 663: 129-133. [Texte intégral](#)
- Tustin, D.S.; Seymour, S.M.; Breen, K.C., 2014. A new series of pest- and disease-resistant vigour-controlling apple rootstocks. *Acta Horticulturae*, 1058: 663-668. [Texte intégral](#)
- van Heerden, C.J.; Burger, P.; Vermeulen, A.; Prins, R., 2014. Detection of downy and powdery mildew resistance QTL in a 'Regent' x 'RedGlobe' population. *Euphytica*, 200 (2): 281-295. [Texte intégral](#)
- Venuti, S.; Copetti, D.; Foria, S.; Falginella, L.; Hoffmann, S.; Bellin, D.; Cindric, P.; Kozma, P.; Scalabrin, S.; Morgante, M.; Testolin, R.; Di Gaspero, G., 2013. Historical introgression of the downy mildew resistance gene Rpv12 from the Asian species *Vitis amurensis* into grapevine varieties. *Plos One*, 8 (4): 7. [Texte intégral](#)
- Villette, I.; Lateur, M.; Lefrancq, B.; Lepoivre, P., 2004. Study of components of partial resistance to scab on a range of apple cultivars. *Acta Horticulturae*, 663: 217-220. [Texte intégral](#)
- Wohner, T.; Vogt, I.; Peil, A.; Flachowsky, H.; Hanke, M.V.; Richter, K.; Gessler, C.; Broggin, G.A.L.; Fahrentrapp, J.; Garcia-Libreros, T., 2013. QTL mapping for resistance to fire blight using several *Erwinia amylovora* strains resulting in different host-pathogen interactions. *Acta Horticulturae*, 976: 509-512. [Texte intégral](#)
- Wohner, T.W.; Flachowsky, H.; Richter, K.; Garcia-Libreros, T.; Trognitz, F.; Hanke, M.V.; Peil, A., 2014. QTL mapping of fire blight resistance in *Malus x robusta* 5 after inoculation with different strains of *Erwinia amylovora*. *Molecular Breeding*, 34 (1): 217-230. [Texte intégral](#)
- Xu, X.M.; Harvey, N.; Roberts, A.; Barbara, D., 2013. Population variation of apple scab (*Venturia inaequalis*) within mixed orchards in the UK. *European Journal of Plant Pathology*, 135 (1): 97-104. [Texte intégral](#)

Tableau 2.4-A2. Analyse des articles primaires : cultures annuelles

Plante	Pathogène	Référence	Type de résistance	Expé labo/champ	Informations importantes pour l'ESCo
Pomme de terre	<i>Phytophthora</i>	(Grunwald <i>et al.</i> , 2002)	R+QTL	champ	Les systèmes d'aide à la décision peuvent prendre en compte efficacement le niveau de résistance des variétés (et ainsi limiter le nombre de traitements).
		(Kankwatsa <i>et al.</i> , 2002)	R+QTL	champ	L'utilisation de variétés résistantes en Ouganda peut permettre de limiter les applications de fongicides.
		(Basu and Das, 2003)	R	champ	Comparaison de différents itinéraires IPM.
		(Andrивon <i>et al.</i> , 2003)	QTL	champ	Les mélanges variétaux sont efficaces.
		(Phillips <i>et al.</i> , 2005)	QTL	champ	Les mélanges variétaux ne semblent pas efficaces.
		(Pilet <i>et al.</i> , 2006)	R+QTL	champ	Les mélanges variétaux sont efficaces et surtout lorsque la pression de maladie est faible (à combiner avec un fongicide).
		(Naerstad <i>et al.</i> , 2007)	QTL	champ	Possible de réduire les doses et le nombre de traitements fongicides en utilisant des variétés partiellement résistantes.
		(Bosco <i>et al.</i> , 2009)	R+QTL	champ	Le système d'aide à la décision Blitecast ne prend pas en compte le niveau de résistance des variétés.
		(Andrивon, 2009)	.	.	Faible utilisation des résistances.
		(Skelsey <i>et al.</i> , 2010)	R+QTL	.	Etude théorique sur la dispersion qui montre qu'il faut mieux faire des mélanges de variétés sensibles et résistantes au sein d'un champ que des champs sensibles et des champs résistants. Il faut au moins une distance de 16 km pour éviter les échanges entre champs.
		(Tan <i>et al.</i> , 2010)	R	champ	Meilleure efficacité du pyramidage (non OGM) de Rpi-mcd1 et Rpi-ber que lorsque les gènes sont utilisés seuls.
		(Forbes, 2012)	.	.	Les variétés résistantes ne sont pas suffisamment adoptées.
		(Cadena-Hinojosa <i>et al.</i> , 2007)	R+QTL	champ	Evaluation de la résistance au Mexique.
		(Li <i>et al.</i> , 2011a)	R+QTL	champ	Cooperation-88 (C88) est un cultivar de pdt avec une résistance durable au mildiou. Il est utilisé depuis 15 ans et est cultivé sur 390 000 ha dans le sud de la Chine. Il est adapté aux conditions environnementales de cette région mais pas nécessairement à d'autres conditions environnementales.
		(Duarte <i>et al.</i> , 2012)	R+QTL	champ	Les variétés les plus résistantes sont aussi les plus tardives.
		(Marhadour <i>et al.</i> , 2013)	R+QTL	champ	Identification de génotypes avec des résistances totales et partielles à partir des courbes d'épidémies.
		(Plich <i>et al.</i> , 2016)	R+QTL	champ	Les résistances partielles sont corrélées à une maturité tardive et ce n'est pas le cas pour les résistances totales.
		(Sandbrink <i>et al.</i> , 2000)	QTL	champ	Identification de QTL de résistance sur les chromosomes 4, 5 et 10 de <i>S. microdontum</i> .
		(Bisognin and Douches, 2002)	R+QTL	labo	<i>S. microdontum</i> et <i>S. sureshense</i> sont des sources de résistances face au mildiou.
		(Ballvora <i>et al.</i> , 2002)	R	labo	Clonage de R1.
		(Song <i>et al.</i> , 2003)	R	labo	Clonage du gène RB de <i>S. bulbocastanum</i> .
		(Costanzo <i>et al.</i> , 2004)	QTL	champ	Le croisement entre <i>S. phureja</i> et <i>S. stenotomum</i> donne une descendance contenant un fort niveau de résistance partielle.
		(Bradshaw and Ramsay, 2005)	R+QTL	.	La Commonwealth Potato Collection est une source de résistances intéressante.
		(Guevara <i>et al.</i> , 2005)	R+QTL	labo	La protéase aspartic (StAsp) est plus exprimée chez une pdt résistante que chez une pdt sensible (lors de l'infection par <i>P. infestans</i>).
(Park <i>et al.</i> , 2005)	R	labo	Identification d'un gène de résistance (Rpi-abpt) sur le chromosome 4 d'un clone hybride de <i>S. acaule</i> , <i>S. bulbocastanum</i> , <i>S. phureja</i> et <i>S. tuberosum</i> . Le gène de résistance proviendrait de <i>S. bulbocastanum</i> .		
(van der Vossen <i>et al.</i> , 2005)	R	labo	Le gène Rpi-blb2 de <i>S. bulbocastanum</i> est un homologue du gène Mi-1 de la tomate et qui confère la résistance face aux nématodes.		

Pomme de terre	<i>Phytophthora</i>	(Liu and Halterman, 2006)	R	labo	La résistance de <i>S. verrucosum</i> est due à un orthologue du gène RB (identifié chez <i>S. bulbocastanum</i>).
		(Simko <i>et al.</i> , 2006)	QTL	labo	Pas de corrélation entre la résistance du tubercule et la résistance du feuillage, pas de corrélation non plus entre résistance du tubercule et tardivité. 4 QTL identifiés sur les chromosomes 10, 8, 6 et 2. Pas de colocalisation avec la résistance du feuillage.
		(Sorensen <i>et al.</i> , 2006)	QTL	champ	Identification de QTL de résistance partielle chez <i>S. vernei</i> .
		(Colton <i>et al.</i> , 2006)	R	labo	Identification de marqueurs moléculaires liés au gène de résistance RB de <i>S. bulbocastanum</i> .
		(Inglis <i>et al.</i> , 2007)	QTL	labo + champ	Résistance partielle chez <i>S. hougasii</i> .
		(Chen <i>et al.</i> , 2008)	R+QTL	labo	Fusion de protoplastes pour croiser des <i>Solanum</i> avec différents niveaux de ploïdie.
		(Tan <i>et al.</i> , 2008)	R	champ	Identification du gène <i>Rpi-mcd1</i> sur le chromosome 4 de <i>S. microdontum</i> .
		(Carrasco <i>et al.</i> , 2009)	R	champ	Développement de marqueurs - aide à la sélection.
		(Liu and Halterman, 2009)	R+QTL	labo	Il y a de la résistance chez <i>S. verrucosum</i> . Les résistances au mildiou du feuillage et du tubercule ne sont pas corrélées.
		(Danan <i>et al.</i> , 2009)	QTL	labo	Identification de QTL chez <i>S. sparsipilum</i> et <i>S. spegazzinii</i> (sur le chromosome 10).
		(Park <i>et al.</i> , 2009)	R	labo	Identification de 2 gènes de résistance (<i>Rpi-ber1</i> et <i>Rpi-ber2</i>) sur le chromosome 10 de <i>S. berthaultii</i> .
		(Li <i>et al.</i> , 2011b)	R	labo	Clonage de R3b.
		(Shi <i>et al.</i> , 2012)	QTL	labo	La protéine PR StPRp27 est associée à la résistance partielle et peut être utilisée en sélection.
		(Sliwka <i>et al.</i> , 2012)	R	labo	Le gène de résistance <i>Rpi-rzc1</i> se trouve sur le chromosome 10 de <i>S. ruiz-ceballosii</i> et est lié au gène donnant la couleur violette aux fleurs. Le phénotypage d'une descendance est donc facile.
		(Rietman <i>et al.</i> , 2012)	R+QTL	labo	La résistance durable de la variété Sarpò Mira est due à une association entre des facteurs de résistances totales et partielles.
		(Park, 2013)	R+QTL	labo	Identification de 2 clusters de gènes de résistance sur le chromosome 9 de <i>S. venturii</i> .
		(Tomczynska <i>et al.</i> , 2014)	R	labo	Identification d'un marqueur lié au gène de résistance de Sarpò Mira (R3 sur le chromosome 9) et pyramidage de ce gène avec le gène <i>Rpi-phu1</i> (de <i>S. phureja</i>). Cette construction a un spectre d'action plus large et est donc supposée plus durable.
		(Feldman <i>et al.</i> , 2014)	QTL	labo	Corrélation entre le niveau d'expression de l'inhibiteur de protéase PLK1 et le niveau de résistance partielle.
		(Pushpa <i>et al.</i> , 2014)	QTL	labo	Une approche de profilage métabolique et de transcriptomique a permis de mettre en évidence le rôle des HCAA dans la résistance partielle face à <i>P. infestans</i> . Ce métabolite et des marqueurs liés peuvent être utilisés pour la sélection de variétés partiellement résistantes (et durables).
		(Alor <i>et al.</i> , 2015)	R+QTL	labo	Utiliser le cultivar Venezolana dans les programmes de sélection.
		(Yogendra <i>et al.</i> , 2015)	QTL	labo	Les phénylpropanoïdes, les flavonoïdes et les alcaloïdes sont induits dans les variétés partiellement résistantes.
		(Brylinska <i>et al.</i> , 2015)	R	labo	<i>Rpi-rzc1</i> (originaire de <i>Solanum ruiz-ceballosii</i>) a un spectre d'efficacité large et est lié au locus F qui confère la couleur violette aux fleurs de pomme de terre.
		(Plich <i>et al.</i> , 2015)	R+QTL	labo	La résistance durable de la variété polonaise Bzura est due à l'association entre R2 et des QTL non identifiés du fond génétique de cette variété.
		(Du <i>et al.</i> , 2015)	R	labo	Identification chez <i>S. microdontum</i> d'un récepteur de l'Elicitin qui augmente la résistance à <i>P. infestans</i> .
		(Muktar <i>et al.</i> , 2015)	QTL	labo	Identification de SNP associés à de la résistance partielle indépendante de la maturité et de plusieurs gènes candidats possiblement impliqués dans la résistance.
		(Mosquera <i>et al.</i> , 2016)	QTL	labo	Identification de SNP associés à de la résistance partielle indépendante de la maturité et de plusieurs gènes candidats possiblement impliqués dans la résistance.
(Flier <i>et al.</i> , 2003)	QTL	labo + champ	Adaptation de <i>P. infestans</i> aux résistances quantitatives.		

Pomme de terre	<i>Phytophthora</i>	(Pilet <i>et al.</i> , 2005)	R	labo	L'adaptation à R2 n'est pas associée à un coût de virulence.
		(Andrivot <i>et al.</i> , 2007)	QTL	labo	La résistance partielle de Désirée est contournée au Maroc.
		(Montarry <i>et al.</i> , 2010)	R	labo	Coût de virulence faible mais cumulatif chez <i>P. infestans</i> .
		(Gilroy <i>et al.</i> , 2011)	R	labo	Identification de modifications génomiques au niveau de l'effecteur AVR2 qui permettent l'adaptation à R2.
		(Chen <i>et al.</i> , 2012)	R	labo	Identification de la mutation dans l'effecteur IPI-O qui permet le passage de avirulent à virulent.
		(Cooke <i>et al.</i> , 2012)	R	labo	L'analyse génomique du clone 13_A2 montre qu'il a les effecteurs Avrblb1, Avrblb2 et Avrvt1 ce qui montre que les gènes R correspondant (Rpi-blb1, Rpi-blb2 et Rpi-vnt1,1) peuvent permettre de contrôler ce clone devenu majoritaire en Europe.
		(Zhu <i>et al.</i> , 2015)	R	labo	Création et utilisation de génotypes de Désirée OGM avec chacun un gène majeur de résistance comme nouveau set différentiel pour suivre la virulence des populations de <i>P. infestans</i> .
Pomme de terre	<i>Alternaria</i>	(Duarte <i>et al.</i> , 2014)	R+QTL	champ	Les variétés les plus résistantes sont aussi les plus tardives.
Pomme de terre	<i>Alternaria</i> / PVY-PVX	(Neder <i>et al.</i> , 2010)	QTL	champ	Identification de clones double-résistants <i>Alternaria</i> /PVY.
Pomme de terre	<i>Erwinia</i>	(Zimnoch-Guzowska <i>et al.</i> , 2000)	QTL	labo	Identification de QTL de résistance à <i>Erwinia</i> . La résistance du feuillage n'est pas liée à la résistance des tubercules.
Pomme de terre	<i>Ralstonia</i>	(Cruz <i>et al.</i> , 2014)	R+QTL	labo	Utilisation d'une bactérie luminescente (génétiquement modifiée) pour suivre facilement la multiplication bactérienne et ainsi phénotyper les génotypes de pomme de terre.
Pomme de terre / Tomate	<i>Phytophthora</i>	(Harbaoui <i>et al.</i> , 2014)	.	champ	Les lignées clonales présentes en Tunisie ne sont pas les mêmes que celles présentes en Europe.
Tomate	<i>Phytophthora</i>	(Chunwongse <i>et al.</i> , 2002)	R	labo	Identification de Ph-3 sur le chromosome 9 de la tomate.
		(Smart <i>et al.</i> , 2007)	QTL	labo	Identification d'un QTL sur le chromosome 6 de <i>L. pennellii</i> qui explique 25% de la résistance.
		(de Miranda <i>et al.</i> , 2010)	R	champ	Les 3 gènes R de la tomate (Ph-1, Ph-2 et Ph-3/Ph-4) sont contournés au Brésil (certaines souches étant même virulentes face aux 3 gènes).
		(Li <i>et al.</i> , 2011c)	QTL	labo	Identification de 5 QTL de résistance partielle chez <i>S. habrochaites</i> .
		(Merk <i>et al.</i> , 2012)	QTL	labo	Deux régions génomiques (chromo 1 et 10) impliquées dans la résistance de <i>S. pimpinellifolium</i> .
		(Foolad <i>et al.</i> , 2014)	R+QTL	champ	<i>S. pimpinellifolium</i> est une source de résistance.
		(Chen, 2014)	QTL	labo	RAD-seq pour identifier de nouveaux QTL de résistance chez la tomate.
		(Hansen <i>et al.</i> , 2014)	R	champ	L'association entre Ph-2 et Ph-3 est plus efficace que Ph-1, Ph-2 ou Ph-3 seuls.
(Wang <i>et al.</i> , 2016)	R	labo	Développement d'un marqueur dans le gène de résistance Ph-3.		
Tomate	<i>Pseudomonas</i>	(Kunkeaw <i>et al.</i> , 2010)	R	labo	Des modifs génomiques d'avrPto et avrPtoB permettent l'adaptation face à Pto et Prf.
		(Giordano <i>et al.</i> , 2010)	R+QTL	champ	BRS Tospodoro est une variété de tomate multirésistante (<i>Pseudomonas</i> , <i>Meloidogyne</i> , insectes, virus, <i>Fusarium</i> , <i>Verticillium</i>) bien adaptée aux conditions climatiques du sud du Brésil, de l'Argentine et de l'Uruguay (mais il faut la protéger contre <i>P. infestans</i>).
		(Molan <i>et al.</i> , 2010)	R+QTL	labo	Identification de variétés résistantes à <i>Pseudomonas corrugata</i> .
		(Thapa <i>et al.</i> , 2015)	QTL	labo	Identification de QTL sur les chromosome 1, 2 et 12 de <i>S. habrochaites</i> conférant de la résistance face à la race 1 de <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>Tomato</i> .
Tomate	<i>Alternaria</i>	(Zhang <i>et al.</i> , 2003)	QTL	labo	Identification de 7 QTL de résistance chez <i>L. hirsutum</i> .
Tomate	<i>Ralstonia</i>	(Lebeau <i>et al.</i> , 2011)	R	labo	Définition de 3 pathotypes sur le piment, 5 sur la tomate et 6 sur l'aubergine.

Tomate	<i>Xanthomonas</i>	(Berrueta <i>et al.</i> , 2016)	QTL	champ	Il y a des sources de résistance partielle disponibles.
		(Hutton <i>et al.</i> , 2010)	QTL	labo	Identification de QTL de résistance face à la race T4 de <i>Xanthomonas</i> sur les chromosomes 3 et 11.
		(Scott <i>et al.</i> , 2011)	R	labo	La résistance oblique (mélange de verticale et horizontale) correspond à une résistance totale conférée par plusieurs gènes.
		(Sharlach <i>et al.</i> , 2013)	R	labo	Développement de marqueurs liés au gène majeur RXopJ4 sur le chromosome 6 de <i>S. pennellii</i> .
		(Timilsina <i>et al.</i> , 2016)	R	labo	Identification d'effecteurs (xopJ4 et avrBsT) qui sont les meilleurs cibles à exploiter pour identifier de nouvelles résistances (effectoromic).
		(de Souza <i>et al.</i> , 2008)	R+QTL	labo	Les souches de <i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i> étant majoritairement résistantes aux produits à base de cuivre, il est important d'identifier des résistances. Mise en évidence de résistances totales et partielles chez des génotypes de tomate.
Laitue	<i>Bremia</i>	(den Boer <i>et al.</i> , 2013)	QTL	labo	NILs et rôle des différents QTL.
		(Zhang <i>et al.</i> , 2009)	QTL	labo	La résistance non hôte de <i>Lactuca saligna</i> est déterminé par de nombreux QTL agissant à différents stades de développement.
		(Lebeda and Zinkernagel, 2003)	R	labo	12 gènes R (Dm1, Dm2, Dm3, Dm4, Dm5/8, Dm6, Dm7, Dm11, R12, Dm13, Dm16 et R18) mais surtout 5 sont utilisés en culture (Dm3, Dm7, Dm11, Dm16 et R18). La fréquence des facteurs de virulence évolue rapidement dans les populations de <i>Bremia</i> .
		(Nordskog <i>et al.</i> , 2014)	R	champ	Description des fréquences de virulence dans les populations norvégiennes de <i>Bremia</i> . Le facteur de virulence v17 n'est pas présent.
		(Van Hese <i>et al.</i> , 2016)	R	labo	Les fréquences de virulence dans les pop. de <i>Bremia</i> en Belgique indiquent que les gènes de résistance à privilégier sont Dm15 et Dm17.
		(Jeuken and Lindhout, 2002)	R+QTL	labo	Identification d'un gène R et de 3 QTL chez la laitue sauvage (<i>Lactuca saligna</i>).
Laitue	<i>Golovinomyces</i>	(Lebeda <i>et al.</i> , 2012)	R	labo	Définition d'un set d'hôtes pour identifier les différents pathotypes.
Laitue	<i>Xanthomonas</i>	(Bull <i>et al.</i> , 2015)	QTL	labo	Certaines variétés de salade limitent la multiplication bactérienne.
		(Lu <i>et al.</i> , 2014)	R+QTL	labo	Identification de génotypes de laitue résistants et de SNP associés.
diverses cultures	.	(Stuthman <i>et al.</i> , 2007)	R+QTL	.	Exemples de résistances R durables et de résistances QTL non durables.

Références citées dans le Tableau 2.4-A2

- Alor, N.; Lopez-Pardo, R.; Barandalla, L.; Rios, D.; Ritter, E.; deGalarreta, J.I.R., 2015. New sources of resistance to potato pathogens in old varieties of the Canary Islands. *Potato Research*, 58 (2): 135-146. [Texte intégral](#)
- Andrivon, D., 2009. Plantes, parasites et pathologistes : de la compréhension des interactions à la gestion durable des résistances. *Cahiers Agricultures*, 18 (6): 486-492. [Texte intégral](#)
- Andrivon, D.; Lucas, J.M.; Ellisseche, D., 2003. Development of natural late blight epidemics in pure and mixed plots of potato cultivars with different levels of partial resistance. *Plant Pathology*, 52 (5): 586-594. [Texte intégral](#)
- Andrivon, D.; Pilet, F.; Montarry, J.; Hafidi, M.; Corbiere, R.; Achbani, E.H.; Pelle, R.; Ellisseche, D., 2007. Adaptation of *Phytophthora infestans* to partial resistance in potato: Evidence from French and Moroccan populations. *Phytopathology*, 97 (3): 338-343. [Texte intégral](#)
- Ballvora, A.; Ercolano, M.R.; Weiss, J.; Meksem, K.; Bormann, C.A.; Oberhagemann, P.; Salamini, F.; Gebhardt, C., 2002. The R1 gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *Plant Journal*, 30 (3): 361-371. [Texte intégral](#)
- Basu, A.; Das, S., 2003. Integrated management of potato (*Solanum tuberosum*) diseases in Hooghly area of West Bengal. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 73 (12): 649-651.
- Berrueta, M.C.; Gimenez, G.; Galvan, G.A.; Borges, A., 2016. New sources of partial resistance to bacterial spot race T2 in processing tomatoes. *Horticultura Brasileira*, 34 (3): 326-332. [Texte intégral](#)
- Bisognin, D.A.; Douches, D.S., 2002. Genetic diversity in diploid and tetraploid late blight resistant potato germplasm. *Hortscience*, 37 (1): 178-183. [Texte intégral](#)
- Bosco, L.C.; Heldwein, A.B.; Lucas, D.D.P.; Trentin, G.; Grimm, E.; Loose, L.H., 2009. Forecasting system of late blight occurrence in susceptible and resistant potato clones. *Ciencia Rural*, 39 (4): 8. [Texte intégral](#)

- Bradshaw, J.E.; Ramsay, G., 2005. Utilisation of the commonwealth potato collection in potato breeding. *Euphytica*, 146 (1-2): 9-19. [Texte intégral](#)
- Brylinska, M.; Tomczynska, I.; Jakuczun, H.; Wasilewicz-Flis, I.; Witek, K.; Jones, J.D.G.; Sliwka, J., 2015. Fine mapping of the Rpi-rzc1 gene conferring broad-spectrum resistance to potato late blight. *European Journal of Plant Pathology*, 143 (1): 193-198. [Texte intégral](#)
- Bull, C.T.; Gebben, S.J.; Goldman, P.H.; Trent, M.; Hayes, R.J., 2015. Host genotype and hypersensitive reaction influence population levels of *Xanthomonas campestris* pv. *vitiensis* in lettuce. *Phytopathology*, 105 (3): 316-324. [Texte intégral](#)
- Cadena-Hinojosa, M.A.; Diaz-Valasis, M.; Guzman-Plazola, R.A.; Fernandez-Pavia, S.; Grunwald, N.J., 2007. Late blight resistance of five Mexican potato cultivars in the eastern Sierra of the state of Mexico. *American Journal of Potato Research*, 84 (5): 385-392. [Texte intégral](#)
- Carrasco, A.; Chauvin, J.E.; Trognitz, B.; Pawlak, A.; Rubio-Covarrubias, O.; Zimnoch-Guzowska, E., 2009. Marker-assisted breeding for disease resistance in potato. *Potato Research*, 52 (3): 245-248. [Texte intégral](#)
- Chen, Q.; Li, H.Y.; Shi, Y.Z.; Beasley, D.; Bizimungu, B.; Goettel, M.S., 2008. Development of an effective protoplast fusion system for production of new potatoes with disease and insect resistance using Mexican wild potato species as gene pools. *Canadian Journal of Plant Science*, 88 (4): 611-619. [Texte intégral](#)
- Chen, X.M., 2014. Integration of cultivar resistance and fungicide application for control of wheat stripe rust. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 36 (3): 311-326. [Texte intégral](#)
- Chen, Y.; Liu, Z.Y.; Halterman, D.A., 2012. Molecular Determinants of Resistance Activation and Suppression by *Phytophthora infestans* Effector IPI-O. *PLoS Pathogens*, 8 (3): 10. [Texte intégral](#)
- Chunwongse, J.; Chunwongse, C.; Black, L.; Hanson, P., 2002. Molecular mapping of the Ph-3 gene for late blight resistance in tomato. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 77 (3): 281-286. [Texte intégral](#)
- Colton, L.M.; Groza, H.I.; Wielgus, S.M.; Jiang, J.M., 2006. Marker-assisted selection for the broad-spectrum potato late blight resistance conferred by gene RB derived from a wild potato species. *Crop Science*, 46 (2): 589-594. [Texte intégral](#)
- Cooke, D.E.L.; Cano, L.M.; Raffaele, S.; Bain, R.A.; Cooke, L.R.; Etherington, G.J.; Deahl, K.L.; Farrer, R.A.; Gilroy, E.M.; Goss, E.M.; Grunwald, N.J.; Hein, I.; MacLean, D.; McNicol, J.W.; Randall, E.; Oliva, R.F.; Pel, M.A.; Shaw, D.S.; Squires, J.N.; Taylor, M.C.; Vleeshouwers, V.; Birch, P.R.J.; Lees, A.K.; Kamoun, S., 2012. Genome analyses of an aggressive and invasive lineage of the Irish potato famine pathogen. *PLoS Pathogens*, 8 (10): 14. [Texte intégral](#)
- Costanzo, S.; Christ, B.J.; Haynes, K.G., 2004. Late blight resistance in a diploid full-sib potato family. *Plant Breeding*, 123 (4): 377-381. [Texte intégral](#)
- Cruz, A.P.Z.; Ferreira, V.; Pianzola, M.J.; Siri, M.I.; Coll, N.S.; Valls, M., 2014. A novel, sensitive method to evaluate potato germplasm for bacterial wilt resistance using a luminescent *Ralstonia solanacearum* reporter strain. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27 (3): 277-285. [Texte intégral](#)
- Danan, S.; Chauvin, J.E.; Caromel, B.; Moal, J.D.; Pelle, R.; Lefebvre, V., 2009. Major-effect QTLs for stem and foliage resistance to late blight in the wild potato relatives *Solanum sparsipilum* and *S. spegazzinii* are mapped to chromosome X. *Theoretical and Applied Genetics*, 119 (4): 705-719. [Texte intégral](#)
- de Miranda, B.E.C.; Suassuna, N.D.; Reis, A., 2010. Mating type, mefenoxam sensitivity, and pathotype diversity in *Phytophthora infestans* isolates from tomato in Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45 (7): 671-679. [Texte intégral](#)
- de Souza, M.F.M.; Rodrigues, R.; do Amaral, A.T.; Sudre, C.P., 2008. Resistance to *Xanthomonas* spp. in tomato: Diallel analysis and gene effects estimative in a breeding programme carried out in Brazil. *Journal of Phytopathology*, 156 (11-12): 660-667. [Texte intégral](#)
- den Boer, E.; Zhang, N.W.; Pelgrom, K.; Visser, R.G.F.; Niks, R.E.; Jeuken, M.J.W., 2013. Fine mapping quantitative resistances to downy mildew in lettuce revealed multiple sub-QTLs with plant stage dependent effects reducing or even promoting the infection. *Theoretical and Applied Genetics*, 126 (12): 2995-3007. [Texte intégral](#)
- Du, J.; Verzaux, E.; Chaparro-Garcia, A.; Bijsterbosch, G.; Keizer, L.C.P.; Zhou, J.; Liebrand, T.W.H.; Xie, C.H.; Govers, F.; Robatzek, S.; van der Vossen, E.A.G.; Jacobsen, E.; Visser, R.G.F.; Kamoun, S.; Vleeshouwers, V., 2015. Elicitin recognition confers enhanced resistance to *Phytophthora infestans* in potato. *Nature Plants*, 1 (4): 5. [Texte intégral](#)
- Duarte, H.S.S.; Zambolim, L.; Mizubuti, E.S.G.; Padua, J.G.; Ribeiro, J.I.; Carmo, E.L.; Nogueira, A.F., 2012. The field resistance of potato cultivars to foliar late blight and its relationship with foliage maturity type and skin type in Brazil. *Australasian Plant Pathology*, 41 (2): 139-155. [Texte intégral](#)
- Duarte, H.S.S.; Zambolim, L.; Rodrigues, F.A.; Paul, P.A.; Padua, J.G.; Ribeiro, J.I.; Junior, A.F.N.; Rosado, A.W.C., 2014. Field resistance of potato cultivars to foliar early blight and its relationship with foliage maturity and tuber skin types. *Tropical Plant Pathology*, 39 (4): 294-306. [Texte intégral](#)
- Feldman, M.L.; Andreu, A.B.; Korgan, S.; Lobato, M.C.; Huarte, M.; Walling, L.L.; Daleo, G.R., 2014. PLPK1: A novel serine protease inhibitor as a potential biochemical marker involved in horizontal resistance to *Phytophthora infestans*. *Plant Breeding*, 133 (2): 275-280. [Texte intégral](#)
- Flier, W.G.; van den Bosch, G.B.M.; Turkensteen, L.J., 2003. Stability of partial resistance in potato cultivars exposed to aggressive strains of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology*, 52 (3): 326-337. [Texte intégral](#)
- Foolad, M.R.; Sullenberger, M.T.; Ohlson, E.W.; Gugino, B.K., 2014. Response of accessions within tomato wild species, *Solanum pimpinellifolium* to late blight. *Plant Breeding*, 133 (3): 401-411. [Texte intégral](#)
- Forbes, G.A., 2012. Using host resistance to manage potato late blight with particular reference to developing countries. *Potato Research*, 55 (3-4): 205-216. [Texte intégral](#)

- Gilroy, E.M.; Breen, S.; Whisson, S.C.; Squires, J.; Hein, I.; Kaczmarek, M.; Turnbull, D.; Boevink, P.C.; Lokossou, A.; Cano, L.M.; Morales, J.; Avrova, A.O.; Pritchard, L.; Randall, E.; Lees, A.; Govers, F.; van West, P.; Kamoun, S.; Vleeshouwers, V.; Cooke, D.E.L.; Birch, P.R.J., 2011. Presence/absence, differential expression and sequence polymorphisms between PiAVR2 and PiAVR2-like in *Phytophthora infestans* determine virulence on R2 plants. *New Phytologist*, 191 (3): 763-776. [Texte intégral](#)
- Giordano, L.D.; Boiteux, L.S.; Quezado-Duval, A.M.; Fonseca, M.E.D.; Resende, F.V.; Reis, A.; Gonzalez, M.; Marcos, W.; Mendonca, N.J.L., 2010. 'BRS Tospodoro': a high lycopene processing tomato cultivar adapted to organic cropping systems and with multiple resistance to pathogens. *Horticultura Brasileira*, 28 (2): 241-245. [Texte intégral](#)
- Grunwald, N.J.; Montes, G.R.; Saldana, H.L.; Covarrubias, O.A.R.; Fry, W.E., 2002. Potato late blight management in the Toluca Valley: Field validation of SimCast modified for cultivars with high field resistance. *Plant Disease*, 86 (10): 1163-1168. [Texte intégral](#)
- Guevara, M.G.; Almeida, C.; Mendieta, J.R.; Faro, C.J.; Verissimo, P.; Pires, E.V.; Daleo, G.R., 2005. Molecular cloning of a potato leaf cDNA encoding an aspartic protease (StAsp) and its expression after *P. infestans* infection. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43 (9): 882-889. [Texte intégral](#)
- Hansen, Z.R.; Small, I.M.; Mutschler, M.; Fry, W.E.; Smart, C.D., 2014. Differential susceptibility of 39 tomato varieties to *Phytophthora infestans* clonal lineage US-23. *Plant Disease*, 98 (12): 1666-1670. [Texte intégral](#)
- Harbaoui, K.; Hamada, W.; Li, Y.; Vleeshouwers, V.; van der Lee, T., 2014. Increased difficulties to control late blight in Tunisia are caused by a genetically diverse *Phytophthora infestans* population next to the clonal lineage NA-01. *Plant Disease*, 98 (7): 898-908. [Texte intégral](#)
- Hutton, S.F.; Scott, J.W.; Yang, W.C.; Sim, S.C.; Francis, D.M.; Jones, J.B., 2010. Identification of QTL associated with resistance to bacterial spot race T4 in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 121 (7): 1275-1287. [Texte intégral](#)
- Inglis, D.A.; Brown, C.R.; Gundersen, B.G.; Porter, L.D.; Miller, J.S.; Johnson, D.A.; Lozoya-Saldana, H.; Haynes, K.G., 2007. Assessment of *Solanum hougasii* in Washington and Mexico as a source of resistance to late blight. *American Journal of Potato Research*, 84 (3): 217-228. [Texte intégral](#)
- Jeuken, M.; Lindhout, P., 2002. *Lactuca saligna*, a non-host for lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*), harbors a new race-specific Dm gene and three QTLs for resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 105 (2-3): 384-391. [Texte intégral](#)
- Kankwatsa, P.; Adipala, E.; Hakiza, J.J.; Olanya, M.; Kidanemariam, H.M., 2002. Effect of integrating planting time, fungicide application and host resistance on potato late blight development in south-western Uganda. *Journal of Phytopathology-Phytopathologische Zeitschrift*, 150 (4-5): 248-257. [Texte intégral](#)
- Kunkeaw, S.; Tan, S.; Coaker, G., 2010. Molecular and evolutionary analyses of *Pseudomonas syringae* pv. tomato Race 1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23 (4): 415-424. [Texte intégral](#)
- Lebeau, A.; Daunay, M.C.; Frary, A.; Palloix, A.; Wang, J.F.; Dintinger, J.; Chiroleu, F.; Wicker, E.; Prior, P., 2011. Bacterial wilt resistance in tomato, pepper, and eggplant: Genetic resources respond to diverse strains in the *Ralstonia solanacearum* species complex. *Phytopathology*, 101 (1): 154-165. [Texte intégral](#)
- Lebeda, A.; Mieslerova, B.; Petrzelova, I.; Korbelova, P.; Cesnekova, E., 2012. Patterns of virulence variation in the interaction between *Lactuca* spp. and lettuce powdery mildew (*Golovinomyces cichoracearum*). *Fungal Ecology*, 5 (6): 670-682. [Texte intégral](#)
- Lebeda, A.; Zinkernagel, V., 2003. Evolution and distribution of virulence in the German population of *Bremia lactucae*. *Plant Pathology*, 52 (1): 41-51. [Texte intégral](#)
- Li, C.H.; Wang, J.; Chien, D.H.; Chujoy, E.; Song, B.F.; VanderZaag, P., 2011a. Cooperation-88: A high yielding, multi-purpose, late blight resistant cultivar growing in Southwest China. *American Journal of Potato Research*, 88 (2): 190-194. [Texte intégral](#)
- Li, G.C.; Huang, S.W.; Guo, X.; Li, Y.; Yang, Y.; Guo, Z.; Kuang, H.H.; Rietman, H.; Bergervoet, M.; Vleeshouwers, V.; van der Vossen, E.A.G.; Qu, D.Y.; Visser, R.G.F.; Jacobsen, E.; Vossen, J.H., 2011b. Cloning and characterization of R3b; Members of the R3 superfamily of late blight resistance genes show sequence and functional divergence. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24 (10): 1132-1142. [Texte intégral](#)
- Li, J.M.; Liu, L.; Bai, Y.L.; Finkers, R.; Wang, F.; Du, Y.C.; Yang, Y.H.; Xie, B.Y.; Visser, R.G.F.; van Heusden, A.W., 2011c. Identification and mapping of quantitative resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in *Solanum habrochaites* LA1777. *Euphytica*, 179 (3): 427-438. [Texte intégral](#)
- Liu, Z.Y.; Halterman, D., 2009. Different genetic mechanisms control foliar and tuber resistance to *Phytophthora infestans* in wild potato *Solanum verrucosum*. *American Journal of Potato Research*, 86 (6): 476-480. [Texte intégral](#)
- Liua, Z.; Halterman, D., 2006. Identification and characterization of RB-orthologous genes from the late blight resistant wild potato species *Solanum verrucosum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 69 (4-6): 230-239. [Texte intégral](#)
- Lu, H.J.; Hu, J.G.; Kwon, S.J., 2014. Association analysis of bacterial leaf spot resistance and SNP markers derived from expressed sequence tags (ESTs) in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Molecular Breeding*, 34 (3): 997-1006. [Texte intégral](#)
- Marhadour, S.; Pelle, R.; Abiven, J.M.; Arousseau, F.; Dubreuil, H.; Le Hingrat, Y.; Chauvin, J.E., 2013. Disease progress curve parameters help to characterise the types of resistance to late blight segregating in cultivated potato. *Potato Research*, 56 (2): 99-114. [Texte intégral](#)
- Merk, H.L.; Ashrafi, H.; Foolad, M.R., 2012. Selective genotyping to identify late blight resistance genes in an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. *Euphytica*, 187 (1): 63-75. [Texte intégral](#)
- Molan, Y.Y.; Ibrahim, Y.E.; Al-Masrahi, A.A., 2010. Identification in Saudi Arabia of *Pseudomonas corrugata*, the tomato pith necrosis pathogen, and assessment of cultivar resistance and seed treatment. *Journal of Plant Pathology*, 92 (1): 213-218. [Texte intégral](#)

- Montarry, J.; Hamelin, F.M.; Glais, I.; Corbière, R.; Andrivon, D., 2010. Fitness costs associated with unnecessary virulence factors and life history traits: evolutionary insights from the potato late blight pathogen *Phytophthora infestans*. *Bmc Evolutionary Biology*, 10: 9. [Texte intégral](#)
- Mosquera, T.; Alvarez, M.F.; Jimenez-Gomez, J.M.; Muktar, M.S.; Paulo, M.J.; Steinemann, S.; Li, J.Q.; Draffehn, A.; Hofmann, A.; Lubeck, J.; Strahwald, J.; Tacke, E.; Hofferbert, H.R.; Walkemeier, B.; Gebhardt, C., 2016. Targeted and untargeted approaches unravel novel candidate genes and diagnostic SNPs for quantitative resistance of the potato (*Solanum tuberosum* L.) to *Phytophthora infestans* causing the late blight disease. *Plos One*, 11 (6): 36. [Texte intégral](#)
- Muktar, M.S.; Lubeck, J.; Strahwald, J.; Gebhardt, C., 2015. Selection and validation of potato candidate genes for maturity corrected resistance to *Phytophthora infestans* based on differential expression combined with SNP association and linkage mapping. *Frontiers in Genetics*, 6: 19. [Texte intégral](#)
- Naerstad, R.; Hermansen, A.; Bjor, T., 2007. Exploiting host resistance to reduce the use of fungicides to control potato late blight. *Plant Pathology*, 56 (1): 156-166. [Texte intégral](#)
- Neder, D.G.; Pinto, C.; Melo, D.S.; Lepre, A.L.; Peixouto, L.D., 2010. Selection of potato clones for multiple resistances to early blight, PVY and PVX. *Ciencia Rural*, 40 (8): 1702-1708. [Texte intégral](#)
- Nordskog, B.; Elameen, A.; Gadoury, D.M.; Hermansen, A., 2014. Virulence characteristics of *Bremia lactucae* populations in Norway. *European Journal of Plant Pathology*, 139 (4): 679-686. [Texte intégral](#)
- Park, T.H., 2013. Genetic diversity of resistance to *Phytophthora infestans* derived from *Solanum venturii*. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 54 (5): 422-429. [Texte intégral](#)
- Park, T.H.; Foster, S.; Brigneti, G.; Jones, J.D.G., 2009. Two distinct potato late blight resistance genes from *Solanum berthaultii* are located on chromosome 10. *Euphytica*, 165 (2): 269-278. [Texte intégral](#)
- Park, T.H.; Vleeshouwers, V.; Hutten, R.C.B.; van Eck, H.J.; van der Vossen, E.; Jacobsen, E.; Visser, R.G.F., 2005. High-resolution mapping and analysis of the resistance locus Rpi-abpt against *Phytophthora infestans* in potato. *Molecular Breeding*, 16 (1): 33-43. [Texte intégral](#)
- Phillips, S.L.; Shaw, M.W.; Wolfe, M.S., 2005. The effect of potato variety mixtures on epidemics of late blight in relation to plot size and level of resistance. *Annals of Applied Biology*, 147 (3): 245-252. [Texte intégral](#)
- Pilet, F.; Chacon, G.; Forbes, G.A.; Andrivon, D., 2006. Protection of susceptible potato cultivars against late blight in mixtures increases with decreasing disease pressure. *Phytopathology*, 96 (7): 777-783. [Texte intégral](#)
- Pilet, F.; Pelle, R.; Ellisseche, D.; Andrivon, D., 2005. Efficacy of the R2 resistance gene as a component for the durable management of potato late blight in France. *Plant Pathology*, 54 (6): 723-732. [Texte intégral](#)
- Plich, J.; Tatarowska, B.; Lebecka, R.; Sliwka, J.; Zimnoch-Guzowska, E.; Flis, B., 2015. R2-like Gene contributes to resistance to *Phytophthora infestans* in Polish potato cultivar Bzura. *American Journal of Potato Research*, 92 (3): 350-358. [Texte intégral](#)
- Plich, J.; Tatarowska, B.; Milczarek, D.; Zimnoch-Guzowska, E.; Flis, B., 2016. Relationships between race-specific and race-non-specific resistance to potato late blight and length of potato vegetation period in various sources of resistance. *Field Crops Research*, 196: 311-324. [Texte intégral](#)
- Pushpa, D.; Yogendra, K.N.; Gunnaiah, R.; Kushalappa, A.C.; Murphy, A., 2014. Identification of late blight resistance-related metabolites and genes in potato through nontargeted metabolomics. *Plant Molecular Biology Reporter*, 32 (2): 584-595. [Texte intégral](#)
- Rietman, H.; Bijsterbosch, G.; Cano, L.M.; Lee, H.R.; Vossen, J.H.; Jacobsen, E.; Visser, R.G.F.; Kamoun, S.; Vleeshouwers, V., 2012. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpò Mira is determined by the perception of five distinct RXLR effectors. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25 (7): 910-919. [Texte intégral](#)
- Sandbrink, J.M.; Colon, L.T.; Wolters, P.; Stiekema, W.J., 2000. Two related genotypes of *Solanum microdontum* carry different segregating alleles for field resistance to *Phytophthora infestans*. *Molecular Breeding*, 6 (2): 215-225. [Texte intégral](#)
- Scott, J.W.; Jones, J.B.; Hutton, S.F., 2011. Oblique resistance: the host-pathogen interaction of tomato and the bacterial spot pathogen. *Acta Horticulturae*, 914: 441-447. [Texte intégral](#)
- Sharlach, M.; Dahlbeck, D.; Liu, L.; Chiu, J.; Jimenez-Gomez, J.M.; Kimura, S.; Koenig, D.; Maloof, J.N.; Sinha, N.; Minsavage, G.V.; Jones, J.; Stall, R.E.; Staskawicz, B.J., 2013. Fine genetic mapping of RXOpJ4, a bacterial spot disease resistance locus from *Solanum pennellii* LA716. *Theoretical and Applied Genetics*, 126 (3): 601-609. [Texte intégral](#)
- Shi, X.; Tian, Z.D.; Liu, J.; van der Vossen, E.A.G.; Xie, C.H., 2012. A potato pathogenesis-related protein gene, StPRp27, contributes to race-nonspecific resistance against *Phytophthora infestans*. *Molecular Biology Reports*, 39 (2): 1909-1916. [Texte intégral](#)
- Simko, I.; Costanzo, S.; Ramanjulu, V.; Christ, B.J.; Haynes, K.G., 2006. Mapping polygenes for tuber resistance to late blight in a diploid *Solanum phureja* x *S-stenotomum* hybrid population. *Plant Breeding*, 125 (4): 385-389. [Texte intégral](#)
- Skelsey, P.; Rossing, W.A.H.; Kessel, G.J.T.; van der Werf, W., 2010. Invasion of *Phytophthora infestans* at the landscape level: How do spatial scale and weather modulate the consequences of spatial heterogeneity in host resistance? *Phytopathology*, 100 (11): 1146-1161. [Texte intégral](#)
- Sliwka, J.; Jakuczun, H.; Chmielarczyk, M.; Hara-Skrzypiec, A.; Tomczynska, I.; Kilian, A.; Zimnoch-Guzowska, E., 2012. Late blight resistance gene from *Solanum ruiz-ceballosii* is located on potato chromosome X and linked to violet flower colour. *Bmc Genetics*, 13: 12. [Texte intégral](#)
- Smart, C.D.; Tanksley, S.D.; Mayton, H.; Fry, W.E., 2007. Resistance to *Phytophthora infestans* in *Lycopersicon pennellii*. *Plant Disease*, 91 (8): 1045-1049. [Texte intégral](#)

- Song, J.Q.; Bradeen, J.M.; Naess, S.K.; Raasch, J.A.; Wielgus, S.M.; Habertach, G.T.; Liu, J.; Kuang, H.H.; Austin-Phillips, S.; Buell, C.R.; Helgeson, J.P.; Jiang, J.M., 2003. Gene RB cloned from *Solanum bulbocastanum* confers broad spectrum resistance to potato late blight. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100 (16): 9128-9133. [Texte intégral](#)
- Sorensen, K.K.; Madsen, M.H.; Kirk, H.G.; Madsen, D.K.; Torp, A.M., 2006. Linkage and quantitative trait locus mapping of foliage late blight resistance in the wild species *Solanum vernei*. *Plant Breeding*, 125 (3): 268-276. [Texte intégral](#)
- Stuthman, D.D.; Leonard, K.J.; Miller-Garvin, J., 2007. Breeding crops for durable resistance to disease. *Advances in Agronomy*, 95: 319-367. [Texte intégral](#)
- Tan, M.Y.A.; Hutten, R.C.B.; Celis, C.; Park, T.H.; Niks, R.E.; Visser, R.G.F.; van Eck, H.J., 2008. The R(Pi-mcd1) locus from *Solanum microdontum* involved in resistance to *Phytophthora infestans*, causing a delay in infection, maps on potato chromosome 4 in a cluster of NBS-LRR genes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21 (7): 909-918. [Texte intégral](#)
- Tan, M.Y.A.; Hutten, R.C.B.; Visser, R.G.F.; van Eck, H.J., 2010. The effect of pyramiding *Phytophthora infestans* resistance genes R (Pi-mcd1) and R (Pi-ber) in potato. *Theoretical and Applied Genetics*, 121 (1): 117-125. [Texte intégral](#)
- Thapa, S.P.; Miyao, E.M.; Davis, R.M.; Coaker, G., 2015. Identification of QTLs controlling resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* race 1 strains from the wild tomato, *Solanum habrochaites* LA1777. *Theoretical and Applied Genetics*, 128 (4): 681-692. [Texte intégral](#)
- Timilsina, S.; Abrahamian, P.; Potnis, N.; Minsavage, G.V.; White, F.F.; Staskawicz, B.J.; Jones, J.B.; Vallad, G.E.; Goss, E.M., 2016. Analysis of sequenced genomes of *Xanthomonas perforans* identifies candidate targets for resistance breeding in tomato. *Phytopathology*, 106 (10): 1097-1104. [Texte intégral](#)
- Tomczynska, I.; Stefanczyk, E.; Chmielarz, M.; Karasiewicz, B.; Kaminski, P.; Jones, J.D.G.; Lees, A.K.; Sliwka, J., 2014. A locus conferring effective late blight resistance in potato cultivar Sarpo Mira maps to chromosome XI. *Theoretical and Applied Genetics*, 127 (3): 647-657. [Texte intégral](#)
- van der Vossen, E.A.G.; Gros, J.; Sikkema, A.; Muskens, M.; Wouters, D.; Wolters, P.; Pereira, A.; Allefs, S., 2005. The Rpi-blb2 gene from *Solanum bulbocastanum* is an Mi-1 gene homolog conferring broad-spectrum late blight resistance in potato. *Plant Journal*, 44 (2): 208-222. [Texte intégral](#)
- Van Hese, N.; Huang, C.J.; De Vleeschauwer, D.; Delaere, I.; Pauwelyn, E.; Bleyaert, P.; Hofte, M., 2016. Evolution and distribution of virulence characteristics of Belgian *Bremia lactucae* populations between 2008 and 2013. *European Journal of Plant Pathology*, 144 (2): 431-441. [Texte intégral](#)
- Wang, Y.Y.; Chen, C.H.; Hoffmann, A.; Hsu, Y.C.; Lu, S.F.; Wang, J.F.; Hanson, P., 2016. Evaluation of the Ph-3 gene-specific marker developed for marker-assisted selection of late blight-resistant tomato. *Plant Breeding*, 135 (5): 636-642. [Texte intégral](#)
- Yogendra, K.N.; Kushalappa, A.C.; Sarmiento, F.; Rodriguez, E.; Mosquera, T., 2015. Metabolomics deciphers quantitative resistance mechanisms in diploid potato clones against late blight. *Functional Plant Biology*, 42 (3): 284-298. [Texte intégral](#)
- Zhang, L.P.; Lin, G.Y.; Nino-Liu, D.; Foolad, M.R., 2003. Mapping QTLs conferring early blight (*Alternaria solani*) resistance in a *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* cross by selective genotyping. *Molecular Breeding*, 12 (1): 3-19. [Texte intégral](#)
- Zhang, N.W.; Lindhout, P.; Niks, R.E.; Jeuken, M.J.W., 2009. Genetic dissection of *Lactuca saligna* nonhost resistance to downy mildew at various lettuce developmental stages. *Plant Pathology*, 58 (5): 923-932. [Texte intégral](#)
- Zhu, S.X.; Vossen, J.H.; Bergervoet, M.; Nijenhuis, M.; Kodde, L.; Kessel, G.J.T.; Vleeshouwers, V.; Visser, R.G.F.; Jacobsen, E., 2015. An updated conventional- and a novel GM potato late blight R gene differential set for virulence monitoring of *Phytophthora infestans*. *Euphytica*, 202 (2): 219-234. [Texte intégral](#)
- Zimnoch-Guzowska, E.; Marczewski, W.; Lebecka, R.; Flis, B.; Schafer-Pregl, R.; Salamini, F.; Gebhardt, C., 2000. QTL analysis of new sources of resistance to *Erwinia carotovora* ssp *atroseptica* in potato done by AFLP, RFLP, and resistance-gene-like markers. *Crop Science*, 40 (4): 1156-1167. [Texte intégral](#)

2.5. Stimulateurs des défenses des plantes

X. Daire, P. Reignault

2.5.1. L'induction de résistance par les éliciteurs : bref historique

La découverte des Stimulateurs de Défense des Plantes (SDP), ou Stimulateurs des Défenses Naturelles (SDN) ou éliciteurs (au sens large), est liée à celle des mécanismes de défense des plantes contre les bioagresseurs, mécanismes considérés désormais comme les composantes de l'immunité végétale.

L'existence de cette dernière a été pressentie dès le début du XX^e siècle par des chercheurs qui étudiaient le phénomène de résistance des plantes aux maladies. L'étude biochimique de ces mécanismes a débuté dans les années 1970. Elle a permis de mettre en évidence des molécules d'origine microbienne capables de déclencher chez la plante la production de phytoalexines (métabolites secondaires antimicrobiens). Ces molécules furent alors nommées « éliciteurs » (de l'anglais *to elicit*, déclencher) (Keen, 1975). Un peu plus tard, Albersheim and Valent (1978) découvrent qu'un sucre de type glucane (polymère du glucose), composé structural issu de la paroi d'un champignon phytopathogène, possède des propriétés élicitrices ; ce glucane est l'un des premiers éliciteurs complètement caractérisé.

Aujourd'hui le terme « éliciteur » possède une acception plus large, et il désigne tout produit qui élicite (déclenche) des réactions de défense, y compris des réactions autres que l'accumulation de phytoalexines. Le terme « inducteur de résistance » établit plus précisément un lien entre l'éliciteur et l'augmentation de résistance qui peut résulter de son activité, et est souvent utilisé en anglais (« *resistance inducer* »). Cependant, l'acronyme « SDP » s'est imposé en France, notamment chez les acteurs de la protection des cultures.

L'utilisation d'éliciteurs pour la protection des plantes est proposée dès les années 1980 (Kuc, 1987), notamment suite à la publication de résultats montrant que l'application exogène d'acide salicylique (AS) protège le tabac d'une infection virale. L'AS s'avéra ensuite être une phytohormone, impliquée dans l'établissement de la résistance systémique acquise (voir *infra* ; Metraux *et al.*, 1990). L'AS peut être utilisé comme SDP, mais montre souvent une certaine phytotoxicité vis-à-vis de la plante. Dans les années 1990, la firme Ciba-Geigy synthétisa le benzothiadiazole (BTH) ou acibenzolar-S-méthyl (ASM), un analogue fonctionnel moins phytotoxique de l'AS (Gorlach *et al.*, 1996) ; cette molécule de synthèse fut le premier SDP homologué comme produit phytosanitaire, commercialisé sous le nom de Bion®.

Dans la même période, de nombreuses publications font état d'autres éliciteurs ou SDP et de leur mode d'action dans la plante : oligosaccharides de paroi végétale ou microbienne (oligopectines, chitine et chitosane, glucanes) ; protéines d'oomycètes phytopathogènes (élicitines) ; un acide aminé non-protéique (acide β -aminobutyrique ou BABA)...

A la fin des années 1990 et au début des années 2000 paraissent des publications de plus en plus nombreuses sur l'efficacité de SDP (BTH, chitosanes, BABA) en conditions de production. Parallèlement, les progrès des recherches moléculaires sur les mécanismes de défense des plantes permettent d'établir l'existence du système immunitaire végétal selon un modèle (dit "modèle en zig-zag") qui unifie et clarifie les concepts antérieurs (Jones and Dangl, 2006).

Cette époque voit également la commercialisation de SDP de natures variées et d'efficacités variables. En France, la société Goëmar commercialise en 2006 un SDP à base de laminarine, un glucane éliciteur extrait d'algue qui est le produit actif du Vacciplant. Dans d'autres pays apparaissent des spécialités à base de chitosanes (ex. Elexa®), de harpine - une protéine bactérienne - (Messenger®), ou d'extraits de plante (Milsana® ; voir section 2.2).

De nombreuses publications scientifiques sur les SDP et leurs effets continuent de paraître aujourd'hui ; l'offre de SDP commerciaux reste cependant restreinte et les applications pratiques encore limitées, pour des raisons que nous verrons plus loin. Cette situation pourrait évoluer sous l'incitation par les pouvoirs publics à développer des méthodes de lutte moins dépendantes des fongicides (Plan Ecophyto, loi Labbé), avec pour conséquence de susciter l'intérêt des grandes sociétés phytopharmaceutiques pour le biocontrôle en général et les SDP en particulier.

2.5.2. Mécanismes de défense des plantes et SDP

Comme tous les êtres vivants, les plantes survivent parce qu'elles sont capables d'opposer une défense contre une vaste gamme d'agresseurs, principalement des micro-organismes pathogènes (virus, bactéries et champignons, oomycètes...) et des arthropodes phytophages (insectes et acariens).

La première ligne de défense est dite constitutive, et est constituée par la cuticule (couche hydrophobe à la surface des organes aériens) et la paroi cellulaire. La seconde est inducible, et repose sur la perception de l'agresseur et les réactions de défense qui s'ensuivent. Ces mécanismes complexes mobilisant phytohormones, voie oxydative, synthèse protéique et métabolisme secondaire sont schématisés sur la Figure 2.5-1.

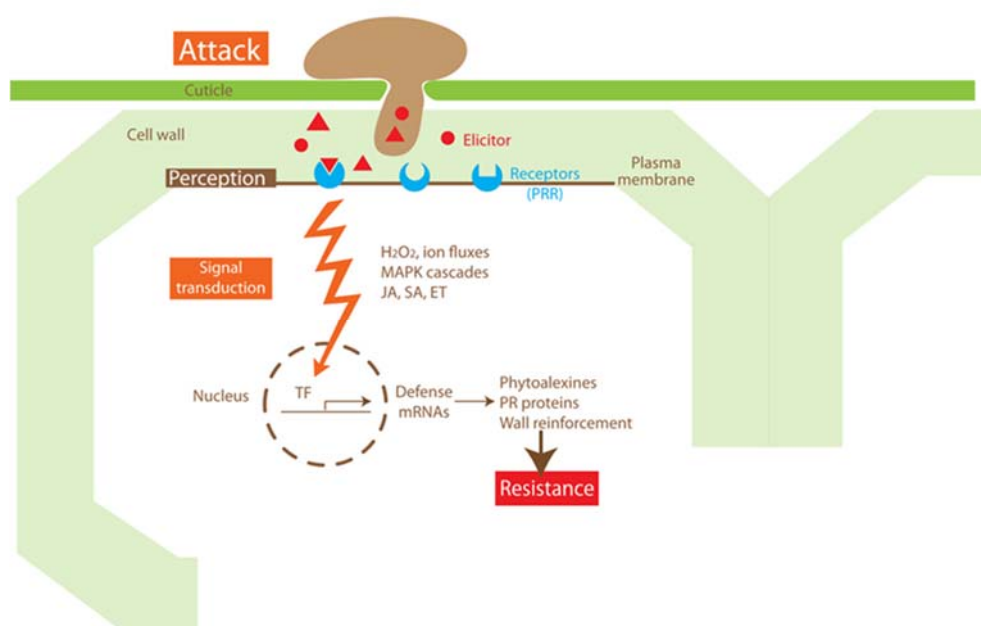


Figure 2.5-1. Représentation schématique des réactions de défense des plantes contre un agent pathogène dans le cadre de la PTI (source X. Daire)

L'agent pathogène (représenté sur le schéma par une spore de champignon, en marron) libère des éliciteurs, qui, selon une terminologie empruntée à l'immunité animale, sont aujourd'hui désignés sous le terme générique de *Pathogen Associated Molecular Pattern* (PAMP). Il s'agit souvent de composés structuraux (produits de dégradation de la paroi cellulaire, constituant des flagelles bactériens, par exemple) qu'on retrouve dans de nombreux pathosystèmes. Les PAMP sont détectés grâce à des récepteurs, appelés *Pattern Recognition Receptor* (PRR), situés dans la membrane cytoplasmique végétale. La liaison éliciteur-récepteur déclenche une cascade de signalisations cellulaires, impliquant des phosphorylations (MAP kinases), la production de formes actives de l'oxygène (H_2O_2), des flux d'ions, la mobilisation de phytohormones (voir *infra*) et l'activation de facteurs de transcription, qui aboutit à l'expression de gènes de défense codant pour des composés anti-microbiens : phytoalexines, mais également protéines de défense (protéines PR pour *Pathogenesis-Related*) et composés mobilisés pour renforcer la paroi végétale au point d'attaque : composés phénoliques, callose... Ce système, appelé « *PAMP-triggered immunity* » (PTI) ou immunité basale, permet de mettre en échec un grand nombre d'agresseurs microbiens.

Les plantes possèdent un autre système de défense reposant sur d'autres récepteurs, codés par les gènes *R*, qui entre en jeu dans le phénomène de résistance "gène-pour-gène" maintenant dénommée *Effector-triggered immunity* (ETI ; Jones and Dangl, 2006). Les récepteurs *R* impliqués dans l'ETI détectent des molécules (effecteurs) que l'agent pathogène utilise pour bloquer la PTI. Cette deuxième série de reconnaissance récepteur/effecteur déclenche, comme dans la PTI, des réactions de défense. L'ETI complète la PTI, et est très efficace : elle débouche le plus souvent sur une réaction dite hypersensible (HR), réaction fondée sur la mort cellulaire rapide et localisée des cellules infectées. Toutefois, l'ETI ne fonctionne que contre certaines souches de pathogènes, précisément celles produisant les effecteurs perçus par les récepteurs *R*. Les améliorateurs qui exploitent des gènes de résistance dits « majeurs » exploitent en fait l'ETI.

Deux mécanismes de défense des plantes sont remarquables. L'un, local et appelé réaction hypersensible, consiste en la mort programmée des cellules au voisinage du point d'attaque par le pathogène dans le cadre de l'ETI ; il a pour effet de bloquer la progression des parasites biotrophes. L'autre, appelé résistance systémique acquise, repose sur une mise en alerte à distance des systèmes de défense. Dans ce cas, des signaux hormonaux diffusent dans la plante à partir d'un point d'attaque localisé et préparent les cellules des organes distants à déclencher leurs défenses plus rapidement et plus intensément en cas d'agression ultérieure.

Ces mécanismes sont sous la dépendance de phytohormones, dont les plus connues sont l'acide salicylique (AS) et l'acide jasmonique (AJ). Ces phytohormones sont des messagers qui définissent autant de voies de défense (voie des phénylpropanoïdes pour l'AS et voie des octadécanoïdes pour l'AJ) chez les plantes. Les défenses de la plante modèle *Arabidopsis thaliana* dépendantes de la voie AS sont en général efficaces contre les agents pathogènes biotrophes, alors que celles dépendantes de l'AJ le sont contre les agents nécrotrophes. Ainsi, un éliciteur capable d'activer la voie AS sera efficace contre le mildiou d'*A. thaliana* et non contre le botrytis. Cependant, les voies de défense interagissent entre elles (synergie ou antagonisme), et ce qui est observé chez *A. thaliana* n'est pas généralisable à toutes les autres espèces : ainsi, chez la pomme de terre, les voies de l'AS et de l'AJ sont toutes deux impliquées dans la résistance au mildiou (Halim *et al.*, 2009). De plus, certaines résistances s'expriment *via* des voies indépendantes de ces phytohormones.

L'application exogène d'éliciteurs sur la plante vise à mimer une attaque par un bioagresseur et à déclencher préventivement, et de façon artificielle, les défenses de cette plante. La plupart des éliciteurs non hormonaux sont considérés comme des PAMP (*Pathogen Associated Molecular Patterns*) ou comme des MAMP (*Microbe Associated Molecular Patterns*), et sont donc censés éliciter la PTI. Celle-ci est considérée comme plus faible que la résistance reposant sur les récepteurs R, mais on admet qu'un PAMP est reconnu par de nombreuses espèces de plantes, malgré de nombreuses exceptions (Boller and Felix, 2009). Les éliciteurs hormonaux sont susceptibles d'activer une réponse similaire à celle mobilisée lors de l'ETI, et donc puissante, mais cela n'est vérifié que dans certains cas.

Notons que les micro-organismes utilisés en lutte biologique contre les maladies possèdent souvent un mode d'action impliquant l'induction de résistance consécutive à la production d'éliciteurs, ce qui est connu par exemple chez les champignons du genre *Trichoderma* (Perazzolli *et al.*, 2011).

2.5.3. Inventaire des principaux éliciteurs et de leurs applications

Cet état de l'art a été dressé par l'analyse du corpus bibliographique résultant de l'équation de recherche « ESCO_Cuivre_Defense-SDP_Reviews » (*cf.* Annexe « Présentation et analyse bibliométrique du corpus du rapport d'expertise ») portant sur la période 2000-2016, qui comprend 461 synthèses, dont 30 identifiées comme pertinentes car ciblant des agents phytopathogènes ou des cultures d'intérêt pour la thématique de l'induction de résistance *via* des SDP comme substitut du cuivre et rapportant des résultats d'efficacité. Mais l'information contenue dans ce corpus étant manifestement incomplète, nous l'avons complétée par celle issue d'un second corpus provenant d'une équation « ESCO_Cuivre_Defense-SDP_Pathogen ». Cette équation combine l'équation « cuivre » et une équation « pathogènes », cette dernière comportant comme mots-clés les noms des principales maladies combattues par le cuivre. L'emploi de ces équations sur la période couverte par cette recherche (2000-2016) fournit 1 761 articles (essentiellement primaires), dont 607 ciblent l'induction de résistance par des SDP. Nous avons effectué l'analyse de ces articles d'après le résumé, et sur l'article complet quand cela était nécessaire. Ce qui suit résume les principales informations tirées de ce corpus scientifique. Elles concernent la nature des SDP étudiés et leurs principales caractéristiques, les couples plantes-maladies étudiés et l'efficacité observée. Cette étude, sans prétendre à l'exhaustivité, prend en compte la plupart des SDP qui ont fait l'objet de publications scientifiques. Les articles traitent en majorité de maladies économiquement importantes : mildiou de la pomme de terre, de la tomate et de la vigne, tavelure et feu bactérien des arbres fruitiers à pépin et bactérioses de la tomate.

La plupart des SDP cités sont des produits expérimentaux ou non encore homologués en France (en tant que produits phytosanitaires). Bénéficient à ce jour d'une AMM en France les préparations suivantes : Bion (benzothiadiazole, Syngenta), Vacciplant (laminarine, Arysta Goëmar), Régalis (prohexadione, BASF), Stifénia (poudre de fenugrec, SOFT) et depuis peu un produit à base d'oligosaccharides (COS-OGA) vendu sous différents noms selon le distributeur. Le Stifénia ne concerne pas les maladies visées par l'étude. Le Tableau 2.5-1 recense

les principaux SDP décrits dans la littérature, essentiellement scientifique. Le Tableau 2.5-A1 (en annexe) fournit plus de détails sur divers SDP provenant d'articles sélectionnés pour leur intérêt ou leur représentativité.

Tableau 2.5-1. Principaux SDP actifs en conditions de production contre des maladies ciblées par les traitements cupriques

	Substance active	Maladie ciblée	Efficacité* (en conditions de production)	Développement commercial**
Composés synthétiques (non autorisés en AB)	Benzothiadiazole (BTH) = Acibenzolar-S-Methyl (ASM) <i>analogue fonctionnel de l'acide salicylique, moins phytotoxique</i>	Tavelure / pommier Bactérioses / tomate Bactériose / kiwi	+ ++ ++	Bion® (<i>Syngenta</i>), homologué en France contre l'oïdium du blé, les bactérioses de la tomate, la rouille du chrysanthème...
	Acide β-aminobutyrique (BABA)	Mildious Alternaria	++ + / ++	Pas de développement commercial ; impossible à breveter utilisé tel quel
	Phosphites (sels d'acide phosphoreux) <i>éliciteurs et fongicides</i>	Mildious Tavelure / pommier	+++ + / ++	Nombreux produits disponibles sur le marché
Produits naturels	Acide salicylique (AS) <i>phytohormone ; phytotoxique</i>	Maladie de l'œil de paon / olivier	+++	L'ester méthylique de l'AS (composé de l'huile essentielle de gaultherie) peut être amené à se développer
	Chitosane <i>éliciteur et fongicide</i>	Mildiou / vigne Mildiou / pomme de terre Mildiou / millet (tr. semence) Bactériose / tomate Bactériose / kiwi	faible + / ++	Diverses préparations commerciales (type de chitosane non précisé)
	Laminarine (glucane extrait d'algue)	Tavelure / pommier Oïdium / vigne, céréales Mildiou / vigne	controversée non	Vacciplant® (<i>Arysta Goëmar</i>), homologué en France contre oïdiums, mildiou de la laitue, feu bactérien et tavelure du pommier
	Chitooligosaccharide et acide oligogalacturonique (COS-OGA)	Mildiou / vigne	+	COS-OGA (distribué par <i>Syngenta</i>), homologué en France mais non autorisé en AB
	Harpine (protéine bactérienne)	Tavelure / pommier	controversée	A été commercialisée comme SDP (Messenger®), l'est maintenant comme biostimulant
	Extrait de penicilium (Pen)	Tavelure / pommier Mildiou / vigne Mildiou / pomme de terre	+ / ++ + / ++ 0	Produit jugé prometteur, sans développement commercial
	Rhamnolipides	Mildiou / vigne	+	
	Parois de levure	Mildiou / vigne	+	AMM obtenue par <i>Agrauxine</i>
	Compost	Bactériose / tomate	+	

* + : inférieure à 50%. ++ : entre 50 et 75%. +++ : supérieure à 75%

** En gras : les produits actuellement homologués en France. En italique : les firmes commercialisant le produit

2.5.3.1. SDP de synthèse

Sont présentés ici les principaux produits de synthèse possédant une activité SDP. Du fait de leur origine synthétique, ils ne sont pas utilisables en agriculture biologique (AB). Ils méritent toutefois d'être pris en compte à titre de comparaison ou en tant que produits de référence, parce que ce sont les plus étudiés et qu'ils font parfois preuve de niveaux d'efficacité élevés.

- *Benzothiadiazole (BTH)*

Cette molécule, aussi appelée acibenzolar-S-méthyl (ASM), est un analogue de synthèse fonctionnel de l'AS inventé par la Société Ciba-Geigy (Gorlach *et al.*, 1996). Elle est de loin la plus étudiée, et est actuellement homologuée en France contre l'oïdium du blé, les bactérioses de la tomate, la rouille du chrysanthème... Son efficacité est très

variable d'un pathosystème à l'autre, et le BTH semble spécifiquement actif contre les maladies mobilisant chez la plante essentiellement la voie de l'AS (Tally *et al.*, 1999). Il a été souvent testé contre les bactérioses du pommier et de la tomate, contre lesquelles il possède une efficacité partielle : 20-30% de réduction du feu bactérien d'après Abo-Elyoussr *et al.* (2011), et 20-50% de réduction d'une bactériose de la tomate d'après Roberts *et al.* (2008). Par ailleurs, le BTH permet de diminuer les doses de cuivre dans la lutte contre les attaques de la bactérie *Xanthomonas* sur tomate (Roberts *et al.*, 2008), et peut être intégré dans un programme de lutte contre les bactéries résistantes au cuivre (Louws *et al.*, 2001). Il a également été appliqué par injection dans le tronc sur pommier (Acimovic *et al.*, 2015).

Contre les maladies fongiques, il s'est montré intéressant contre la pourriture grise du raisin avec une efficacité de 30% (Iriti *et al.*, 2004), totalement efficace contre la rouille blanche du chrysanthème sous serre (Astredhor, communication personnelle) et le mildiou du basilic (Gilardi *et al.*, 2015). Il n'est en revanche pas efficace contre le mildiou de la pomme de terre, ni contre celui de la vigne, à moins d'utiliser des doses phytotoxiques (RMT Elicitra, communication personnelle). Le BTH présente une certaine efficacité contre les jaunisses de la vigne dues à des phytoplasmes (Romanazzi *et al.*, 2013).

- *Isotianil*

Il s'agit d'un autre produit de synthèse activateur de la voie de l'AS, propriété de Bayer CropScience. Comme le BTH, il est dépourvu d'effet biocide direct et essentiellement utilisé, avec succès, contre la pyriculariose du riz avec une rémanence remarquable de près de 3 mois (Latorse, 2013). Il est en outre efficace contre des bactérioses et des oïdiums, mais pas contre les mildioux.

- *Acide β -aminobutyrique (BABA)*

C'est un acide aminé non protéique, rare dans la nature, mais néanmoins produit à de faibles concentrations par la plante en réponse à une agression parasitaire. Proche de l'acide aspartique, il perturbe la traduction protéique en gênant la synthèse du t-RNA correspondant, ce qui induit un stress cellulaire et la potentialisation des défenses de la plante.

Ses potentialités phytosanitaires furent découvertes dans les années 1960. Il possède un très large spectre d'action, y compris contre les mildioux : efficace (60-80% ; Reuveni *et al.*, 2001; Silue *et al.*, 2002), il possède une forte action synergique avec le mancozèbe (Baider and Cohen, 2003) et permettrait de réduire les doses de fongicides, comme le montrent Liljeroth *et al.* (2010) qui parviennent à protéger la pomme de terre contre le mildiou avec 25% de fongicide en moins. Son efficacité varierait cependant selon la variété traitée (Olivieri *et al.*, 2009). Reuveni *et al.* (2001) le trouvent aussi efficace que le cuivre contre le mildiou de la vigne dans le plateau du Golan. Il est toutefois moins efficace (environ 50% d'efficacité) dans les conditions de la Champagne (Daire, observations pers.), plus favorables à la maladie.

Le BABA, malgré son intérêt certain, n'a pas connu de développement commercial. Il est impossible de le breveter tel quel, et son profil écotoxicologique n'est pas connu ; de plus, il est phytotoxique lors de traitements répétés.

- *Anti-gibbérelliques*

Ces régulateurs de croissance, notamment la prohexadione-Ca utilisée pour réduire la croissance des arbres à pépins, se sont aussi révélés inducteurs de résistance contre le feu bactérien. Les efficacités observées sur le terrain vont de 30 à 50%, mais sont généralement inférieures à celle de la streptomycine (antibiotique non autorisé en Europe). La prohexadione-Ca est homologuée en France sous le nom de Régalis®.

- *Phosphites*

Il s'agit de sels de l'acide phosphoreux (H_3PO_3). Ce sont donc des produits minéraux, au même titre que le sulfate de cuivre. En France, le LBG (De Sangosse) et le Redeli (Syngenta) sont homologués depuis peu. Ils sont surtout actifs contre les mildioux (Pajot *et al.*, 2001). Les expériences de terrain montrent qu'en général ils procurent une efficacité quasi totale en cas de pression de maladie moyenne, mais sont insuffisants en cas de forte infection et doivent alors être associés à un fongicide à dose réduite.

Cependant, si les phosphites sont bien des éliciteurs (Massoud *et al.*, 2012), aux doses employées ils sont surtout fongicides. Ils sont connus pour avoir un effet systémique, mais cette propriété n'est pas toujours vérifiée (Burra *et al.*, 2014).

Leur profil écotoxicologique favorable en fait des produits très intéressants pour limiter le recours aux fongicides de synthèse ou au cuivre. Ils sont ainsi très utilisés en Allemagne, y compris par le passé en agriculture biologique. Les agrobiologistes français les considèrent en revanche comme des produits de synthèse, et leur emploi n'est pas autorisé en AB dans notre pays. Cette position est d'ailleurs partagée par l'UE (EGTOP - Expert group for technical advice on organic production, 2014).

2.5.3.2. Produits naturels

- *Acide salicylique (SA)*

Cette phytohormone, impliquée de façon centrale dans différentes composantes de la défense des plantes, est peu utilisée en pratique. Cela est probablement dû au fait que les mécanismes de régulation des défenses sont complexes et se résument rarement à l'action d'un seul messager, mais aussi à la phytotoxicité de l'AS qui le rend difficile d'emploi. Le BTH, moins phytotoxique, lui est largement préféré. On trouve cependant quelques exemples d'application probante, par exemple sur olivier contre la maladie de l'œil de paon (Obanor *et al.*, 2013).

L'ester méthylique de l'AS est le composé majoritaire de l'huile essentielle de gaultherie, et c'est un SDP peut-être amené à se développer (Vergnes *et al.*, 2014).

- *Acide jasmonique et le jasmonate de méthyle*

Ces deux autres phytohormones sont également globalement peu utilisées en pratique : elles sont susceptibles de perturber le développement de la plante et sont plutôt appliquées contre les ravageurs. L'AJ protège partiellement les résineux contre des maladies cryptogamiques (Zeneli *et al.*, 2006) et la vigne contre l'oïdium (Belhadj *et al.*, 2006).

- *Sucres simples*

L'application de glucose, de saccharose ou de fructose est connue depuis assez longtemps pour réduire les pontes de ravageurs sur les fruits. De récents travaux montrent que le fructose à 100 mg/L permet d'améliorer l'efficacité du cuivre à dose réduite contre le mildiou de la vigne dans 2 essais sur 3 (Arnault *et al.*, 2016). Leur qualité de SDP n'est cependant pas démontrée.

- *Oligosaccharides et polysaccharides*

Ce sont des polymères d'oses (sucres) constituant structureaux des parois des micro-organismes, arthropodes et végétaux. On les considère comme des PAMP, bien que des récepteurs PRR pour les sucres ne soient pour l'instant pas identifiés dans les cas de la chitine et de l'acide oligogalacturonique (constituant de la pectine).

- *Chitosane*

Il s'agit du dérivé dé-acétylé de la chitine (N-glucosylamine), variant selon son degré de polymérisation et de dé-acétylation. Il a fait l'objet de très nombreuses études. C'est un éliciteur mais, comme poly-cation, il déstabilise également la membrane plasmique des micro-organismes et possède de ce fait un effet fongicide assez puissant.

Notons que le chitosane est comestible et possède de multiples applications agro-alimentaires et cosmétiques. Il est cependant potentiellement allergène chez certaines personnes.

Expérimenté contre de nombreuses maladies, il procure des efficacités variables, mais parmi les plus élevées de celles obtenues avec des produits naturels. Nettement insuffisant contre le mildiou de la pomme de terre, il peut dans certains cas être aussi efficace que le cuivre, notamment contre une bactériose du kiwi (Scortichini, 2014), et protéger à 60% contre le mildiou de la vigne sur feuilles (Dagostin *et al.*, 2011), voire davantage si l'on utilise une forte dose (8 g/L ; Romanazzi *et al.*, 2016). Dans ce cas, l'efficacité observée repose très certainement sur les propriétés biocides du chitosane. Le chitosane est aussi appliqué par trempage des semences, contre le mildiou du millet par exemple (Sharathchandra *et al.*, 2004).

La comparaison des nombreux résultats obtenus est quelque peu compliquée par la multiplicité et la grande diversité des préparations commerciales, qui ne précisent pas le type de chitosane qu'elles contiennent. Ce produit reste peu expérimenté en France.

- *Oligochitosane-acide oligoalacturonique (COS-OGA)*

Il s'agit d'un mélange formulé mis au point par une *start-up* belge, récemment homologué et distribué par Syngenta en France sous le nom de Bastid ou Blason, et par Jouffray-Drillaud sous le nom de Messenger. Appliqué avec la même fréquence qu'un fongicide en programme classique, il a une efficacité de 40-50% contre l'oïdium au vignoble, (van Aubel *et al.*, 2014). Il possède aussi un effet anti-mildiou. Dans des essais au vignoble en 2016, le COS-OGA a permis de réduire la dose de Cu nécessaire à la protection anti-mildiou (données Syngenta). Cela doit néanmoins être confirmé sur plusieurs années d'expérimentation et dans différentes conditions géographiques.

- *Glucanes*

Ce sont des polymères de glucose, sucres de réserve de certaines algues ou constituants structuraux de la paroi de certains champignons.

La laminarine, glucane extrait d'algue, est la matière active de différents produits homologués et commercialisés par Goëmar en France contre diverses maladies : oïdiums, mildiou de la laitue, feu bactérien et tavelure du pommier... Son efficacité sur pommier et sur grandes cultures est controversée selon les experts du RMT Elicitra. Elle n'a pas d'intérêt contre le mildiou de la vigne. Néanmoins, un article italien (Romanazzi *et al.*, 2016) suggère que l'association de laminarine (fournie par la Société Bioatlantis) à du cuivre à dose réduite (dose de référence divisée par 5) présente un intérêt en cas d'infestation modérée.

Le curdlane, un glucane non ramifié obtenu par fermentation bactérienne, possède une efficacité partielle (environ 50%) contre le mildiou de la pomme de terre sous serre quand il est appliqué peu avant l'inoculation par l'agent pathogène (Li *et al.*, 2014).

- *Hydrolysats protéiques*

Ces fractions préparées de façon industrielle à partir de soja et de caséine sont des SDP efficaces à 70% contre le botrytis et le mildiou chez la vigne sous serre (Lachhab *et al.*, 2014).

- *Protéines issues de micro-organismes*

De nombreux MAMP sont protéiques : flagelline bactérienne, élicitines d'oomycètes (cryptogéine, oligandrine...), harpine bactérienne. La plupart reste pour le moment des objets d'études fondamentales. L'INRA a démontré que l'oligandrine était inductrice de résistance dans différents modèles de laboratoire (Mohamed *et al.*, 2007; Picard *et al.*, 2000). Des travaux japonais (Takenaka and Tamagake, 2009) complètent ces données en montrant que des *elicitin-like* de paroi d'oomycète appliquées par pulvérisation, bien que peu biodisponibles, ont une efficacité partielle mais très significative contre la cercosporiose de la betterave au champ.

Une société espagnole (Plant Response), dans le cadre d'un projet européen Plant-KBBE, travaille à valoriser des MAMP protéiques issus de culture de champignons phytopathogènes (ex. *Sclerotinia sp.*).

La harpine est la matière active d'un produit commercial, Messenger®, avec diverses applications. Un rapport (Percival *et al.*, 2009) fait état d'un effet significatif de la harpine contre la tavelure du pommier au champ si les traitements sont répétés, et d'un intérêt en complément d'autres méthodes de lutte. De même, elle a permis d'obtenir une efficacité de 50% contre le feu bactérien du poirier (Gunen *et al.*, 2006). Néanmoins, nos collègues de l'INRA d'Angers (M.-N. Brisset, comm. pers.) n'ont pas pu mettre en évidence d'effet du Messenger. La harpine est désormais commercialisée comme biostimulant et non plus comme SDP.

- *Extraits ou fractions de micro-organismes*

Les filtrats de culture de champignons, d'oomycètes et de bactéries phytopathogènes ou bénéfiques, ainsi que des extraits pariétaux contenant des éliciteurs, vraisemblablement des MAMP, ont fait l'objet de diverses publications rapportant leur potentiel en tant que SDP, mais le plus souvent en laboratoire.

Un extrait de *Penicillium sp.* (Pen), probablement de nature protéique, s'est avéré posséder une activité SDP contre diverses maladies bactériennes ou fongiques (Thuerig *et al.*, 2006). Il présente selon ces auteurs une efficacité au champ contre la tavelure du pommier d'environ 80%, et contre le mildiou de la vigne d'environ 65%. Toujours sur vigne, mais en pot à l'extérieur, Harm *et al.* (2011) rapportent une efficacité de 50%. Pen est en revanche sans effet contre le mildiou de la pomme de terre. Ce produit prometteur n'a apparemment pas connu de développement commercial.

Les extraits de paroi de la levure *Saccharomyces cerevisiae* sont également des SDP. Ils réduisent par exemple l'infection par la bactérie *Pseudomonas syringae* chez *Arabidopsis thaliana* (Narusaka *et al.*, 2015). La société Agrauxine vise la mise sur le marché d'un tel extrait (Cérévisane®) en 2018 contre le mildiou de la vigne. Il s'agit d'un sous-produit de la production industrielle de levure.

- *Métabolites microbiens*

Les recherches sur les mécanismes par lesquels les micro-organismes bénéfiques augmentent la résistance de la plante ont récemment permis d'identifier plusieurs métabolites microbiens jouant un rôle prépondérant dans ce phénomène. Par exemple, l'harzianolide produit par *T. harzanium* est fortement SDP chez la tomate contre le *Sclerotinia* (Cai *et al.*, 2013). Ces recherches confirment que les micro-organismes représentent une source potentiellement importante de SDP pour l'avenir. Notons que l'application de produits bien caractérisés et formulés est souvent plus aisée que celle de micro-organismes vivants.

- *Autres composés*

- *Vitamines, liposaccharides, lipopeptides, acides gras*

Des vitamines comme la riboflavine et la thiamine présentent une activité SDP dans les conditions du laboratoire contre le mildiou de la vigne (Boubakri *et al.*, 2013a; Boubakri *et al.*, 2013b). L'intérêt de ces produits en conditions de terrain n'est pas encore documenté.

Les rhamnolipides et surfactines sont des tensio-actifs d'origine microbienne, nettement SDP au laboratoire, que l'on peut produire de façon industrielle. Des essais au vignoble avec un rhamnolipide contre le mildiou n'ont pas montré d'efficacité (F. Baillieul, comm. pers.). Dagostin *et al.* (2011) rapportent cependant, au cours d'une année d'essai, 67 et 97% d'efficacité respectivement sur feuille et sur grappe contre cette même maladie avec le Zonix, un rhamnolipide industriel.

L'acide hexanoïque, un acide gras, procure des efficacités d'environ 50% contre des maladies fongiques et bactériennes des agrumes avec une rémanence de 50 jours (Llorens *et al.*, 2016). L'application par voie racinaire (arrosage du substrat) est plus efficace que la pulvérisation. L'acide hexanoïque élicite les défenses dépendantes de la voie de l'AJ. Ce composé a également un effet sur tomate contre le botrytis.

Un autre acide gras, l'acide linoléique, est SDP contre le mildiou de la vigne, avec une efficacité de 50% dans un essai sur plante en pot à l'extérieur (Harm *et al.*, 2011).

- *Extraits de plantes*

Un certain nombre d'extraits, le plus souvent aqueux, éliciteurs de défense ont fait preuve d'une efficacité assez élevée contre diverses maladies, comme un extrait de lierre contre le feu bactérien du pommier (Baysal and Zeller, 2004) des extraits de rhubarbe exotique (Godard *et al.*, 2009) ou de verge d'or (*Solidago sp.*; Harm *et al.*, 2011) contre le mildiou de la vigne. Ces préparations activent les défenses de la plante, mais agissent souvent aussi directement contre l'agent pathogène dont ils bloquent la germination.

- *Composts*

Certains composts utilisés comme substrats de culture induisent de la résistance contre les maladies, de même que des extraits aqueux de compost (Vallad *et al.*, 2003; Yogevev *et al.*, 2010).

- *Produits commerciaux fertilisants*

Plusieurs spécialités disponibles comme fertilisants, à base de sels minéraux (NPK, oligoéléments) additionnés ou non de composés organiques, ont montré des efficacités partielles significatives contre le mildiou de la vigne

(Dagostin *et al.*, 2011) ou la tavelure du pommier (RMT Elicitra, communication personnelle). Citons par exemple le Kendal (Valagro) ou le Trafos (Tradecorp). La composition précise de ces produits est inconnue et leur mode d'action en tant que SDP reste à confirmer. Jusqu'à présent, les informations relatives à ces produits se trouvent davantage dans la littérature grise que dans la littérature scientifique. Leur usage pourrait se développer s'ils permettent de réduire les doses de fongicide à un coût acceptable.

2.5.4. Éléments de conclusion

Rappelons que les maladies ciblées par l'étude sont celles contre lesquelles on lutte actuellement par des préparations phytosanitaires contenant du cuivre, que ce soit dans le cadre des agricultures conventionnelle ou biologique. Ces maladies sont des mildious (notamment sur vigne, pomme de terre et tomate), des bactérioses (notamment sur tomate et pommier) et des tavelures (sur pommier et poirier). Cependant, d'autres maladies, que l'on pourra qualifier de secondaires, sont également considérées ici : cloque du pêcher, moniliose des arbres fruitiers, œil de paon (ou tavelure) de l'olivier...

➤ Les SDP : des produits à effets partiels, moins efficaces que le cuivre

Ce large examen de la littérature scientifique amène un premier constat : il n'existe pas de SDP aussi efficace que le cuivre. Certains SDP synthétiques (éliciteurs de la voie de l'acide salicylique notamment, comme le BTH) peuvent être aussi efficaces que les meilleurs fongicides contre certaines maladies, mais qui ne figurent pas au nombre de celles examinées ici. Dans les cas où le BTH possède une efficacité contre des maladies ciblées par le cuivre, elle est souvent supérieure à celle des SDP naturels, par exemple dans le cas de bactérioses, et fait d'après certains rapports (Scortichini, 2014) presque jeu égal avec le cuivre.

Tous les SDP d'origine naturelle présentent une efficacité toujours partielle, située dans une fourchette de 20 à 70%, très souvent bien inférieure à 50% en conditions de production. Ils sont donc beaucoup moins efficaces que le cuivre. En outre, il y a beaucoup moins de résultats publiés d'essais au champ avec ces produits qu'avec les produits synthétiques.

Les chitoses se trouvent souvent parmi les plus efficaces des produits naturels dans les résultats d'essais publiés, mais ce sont aussi des biofongicides.

➤ Des efficacités variables

Les SDP sont réputés pour avoir des efficacités variables, ce que confirme l'examen de la littérature (par ex., Walters *et al.*, 2014) et les dires d'experts. Mais il existe encore assez peu de données d'essais de terrain disponibles pour affiner ce point. Par ailleurs, les nombreux facteurs biotiques et abiotiques susceptibles d'affecter la réponse de la plante aux SDP et par conséquent leur efficacité, sont encore mal connus. De rares études montrent que le génotype végétal, la pression de maladie, la nutrition minérale ou le stade de développement des organes peuvent affecter la réponse de la plante, mais ces données sont encore parcellaires. Les recherches sur le mode d'action des SDP en conditions de production sont encore insuffisantes, et ces lacunes brident certainement l'optimisation de leur efficacité. Enfin, la biodisponibilité des produits naturels est assez souvent faible (par exemple celle des saccharides ou des protéines), parfois rédhitoire. Cela pose le problème de la formulation des SDP, souvent peu maîtrisée par les PME qui les développent, ce savoir-faire étant généralement détenu par les firmes phytosanitaires qui, jusqu'à présent, ne mettent pas au point elles-mêmes les SDP d'origine naturelle.

➤ Des résultats contradictoires

Certains articles rapportent des efficacités significatives de SDP, alors que de l'avis d'experts (réseau Elicitra), ils sont sans effet contre la même maladie. Cette contradiction concerne par exemple la laminarine et la harpine contre le feu bactérien et la tavelure du pommier. On peut raisonnablement supposer que ces différences d'efficacité traduisent des différences de conditions expérimentales, dans lesquelles différents facteurs (voir ci-après) sont susceptibles de modifier le résultat final. Il existe aussi hélas des publications biaisées, qui ne rapportent que les résultats les plus favorables au produit.

➤ Les phosphites : des SDP à part ?

Ils possèdent une efficacité remarquable contre les oomycètes, d'au moins 70-80%. Leur classification comme SDP fait l'objet de controverses. Certains de leurs promoteurs arguent de leur pouvoir éliciteur prouvé, mais aux doses utilisées au champ, leur effet fongicide est certainement prépondérant. Un autre débat réside dans leur nature synthétique ou naturelle. Cependant, sont-ils vraiment plus synthétiques que les sels de cuivre utilisés en AB ? Leur autorisation en AB contribuerait à réduire fortement les doses de cuivre, comme c'est le cas en Allemagne où ils sont très utilisés contre le mildiou de la vigne.

➤ La recherche de nouveaux SDP est active

De nouveaux SDP d'origines variées sont régulièrement présentés dans les publications scientifiques, comme par exemple des métabolites ou des extraits de micro-organismes bénéfiques ou alimentaires, des acides gras « simples » comme l'acide hexanoïque (prometteur sur les agrumes), de nouveaux MAMP, des métabolites secondaires de végétaux (salicylate de méthyle), des extraits de plantes plus ou moins caractérisés... Notons que la présente étude repose principalement sur la littérature scientifique publiée ; elle n'a par conséquent qu'une vision réduite de la recherche privée (surtout effectuée par des PME) qui ne donne pour ainsi dire pas d'accès à ses résultats alors qu'elle est positive et devrait aboutir à la mise sur marché de nouveaux SDP.

➤ Des freins, mais aussi des leviers à l'adoption en pratique

La portée assez longue de l'étude (2000-2016) permet de constater que des SDP *a priori* intéressants et éprouvés sur le terrain il y a une dizaine d'années sont aujourd'hui abandonnés, à l'instar du « Pen », un extrait de *Penicillium* (Thuerig *et al.*, 2006). Cela laisse supposer qu'une efficacité partielle associée à une certaine variabilité a été jusqu'à présent un obstacle au succès commercial de ces produits, difficile à utiliser en pratique.

Mais comme pour les autres produits de biocontrôle, la pression sociale croissante pour la réduction de l'usage des fongicides et l'arrivée toute récente des grandes firmes phytopharmaceutiques dans le domaine des SDP ne peuvent que favoriser leur intégration dans la pratique de la protection des plantes. Le Bastid (COS-OGA), inventé par une *start-up* et commercialisé par une grande firme, en donne un exemple récent.

➤ Les SDP ne remplaceront pas le cuivre mais peuvent contribuer à en réduire les doses

L'intérêt d'associations de SDP et de fongicides (plutôt en mélange) à dose réduite est connue depuis au moins 15 ans, comme par exemple le BTH associé à des fongicides de synthèse (Oostendorp *et al.*, 2001), ou le BABA qui agit de façon synergique avec le mancozèbe (Baider and Cohen, 2003). Certains essais d'association de SDP et de produits cupriques semblent encourageants contre le mildiou de la vigne (communication personnelle), et il importe aujourd'hui de mener des expérimentations rigoureuses pour définir les meilleures associations.

Cette recommandation va dans le sens d'une des conclusions de Dagostin *et al.* (2011). Ces auteurs, dans une étude de grande ampleur, ont identifié des produits naturels, SDP (par exemple un chitosane) ou biocides avec des efficacités d'au moins 50% contre le mildiou de la vigne, qu'ils proposent comme moyen pour réduire les doses de cuivre.

Références bibliographiques citées

Références citées dans le texte et/ou dans les tableaux en Annexe.

- Abo-Elyousr, A.M.K.; Sallam, M.A.A.; Zeller, W., 2011. Effect of acibenzolar-s-methyl and *Rahnella aquatilis* (Ra39) on fire blight of apple plants. *Acta Horticulturae*, 896: 511-517. [Texte intégral](#)
- Acimovic, S.G.; Zeng, Q.; McGhee, G.C.; Sundin, G.W.; Wise, J.C., 2015. Control of fire blight (*Erwinia amylovora*) on apple trees with trunk-injected plant resistance inducers and antibiotics and assessment of induction of pathogenesis-related protein genes. *Frontiers in Plant Science*, 6: 10. [Texte intégral](#)
- Acimovic, S.G.; Zeng, Q.; McGhee, G.C.; Wise, J.C.; Sundin, G.W., 2014. Trunk-injected potassium phosphites and acibenzolar-S-methyl induce SAR in apple trees allowing control of fire blight (*Erwinia amylovora*). *Phytopathology*, 104 (11): 3-3. [Texte intégral](#)
- Ahn, S.Y.; Baek, K.H.; Moon, Y.S.; Yun, H.K., 2013. Theobroxide treatment inhibits wild fire disease occurrence in *Nicotiana benthamiana* by the overexpression of defense-related genes. *Plant Pathology Journal*, 29 (1): 110-115. [Texte intégral](#)

- Akram, W.; Anjum, T.; Ali, B., 2016. Phenylacetic acid is ISR determinant produced by *Bacillus fortis* IAGS162, which involves extensive re-modulation in metabolomics of tomato to protect against *Fusarium* wilt. *Frontiers in Plant Science*, 7: 12. [Texte intégral](#)
- Al-Dahmani, J.H.; Abbasi, P.A.; Miller, S.A.; Hoitink, H.A.J., 2003. Suppression of bacterial spot of tomato with foliar sprays of compost extracts under greenhouse and field conditions. *Plant Disease*, 87 (8): 913-919. [Texte intégral](#)
- Albersheim, P.; Valent, B.S., 1978. Host-pathogen interactions in plants - plants, when exposed to oligosaccharides of fungal origin, defend themselves by accumulating antibiotics. *Journal of Cell Biology*, 78 (3): 627-643. [Texte intégral](#)
- Aleandri, M.P.; Reda, R.; Tagliavento, V.; Magro, P.; Chilosi, G., 2010. Effect of chemical resistance inducers on the control of *Monosporascus* root rot and vine decline of melon. *Phytopathologia Mediterranea*, 49 (1): 18-26. [Texte intégral](#)
- Almoneafy, A.A.; Ojaghian, M.R.; Xu, S.F.; Ibrahim, M.; Xie, G.L.; Shi, Y.; Tian, W.X.; Li, B., 2013. Synergistic effect of acetyl salicylic acid and DL-Beta-aminobutyric acid on biocontrol efficacy of *Bacillus* strains against tomato bacterial wilt. *Tropical Plant Pathology*, 38 (2): 102-113. [Texte intégral](#)
- Amini, J., 2009. Induced resistance in tomato plants against *Fusarium* wilt invoked by nonpathogenic *Fusarium*, chitosan and Bion. *Plant Pathology Journal*, 25 (3): 256-262. [Texte intégral](#)
- Andrade, C.C.L.; Resende, R.S.; Rodrigues, F.A.; Silveira, P.R.; Rios, J.A.; Oliveira, J.R.; Mariano, R.L.R., 2013. Inducers of resistance on the control of tomato bacterial speck and on the activity of defense enzymes. *Tropical Plant Pathology*, 38 (1): 28-34. [Texte intégral](#)
- Andreu, A.B.; Guevara, M.G.; Wolski, E.A.; Daleol, G.R.; Caldiz, D.O., 2006. Enhancement of natural disease resistance in potatoes by chemicals. *Pest Management Science*, 62 (2): 162-170. [Texte intégral](#)
- Arnault, I.; Furet, A.; Kasprick, A.-C.; Mançois, A.; Chovelon, M.; Derridj, S., 2016. Lutte contre le mildiou. Possibilités de réduction des doses d'intrants avec du fructose. *Revue des œnologues*, 161: 46-47.
- Atia, M.M.M.; Buchenauer, H.; Aly, A.Z.; Abou-Zaid, M.I., 2005. Antifungal activity of chitosan against *Phytophthora infestans* and activation of defence mechanisms in tomato to late blight. *Biological Agriculture & Horticulture*, 23 (2): 175-197. [Texte intégral](#)
- Azami-Sardooei, Z.; Seifi, H.S.; De Vleeschauwer, D.; Hofte, M., 2013. Benzothiadiazole (BTH)-induced resistance against *Botrytis cinerea* is inversely correlated with vegetative and generative growth in bean and cucumber, but not in tomato. *Australasian Plant Pathology*, 42 (4): 485-490. [Texte intégral](#)
- Aziz, A.; Poinssot, B.; Daire, X.; Adrian, M.; Bezier, A.; Lambert, B.; Joubert, J.M.; Pugin, A., 2003. Laminarin elicits defense responses in grapevine and induces protection against *Botrytis cinerea* and *Plasmopara viticola*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16 (12): 1118-1128. [Texte intégral](#)
- Aziz, A.; Trotel-Aziz, P.; Dhucq, L.; Jeandet, P.; Couderchet, M.; Vernet, G., 2006. Chitosan oligomers and copper sulfate induce grapevine defense reactions and resistance to gray mold and downy mildew. *Phytopathology*, 96 (11): 1188-1194. [Texte intégral](#)
- Badawy, M.E.I.; Rabea, E.I., 2009. Potential of the biopolymer chitosan with different molecular weights to control postharvest gray mold of tomato fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 51 (1): 110-117. [Texte intégral](#)
- Baider, A.; Cohen, Y., 2003. Synergistic interaction between BABA and mancozeb in controlling *Phytophthora infestans* in potato and tomato and *Pseudoperonospora cubensis* in cucumber. *Phytoparasitica*, 31 (4): 399-409. [Texte intégral](#)
- Baysal, O.; Zeller, W., 2004. Extract of *Hedera helix* induces resistance on apple rootstock M26 similar to acibenzolar-S-methyl against fire blight (*Erwinia amylovora*). *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 65 (6): 305-315. [Texte intégral](#)
- Becot, S.; Pajot, E.; Le Corre, D.; Monot, C.; Silue, D., 2000. Phytogard (R) (K2HPO3) induces localized resistance in cauliflower to downy mildew of crucifers. *Crop Protection*, 19 (6): 417-425. [Texte intégral](#)
- Belhadj, A.; Saigne, C.; Telef, N.; Cluzet, S.; Bouscaut, J.; Corio-Costet, M.F.; Merillon, J.M., 2006. Methyl jasmonate induces defense responses in grapevine and triggers protection against *Erysiphe necator*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54 (24): 9119-9125. [Texte intégral](#)
- Bengtsson, T.; Holfors, A.; Witzell, J.; Andreasson, E.; Liljeroth, E., 2014. Activation of defence responses to *Phytophthora infestans* in potato by BABA. *Plant Pathology*, 63 (1): 193-202. [Texte intégral](#)
- Boller, T.; Felix, G., 2009. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology*, 60: 379-406. [Texte intégral](#)
- Boubakri, H.; Chong, J.; Poutaraud, A.; Schmitt, C.; Bertsch, C.; Mliki, A.; Masson, J.E.; Soustre-Gacougnolle, I., 2013a. Riboflavin (Vitamin B-2) induces defence responses and resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine. *European Journal of Plant Pathology*, 136 (4): 837-855. [Texte intégral](#)
- Boubakri, H.; Poutaraud, A.; Wahab, M.A.; Clayeux, C.; Baltenweck-Guyot, R.; Steyer, D.; Marcic, C.; Mliki, A.; Soustre-Gacougnolle, I., 2013b. Thiamine modulates metabolism of the phenylpropanoid pathway leading to enhanced resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine. *Bmc Plant Biology*, 13: 15. [Texte intégral](#)
- Brisset, M.N.; Cesbron, S.; Thomson, S.V.; Paulin, J.P., 2000. Acibenzolar-S-methyl induces the accumulation of defense-related enzymes in apple and protects from fire blight. *European Journal of Plant Pathology*, 106 (6): 529-536. [Texte intégral](#)
- Buban, T.; Sallai, P.; Obzsut-Truskovszky, E.; Hertelendy, L., 2002. Trials with applying chemical agents other than bactericides to control fire blight in pear orchards. *Acta Horticulturae*, 590: 263-267. [Texte intégral](#)
- Burra, D.D.; Berkowitz, O.; Hedley, P.E.; Morris, J.; Resjio, S.; Levander, F.; Liljeroth, E.; Andreasson, E.; Alexandersson, E., 2014. Phosphite-induced changes of the transcriptome and secretome in *Solanum tuberosum* leading to resistance against *Phytophthora infestans*. *Bmc Plant Biology*, 14: 17. [Texte intégral](#)
- Cai, F.; Yu, G.H.; Wang, P.; Wei, Z.; Fu, L.; Shen, Q.R.; Chen, W., 2013. Harzianolide, a novel plant growth regulator and systemic resistance elicitor from *Trichoderma harzianum*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73: 106-113. [Texte intégral](#)

- Cambiagno, D.A.; Lonez, C.; Ruyschaert, J.M.; Alvarez, M.E., 2015. The synthetic cationic lipid diC14 activates a sector of the *Arabidopsis* defence network requiring endogenous signalling components. *Molecular Plant Pathology*, 16 (9): 963-972. [Texte intégral](#)
- Cao, J.K.; Jiang, W.B., 2006. Induction of resistance in Yali pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.) fruit against postharvest diseases by acibenzolar-S-methyl sprays on trees during fruit growth. *Scientia Horticulturae*, 110 (2): 181-186. [Texte intégral](#)
- Cellini, A.; Fiorentini, L.; Buriani, G.; Yu, J.; Donati, I.; Cornish, D.A.; Novak, B.; Costa, G.; Vanneste, J.L.; Spinelli, F., 2014. Elicitors of the salicylic acid pathway reduce incidence of bacterial canker of kiwifruit caused by *Pseudomonas syringae* pv. *actinidae*. *Annals of Applied Biology*, 165 (3): 441-453. [Texte intégral](#)
- Chen, J.P.; Zou, X.; Liu, Q.; Wang, F.; Feng, W.; Wan, N., 2014. Combination effect of chitosan and methyl jasmonate on controlling *Alternaria alternata* and enhancing activity of cherry tomato fruit defense mechanisms. *Crop Protection*, 56: 31-36. [Texte intégral](#)
- Cohen, Y.; Rubin, A.E.; Vaknin, M., 2011. Post infection application of DL-3-amino-butyric acid (BABA) induces multiple forms of resistance against *Bremia lactucae* in lettuce. *European Journal of Plant Pathology*, 130 (1): 13-27. [Texte intégral](#)
- Coqueiro, D.S.O.; Maraschin, M.; Di Piero, R.M., 2011. Chitosan reduces bacterial spot severity and acts in phenylpropanoid metabolism in tomato plants. *Journal of Phytopathology*, 159 (7-8): 488-494. [Texte intégral](#)
- Dagostin, S.; Scharer, H.J.; Pertot, I.; Tamm, L., 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection*, 30 (7): 776-788. [Texte intégral](#)
- de Jail, N.G.; Luiz, C.; Neto, A.C.D.; Di Piero, R.M., 2014. High-density chitosan reduces the severity of bacterial spot and activates the defense mechanisms of tomato plants. *Tropical Plant Pathology*, 39 (6): 434-441. [Texte intégral](#)
- Diogo, R.V.C.; Wydra, K., 2007. Silicon-induced basal resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum* is related to modification of pectic cell wall polysaccharide structure. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 70 (4-6): 120-129. [Texte intégral](#)
- Dong, H.Z.; Cohen, Y., 2001. Extracts of killed *Penicillium chrysogenum* induce resistance against *Fusarium* wilt of melon. *Phytoparasitica*, 29 (5): 421-430. [Texte intégral](#)
- Dufour, M.C.; Magnin, N.; Dumas, B.; Vergnes, S.; Corio-Costet, M.F., 2016. High-throughput gene-expression quantification of grapevine defense responses in the field using microfluidic dynamic arrays. *Bmc Genomics*, 17: 20. [Texte intégral](#)
- Duker, A.; Kubiak, R., 2011. Stem injection of prohexadione carboxylic acid to protect blossoms of apple trees from fire blight infection (*Erwinia amylovora*). *Journal of Plant Diseases and Protection*, 118 (5): 156-160. [Texte intégral](#)
- EGTOP - Expert group for technical advice on organic production. 2014. Final report on plant protection products (II). European commission. Directorate - General for agriculture and rural development 39 p. [Texte intégral](#)
- Eikemo, H.; Stensvand, A.; Tronsmo, A.M., 2003. Induced resistance as a possible means to control diseases of strawberry caused by *Phytophthora* spp. *Plant Disease*, 87 (4): 345-350. [Texte intégral](#)
- Farace, G.; Fernandez, O.; Jacquens, L.; Coutte, F.; Krier, F.; Jacques, P.; Clement, C.; Barka, E.A.; Jacquard, C.; Dorey, S., 2015. Cyclic lipopeptides from *Bacillus subtilis* activate distinct patterns of defence responses in grapevine. *Molecular Plant Pathology*, 16 (2): 177-187. [Texte intégral](#)
- Ferraz, H.G.M.; Resende, R.S.; Moreira, P.C.; Silveira, P.R.; Milagres, E.A.; Oliveira, J.R.; Rodrigues, F.A., 2015. Antagonistic rhizobacteria and jasmonic acid induce resistance against tomato bacterial spot. *Bragantia*, 74 (4): 417-427. [Texte intégral](#)
- Gilardi, G.; Demarchi, S.; Gullino, M.L.; Garibaldi, A., 2014a. Control of *Phytophthora nicotianae* of tomato by using non-conventional strategies. *Acta Horticulturae*, 1044: 325-330. [Texte intégral](#)
- Gilardi, G.; Demarchi, S.; Gullino, M.L.; Garibaldi, A., 2014b. Managing *Phytophthora* crown and root rot on tomato by pre-plant treatments with biocontrol agents, resistance inducers, organic and mineral fertilizers under nursery conditions. *Phytopathologia Mediterranea*, 53 (2): 205-215. [Texte intégral](#)
- Gilardi, G.; Pintore, I.; Demarchi, S.; Gullino, M.L.; Garibaldi, A., 2015. Seed dressing to control downy mildew of basil. *Phytoparasitica*, 43 (4): 531-539. [Texte intégral](#)
- Godard, S.; Slacanin, I.; Viret, O.; Gindro, K., 2009. Induction of defence mechanisms in grapevine leaves by emodin- and anthraquinone-rich plant extracts and their conferred resistance to downy mildew. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47 (9): 827-837. [Texte intégral](#)
- Gorlach, J.; Volrath, S.; KnaufBeiter, G.; Hengy, G.; Beckhove, U.; Kogel, K.H.; Oostendorp, M.; Staub, T.; Ward, E.; Kessmann, H.; Ryals, J., 1996. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *Plant Cell*, 8 (4): 629-643. [Texte intégral](#)
- Gunen, Y.; Ouml;zdemir, N.; Gunen, E.; Turkusay, H.; Tosun, N.; Saygili, H., 2006. Efficacies of plant activators in control of fire blight of pear in Turkey. *Acta Horticulturae*, 704: 259-264. [Texte intégral](#)
- Halim, V.A.; Altmann, S.; Ellinger, D.; Eschen-Lippold, L.; Miersch, O.; Scheel, D.; Rosahl, S., 2009. PAMP-induced defense responses in potato require both salicylic acid and jasmonic acid. *Plant Journal*, 57 (2): 230-242. [Texte intégral](#)
- Harel, Y.M.; Mehari, Z.H.; Rav-David, D.; Elad, Y., 2014. Systemic resistance to gray mold induced in tomato by benzothiadiazole and *Trichoderma harzianum* T39. *Phytopathology*, 104 (2): 150-157. [Texte intégral](#)
- Harm, A.; Kassemeyer, H.H.; Seibicke, T.; Regner, F., 2011. Evaluation of chemical and natural resistance inducers against downy mildew (*Plasmopara viticola*) in grapevine. *American Journal of Enology and Viticulture*, 62 (2): 184-192. [Texte intégral](#)
- Hassan, M.A.E.; Abo-Elyousr, K.A.M., 2013. Activation of tomato plant defence responses against bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum* using DL-3-aminobutyric acid (BABA). *European Journal of Plant Pathology*, 136 (1): 145-157. [Texte intégral](#)
- Hassan, M.A.E.; Buchenauer, H., 2007. Induction of resistance to fire blight in apple by acibenzolar-S-methyl and DL-3-aminobutyric acid. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 114 (4): 151-158. [Texte intégral](#)

- Hassan, M.A.E.; Buchenauer, H., 2008. Enhanced control of bacterial wilt of tomato by DL-3-aminobutyric acid and the fluorescent *Pseudomonas* isolate CW2. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 115 (5): 199-207. [Texte intégral](#)
- Hernandez-Herrera, R.M.; Virgen-Calleros, G.; Ruiz-Lopez, M.; Zanutto-Hernandez, J.; Delano-Frier, J.P.; Sanchez-Hernandez, C., 2014. Extracts from green and brown seaweeds protect tomato (*Solanum lycopersicum*) against the necrotrophic fungus *Alternaria solani*. *Journal of Applied Phycology*, 26 (3): 1607-1614. [Texte intégral](#)
- Huang, C.H.; Vallad, G.E.; Zhang, S.A.; Wen, A.M.; Balogh, B.; Figueiredo, J.F.L.; Behlau, F.; Jones, J.B.; Momol, M.T.; Olson, S.M., 2012. Effect of application frequency and reduced rates of acibenzolar-S-methyl on the field efficacy of induced resistance against bacterial spot on tomato. *Plant Disease*, 96 (2): 221-227. [Texte intégral](#)
- Il'inskaya, L.I.; Perekhod, E.A.; Chalenko, G.I.; Gerasimova, N.G.; Romanenko, E.N.; Zinov'eva, S.V.; Ozeretskovskaya, O.L., 2000. Lipoxygenase activity in plants with induced resistance to diseases. *Russian Journal of Plant Physiology*, 47 (4): 449-455.
- Iriti, M.; Rossoni, M.; Borgo, M.; Faoro, F., 2004. Benzothiadiazole enhances resveratrol and anthocyanin biosynthesis in grapevine, meanwhile improving resistance to *Botrytis cinerea*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52 (14): 4406-4413. [Texte intégral](#)
- Itako, A.T.; Tolentino, J.B.; da Silva, T.A.F.; Soman, J.M.; Maringoni, A.C., 2015. Chemical products induce resistance to *Xanthomonas perforans* in tomato. *Brazilian Journal of Microbiology*, 46 (3): 701-706. [Texte intégral](#)
- Jayaraj, J.; Rahman, M.; Wan, A.; Punja, Z.K., 2009. Enhanced resistance to foliar fungal pathogens in carrot by application of elicitors. *Annals of Applied Biology*, 155 (1): 71-80. [Texte intégral](#)
- Jayaraj, J.; Wan, A.; Rahman, M.; Punja, Z.K., 2008. Seaweed extract reduces foliar fungal diseases on carrot. *Crop Protection*, 27 (10): 1360-1366. [Texte intégral](#)
- Johnson, K.B.; Temple, T.N., 2016. Comparison of methods of acibenzolar-S-methyl application for post-infection fire blight suppression in pear and apple. *Plant Disease*, 100 (6): 1125-1131. [Texte intégral](#)
- Jones, J.D.G.; Dangl, J.L., 2006. The plant immune system. *Nature*, 444 (7117): 323-329. [Texte intégral](#)
- Keen, N.T., 1975. Specific elicitors of plant phytoalexin production - determinants of race specificity in pathogens. *Science*, 187 (4171): 74-75. [Texte intégral](#)
- Krol, P.; Igielski, R.; Pollmann, S.; Kepczynska, E., 2015. Priming of seeds with methyl jasmonate induced resistance to hemi-biotroph *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* in tomato via 12-oxo-phytyldienoic acid, salicylic acid, and flavonol accumulation. *Journal of Plant Physiology*, 179: 122-132. [Texte intégral](#)
- Kuc, J., 1987. Translocated signals for plant immunization. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 494: 221-223. [Texte intégral](#)
- Lachhab, N.; Sanzani, S.M.; Adrian, M.; Chiltz, A.; Balacey, S.; Boselli, M.; Ippolito, A.; Poinssot, B., 2014. Soybean and casein hydrolysates induce grapevine immune responses and resistance against *Plasmopara viticola*. *Frontiers in Plant Science*, 5: 10. [Texte intégral](#)
- Latorse, M.-P., 2013. SDP/SDN "success story" made in Bayer: l'isotianil. *Colloque Elicitra*, Avignon (France), 2013/06/13-14. [Texte intégral](#)
- Li, J.; Zhu, L.; Lu, G.X.; Zhan, X.B.; Lin, C.C.; Zheng, Z.Y., 2014. Curdlan beta-1,3-glucooligosaccharides induce the defense responses against *Phytophthora infestans* infection of potato (*Solanum tuberosum* L. cv. McCain G1) leaf cells. *PLoS One*, 9 (5): 9. [Texte intégral](#)
- Li, J.Y.; Trivedi, P.; Wang, N., 2016. Field evaluation of plant defense inducers for the control of *Citrus Huanglongbing*. *Phytopathology*, 106 (1): 37-46. [Texte intégral](#)
- Liljeroth, E.; Bengtsson, T.; Wiik, L.; Andreasson, E., 2010. Induced resistance in potato to *Phytophthora infestans*-effects of BABA in greenhouse and field tests with different potato varieties. *European Journal of Plant Pathology*, 127 (2): 171-183. [Texte intégral](#)
- Llorens, E.; Camanes, G.; Lapena, L.; Garcia-Agustin, P., 2016. Priming by hexanoic acid induce activation of mevalonic and linolenic pathways and promotes the emission of plant volatiles. *Frontiers in Plant Science*, 7: 12. [Texte intégral](#)
- Llorens, E.; Fernandez-Crespo, E.; Camanes, G.; Lapena, L.; Garcia-Agustin, P., 2015. Enhancing physiological parameters improves resistance against *Alternaria alternata* in 'Fortune' Mandarin. *Acta Horticulturae*, 1065: 979-986. [Texte intégral](#)
- Llorens, E.; Fernandez-Crespo, E.; Vicedo, B.; Lapena, L.; Garcia-Agustin, P., 2013. Enhancement of the citrus immune system provides effective resistance against *Alternaria* brown spot disease. *Journal of Plant Physiology*, 170 (2): 146-154. [Texte intégral](#)
- Lobato, M.C.; Machinandiarena, M.F.; Tambascio, C.; Dosio, G.A.A.; Caldiz, D.O.; Daleo, G.R.; Andreu, A.B.; Olivieri, F.P., 2011. Effect of foliar applications of phosphite on post-harvest potato tubers. *European Journal of Plant Pathology*, 130 (2): 155-163. [Texte intégral](#)
- Louws, F.J.; Wilson, M.; Campbell, H.L.; Cuppels, D.A.; Jones, J.B.; Shoemaker, P.B.; Sahin, F.; Miller, S.A., 2001. Field control of bacterial spot and bacterial speck of tomato using a plant activator. *Plant Disease*, 85 (5): 481-488. [Texte intégral](#)
- Maia, A.J.; Leite, C.D.; Botelho, R.V.; Faria, C.; Machado, D., 2012. Chitosan as an option to control mildew in the sustainable vinegrowing. *Semina-Ciencias Agrarias*, 33: 2519-2529. [Texte intégral](#)
- Maldonado, M.L.H.; Falloon, R.E.; Butler, R.C.; Conner, A.J.; Bulman, S.R., 2015. Resistance to *Spongospora subterranea* induced in potato by the elicitor beta-aminobutyric acid. *Australasian Plant Pathology*, 44 (4): 445-453. [Texte intégral](#)
- Marcucci, E.; Aleandri, M.P.; Chilosi, G.; Magro, P., 2010. Induced resistance by beta-aminobutyric acid in artichoke against white mould caused by *Sclerotinia sclerotiorum*. *Journal of Phytopathology*, 158 (10): 659-667. [Texte intégral](#)
- Massoud, K.; Barchietto, T.; Le Rudulier, T.; Pallandre, L.; Didierlaurent, L.; Garmier, M.; Ambard-Bretteville, F.; Seng, J.M.; Saindrenan, P., 2012. Dissecting phosphite-induced priming in *Arabidopsis* infected with *Hyaloperonospora arabidopsidis*. *Plant Physiology*, 159 (1): 286-298. [Texte intégral](#)
- Mayton, H.; Myers, K.; Fry, W.E., 2008. Potato late blight in tubers - The role of foliar phosphonate applications in suppressing pre-harvest tuber infections. *Crop Protection*, 27 (6): 943-950. [Texte intégral](#)
- Mazzucchi, A.; Brunelli, A., 2008. Resistance to *Erwinia amylovora* in immature pears induced by acibenzolar-S-methyl in the orchard. *Phytopathologia Mediterranea*, 47 (3): 272-276. [Texte intégral](#)

- Metraux, J.P.; Signer, H.; Ryals, J.; Ward, E.; Wyssbenz, M.; Gaudin, J.; Raschdorf, K.; Schmid, E.; Blum, W.; Inverardi, B., 1990. Increase in salicylic-acid at the onset of systemic acquired-resistance in cucumber. *Science*, 250 (4983): 1004-1006. [Texte intégral](#)
- Mohamed, N.; Lherminier, J.; Farmer, M.J.; Fromentin, J.; Beno, N.; Houot, V.; Milat, M.L.; Blein, J.P., 2007. Defense responses in grapevine leaves against *Botrytis cinerea* induced by application of a *Pythium oligandrum* strain or its elicitor, oligandrin, to roots. *Phytopathology*, 97 (5): 611-620. [Texte intégral](#)
- Mongae, A.; Moleleki, L., 2015. The effect of beta-aminobutyric acid (BABA) on root knot nematode and soft rot pathogen disease complexes in *Solanum tuberosum* plants. *European Journal of Plant Pathology*, 142 (1): 117-124. [Texte intégral](#)
- Monjil, M.S.; Nozawa, T.; Shibata, Y.; Takemoto, D.; Ojika, M.; Kawakita, K., 2015. Methanol extract of mycelia from *Phytophthora infestans*-induced resistance in potato. *Comptes Rendus Biologies*, 338 (3): 185-196. [Texte intégral](#)
- Moya-Elizondo, E.A.; Jacobsen, B.J., 2016. Integrated management of *Fusarium* crown rot of wheat using fungicide seed treatment, cultivar resistance, and induction of systemic acquired resistance (SAR). *Biological Control*, 92: 153-163. [Texte intégral](#)
- Narusaka, M.; Minami, T.; Iwabuchi, C.; Hamasaki, T.; Takasaki, S.; Kawamura, K.; Narusaka, Y., 2015. Yeast cell wall extract induces disease resistance against bacterial and fungal pathogens in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica* crop. *Plos One*, 10 (1): 14. [Texte intégral](#)
- Naznin, H.A.; Kiyohara, D.; Kimura, M.; Miyazawa, M.; Shimizu, M.; Hyakumachi, M., 2014. Systemic resistance induced by volatile organic compounds emitted by plant growth-promoting fungi in *Arabidopsis thaliana*. *Plos One*, 9 (1): 10. [Texte intégral](#)
- Nechwatal, J.; Zellner, M., 2015. Potential suitability of various leaf treatment products as copper substitutes for the control of late blight (*Phytophthora infestans*) in organic potato farming. *Potato Research*, 58 (3): 261-276. [Texte intégral](#)
- O'Herlihy, E.A.; Duffy, E.M.; Cassells, A.C., 2003. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi and chitosan sprays on yield and late blight resistance in potato crops from microplants. *Folia Geobotanica*, 38 (2): 201-207. [Texte intégral](#)
- Obanor, F.O.; Walter, M.; Jones, E.E.; Jaspers, M.V., 2013. Efficacy of systemic acquired resistance inducers in olive leaf spot management. *Australasian Plant Pathology*, 42 (2): 163-168. [Texte intégral](#)
- Ojaghian, M.R.; Almoneafy, A.A.; Cui, Z.Q.; Xie, G.L.; Zhang, J.Z.; Shang, C.L.; Li, B., 2013. Application of acetyl salicylic acid and chemically different chitosans against storage carrot rot. *Postharvest Biology and Technology*, 84: 51-60. [Texte intégral](#)
- Olivieri, F.P.; Lobato, M.C.; Altamiranda, E.; Daleo, G.R.; Huarte, M.; Guevara, M.G.; Andreu, A.B., 2009. BABA effects on the behaviour of potato cultivars infected by *Phytophthora infestans* and *Fusarium solani*. *European Journal of Plant Pathology*, 123 (1): 47-56. [Texte intégral](#)
- Oostendorp, M.; Kunz, W.; Dietrich, B.; Staub, T., 2001. Induced disease resistance in plants by chemicals. *European Journal of Plant Pathology*, 107 (1): 19-28. [Texte intégral](#)
- Ovadia, A.; Biton, R.; Cohen, Y., 2000. Induced resistance to downy mildew and *Fusarium* wilt in cucurbits. *Acta Horticulturae*, 510: 55-59. [Texte intégral](#)
- Pajot, E.; Le Corre, D.; Silue, D., 2001. Phytogard (R) and DL-beta-amino butyric acid (BABA) induce resistance to downy mildew (*Bremia lactucae*) in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *European Journal of Plant Pathology*, 107 (9): 861-869. [Texte intégral](#)
- Panebianco, S.; Vitale, A.; Platania, C.; Restuccia, C.; Polizzi, G.; Cirivilleri, G., 2014. Postharvest efficacy of resistance inducers for the control of green mold on important sicilian citrus varieties. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 121 (4): 177-183. [Texte intégral](#)
- Paris, F.; Krzyzaniak, Y.; Gauvrit, C.; Jamois, F.; Domergue, F.; Joubes, J.; Ferrieres, V.; Adrian, M.; Legentil, L.; Daire, X.; Trouvelot, S., 2016. An ethoxylated surfactant enhances the penetration of the sulfated laminarin through leaf cuticle and stomata, leading to increased induced resistance against grapevine downy mildew. *Physiologia Plantarum*, 156 (3): 338-350. [Texte intégral](#)
- Perazzolli, M.; Dagostin, S.; Ferrari, A.; Elad, Y.; Pertot, I., 2008. Induction of systemic resistance against *Plasmopara viticola* in grapevine by *Trichoderma harzianum* T39 and benzothiadiazole. *Biological Control*, 47 (2): 228-234. [Texte intégral](#)
- Perazzolli, M.; Roatti, B.; Bozza, E.; Pertot, I., 2011. *Trichoderma harzianum* T39 induces resistance against downy mildew by priming for defense without costs for grapevine. *Biological Control*, 58 (1): 74-82. [Texte intégral](#)
- Percival, G.C.; Noviss, K.; Haynes, I., 2009. Field evaluation of systemic inducing resistance chemicals at different growth stages for the control of apple (*Venturia inaequalis*) and pear (*Venturia pirina*) scab. *Crop Protection*, 28 (8): 629-633. [Texte intégral](#)
- Pereira, V.F.; de Resende, M.L.V.; Monteiro, A.C.A.; Ribeiro, P.M.; Regina, M.D.; Medeiros, F.C.L., 2010. Alternative products for the protection of vine against downy mildew. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 45 (1): 25-31. [Texte intégral](#)
- Picard, K.; Ponchet, M.; Blein, J.P.; Rey, P.; Tirilly, Y.; Benhamou, N., 2000. Oligandrin. A proteinaceous molecule produced by the mycoparasite *Pythium oligandrum* induces resistance to *Phytophthora parasitica* infection in tomato plants. *Plant Physiology*, 124 (1): 379-395. [Texte intégral](#)
- Reuveni, M.; Sheglov, D.; Cohen, Y., 2003. Control of moldy-core decay in apple fruits by beta-aminobutyric acids and potassium phosphites. *Plant Disease*, 87 (8). [Texte intégral](#)
- Reuveni, M.; Zahavi, T.; Cohen, Y., 2001. Controlling downy mildew (*Plasmopara viticola*) in field-grown grapevine with beta-aminobutyric acid (BABA). *Phytoparasitica*, 29 (2): 125-133. [Texte intégral](#)
- Roberts, P.D.; Momol, M.T.; Ritchie, L.; Olson, S.M.; Jones, J.B.; Balogh, B., 2008. Evaluation of spray programs containing famoxadone plus cymoxanil, acibenzolar-S-methyl, and *Bacillus subtilis* compared to copper sprays for management of bacterial spot on tomato. *Crop Protection*, 27 (12): 1519-1526. [Texte intégral](#)
- Romanazzi, G.; Mancini, V.; Feliziani, E.; Servili, A.; Endeshaw, S.; Neri, D., 2016. Impact of alternative fungicides on grape downy mildew control and vine growth and development. *Plant Disease*, 100 (4): 739-748. [Texte intégral](#)
- Romanazzi, G.; Murolo, S.; Feliziani, E., 2013. Effects of an innovative strategy to contain grapevine Bois noir: field treatment with resistance inducers. *Phytopathology*, 103 (8): 785-791. [Texte intégral](#)

- Sanchez, L.; Courteaux, B.; Hubert, J.; Kauffmann, S.; Renault, J.H.; Clement, C.; Baillieul, F.; Dorey, S., 2012. Rhamnolipids elicit defense responses and induce disease resistance against biotrophic, hemibiotrophic, and necrotrophic pathogens that require different signaling pathways in *Arabidopsis* and highlight a central role for salicylic acid. *Plant Physiology*, 160 (3): 1630-1641. [Texte intégral](#)
- Scortichini, M., 2014. Field efficacy of chitosan to control *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*, the causal agent of kiwifruit bacterial canker. *European Journal of Plant Pathology*, 140 (4): 887-892. [Texte intégral](#)
- Scortichini, M.; Liguori, R., 2003. Integrated management of bacterial decline of hazelnut, by using Bion as an activator of systemic acquired resistance (SAR). In: Iacobellis, N.S.; Collmer, A.; Hutcheson, S.W.; Mansfield, J.W.; Morris, C.E.; Murillo, J.; Schaad, N.W.; Stead, D.E.; Surico, G., eds. *Pseudomonas Syringae and Related Pathogens: Biology and Genetics*. Dordrecht: Springer, 483-487.
- Sharathchandra, R.G.; Raj, S.N.; Shetty, N.P.; Amruthesh, K.N.; Shetty, H.S., 2004. A Chitosan formulation Elexa™ induces downy mildew disease resistance and growth promotion in pearl millet. *Crop Protection*, 23 (10): 881-888. [Texte intégral](#)
- Sharma, K.; Butz, A.F.; Finckh, M.R., 2010. Effects of host and pathogen genotypes on inducibility of resistance in tomato (*Solanum lycopersicum*) to *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology*, 59 (6): 1062-1071. [Texte intégral](#)
- Silue, D.; Pajot, E.; Cohen, Y., 2002. Induction of resistance to downy mildew (*Peronospora parasitica*) in cauliflower by DL-beta-amino-n-butanoic acid (BABA). *Plant Pathology*, 51 (1): 97-102. [Texte intégral](#)
- Slaughter, A.R.; Hamiduzzaman, M.M.; Gindro, K.; Neuhaus, J.M.; Mauch-Mani, B., 2008. Beta-aminobutyric acid-induced resistance in grapevine against downy mildew: involvement of pterostilbene. *European Journal of Plant Pathology*, 122 (1): 185-195. [Texte intégral](#)
- Sofi, T.A.; Beig, M.A.; Dar, G.H.; Ahangar, F.A.; Hamid, A., 2013. Virulence variation in *Alternaria mali* (Roberts) and evaluation of systemic acquired resistance (SAR) activators for the management of *Alternaria* leaf blotch of apple. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 25 (3): 196-204. [Texte intégral](#)
- Soylu, S.; Baysal, O.; Soylu, E.M., 2003. Induction of disease resistance by the plant activator, acibenzolar-S-methyl (ASM), against bacterial canker (*Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*) in tomato seedlings. *Plant Science*, 165 (5): 1069-1075. [Texte intégral](#)
- Sparla, F.; Rotino, L.; Valgimigli, M.C.; Pupillo, P.; Trost, P., 2004. Systemic resistance induced by benzothiadiazole in pear inoculated with the agent of fire blight (*Erwinia amylovora*). *Scientia Horticulturae*, 101 (3): 269-279. [Texte intégral](#)
- Spinelli, F.; Andreotti, C.; Sabatini, E.; Costa, G.; Spada, G.; Ponti, I.; Geider, K., 2006. Chemical control of fire blight in pear: Application of prohexadione-calcium, Acibenzolar-S-Methyl, and copper preparations *in vitro* and under field conditions. *Acta Horticulturae*, 704: 233-238. [Texte intégral](#)
- Steimetz, E.; Trouvelot, S.; Gindro, K.; Bordier, A.; Poinssot, B.; Adrian, M.; Daire, X., 2012. Influence of leaf age on induced resistance in grapevine against *Plasmopara viticola*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 79: 89-96. [Texte intégral](#)
- Sultana, F.; Hossain, M.M.; Kubota, M.; Hyakumachi, M., 2008. Elicitation of systemic resistance against the bacterial speck pathogen in *Arabidopsis thaliana* by culture filtrates of plant growth-promoting fungi. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 30 (2): 196-205. [Texte intégral](#)
- Takenaka, S.; Tamagake, H., 2009. Foliar spray of a cell wall protein fraction from the biocontrol agent *Pythium oligandrum* induces defence-related genes and increases resistance against *Cercospora* leaf spot in sugar beet. *Journal of General Plant Pathology*, 75 (5): 340-348. [Texte intégral](#)
- Tally, E.; Oostendorp, M.; Lawton, K.; Staub, T.; Bassi, B., 1999. Commercial development of elicitors of induced resistance to pathogens. In: Agrawal, A.A.; Tuzun, S.; Bent, E., eds. *Induced plant defenses against pathogens and herbivores: biochemistry, ecology, and agriculture*. APS Press, 357-369.
- Thuerig, B.; Binder, A.; Boller, T.; Guyer, U.; Jimenez, S.; Rentsch, C.; Tamm, L., 2006. An aqueous extract of the dry mycelium of *Penicillium chrysogenum* induces resistance in several crops under controlled and field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 114 (2): 185-197. [Texte intégral](#)
- Tosun, N.; Karabay, N.U.; Turkusuay, H.; Aki, C.; Turkan, I.; Schading, R.L., 2003. The effect of Harpin(Ea) as plant activator in control of bacterial and fungal diseases of tomato. *Acta Horticulturae*, 613: 251-254. [Texte intégral](#)
- Trouvelot, S.; Varnier, A.L.; Allegre, M.; Mercier, L.; Baillieul, F.; Arnould, C.; Gianinazzi-Pearson, V.; Klarzynski, O.; Joubert, J.M.; Pugin, A.; Daire, X., 2008. A beta-1,3 glucan sulfate induces resistance in grapevine against *Plasmopara viticola* through priming of defense responses, including HR-like cell death. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21 (2): 232-243. [Texte intégral](#)
- Trueman, C.L., 2015. Copper alternatives for management of bacterial Spot (*Xanthomonas gardneri*) and bacterial speck (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*) in processing tomatoes. *Acta Horticulturae*, 1069: 243-249. [Texte intégral](#)
- Val, F.; Desender, S.; Bernard, K.; Potin, P.; Hamelin, G.; Andrivon, D., 2008. A culture filtrate of *Phytophthora infestans* primes defense reaction in potato cell suspensions. *Phytopathology*, 98 (6): 653-658. [Texte intégral](#)
- Vallad, G.E.; Cooperband, L.; Goodman, R.M., 2003. Plant foliar disease suppression mediated by composted forms of paper mill residuals exhibits molecular features of induced resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 63 (2): 65-77. [Texte intégral](#)
- van Aubel, G.; Buonatesta, R.; Van Cutsem, P., 2014. COS-OGA: A novel oligosaccharidic elicitor that protects grapes and cucumbers against powdery mildew. *Crop Protection*, 65: 129-137. [Texte intégral](#)
- van der Wolf, J.M.; Michta, A.; van der Zouwen, P.S.; de Boer, W.J.; Davelaar, E.; Stevens, L.H., 2012. Seed and leaf treatments with natural compounds to induce resistance against *Peronospora parasitica* in *Brassica oleracea*. *Crop Protection*, 35: 78-84. [Texte intégral](#)
- Van Hemelrijck, W.; Hauke, K.; Creemers, P.; Mery, A.; Joubert, J.M., 2013. Efficacy of a new oligosaccharide active against scab on apple. *Acta Horticulturae*, 1009: 45-52. [Texte intégral](#)
- Vergnes, S.; Ladouce, N.; Fournier, S.; Ferhout, H.; Attia, F.; Dumas, B., 2014. Foliar treatments with *Gaultheria procumbens* essential oil induce defense responses and resistance against a fungal pathogen in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 5: 8. [Texte intégral](#)

- Walters, D.R.; Havis, N.D.; Paterson, L.; Taylor, J.; Walsh, D.J.; Sablou, C., 2014. Control of foliar pathogens of spring barley using a combination of resistance elicitors. *Frontiers in Plant Science*, 5: 9. [Texte intégral](#)
- Wang, K.T.; Liao, Y.X.; Cao, S.F.; Di, H.T.; Zheng, Y.H., 2015. Effects of benzothiadiazole on disease resistance and soluble sugar accumulation in grape berries and its possible cellular mechanisms involved. *Postharvest Biology and Technology*, 102: 51-60. [Texte intégral](#)
- Wang, Y.; Liu, J.H., 2012. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates occurrence of citrus canker in susceptible navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck). *Journal of Plant Physiology*, 169 (12): 1143-1149. [Texte intégral](#)
- Wang, Y.L.; Li, B.; Chen, X.; Shi, Y.; Zhou, Q.; Qiu, H.; Ibrahim, M.; Xie, G.L.; Sun, G.C., 2012. Effect of chitosan on seed germination, seedling growth and the clubroot control in Chinese cabbage. *Journal of Food Agriculture & Environment*, 10 (3-4): 673-675. [Texte intégral](#)
- Warabieda, W.; Markiewicz, M.; Wojcik, D.; Pulawska, J., 2015. Mutual relations between jasmonic acid and acibenzolar-S-methyl in the induction of resistance to fire blight in apple trees. *Journal of Plant Pathology*, 97 (1): 99-108. [Texte intégral](#)
- Worrall, D.; Holroyd, G.H.; Moore, J.P.; Glowacz, M.; Croft, P.; Taylor, J.E.; Paul, N.D.; Roberts, M.R., 2012. Treating seeds with activators of plant defence generates long-lasting priming of resistance to pests and pathogens. *New Phytologist*, 193 (3): 770-778. [Texte intégral](#)
- Yan, F.J.; Xu, S.X.; Chen, Y.S.; Zheng, X.D., 2014. Effect of rhamnolipids on *Rhodotorula glutinis* biocontrol of *Alternaria alternata* infection in cherry tomato fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 97: 32-35. [Texte intégral](#)
- Yao, H.J.; Tian, S.P., 2005. Effects of pre- and post-harvest application of salicylic acid or methyl jasmonate on inducing disease resistance of sweet cherry fruit in storage. *Postharvest Biology and Technology*, 35 (3): 253-262. [Texte intégral](#)
- Yigit, F., 2011. Acibenzolar-S-methyl induces lettuce resistance against *Xanthomonas campestris* pv. *vilians*. *African Journal of Biotechnology*, 10 (47): 9606-9612. [Texte intégral](#)
- Yogev, A.; Raviv, M.; Hadar, Y.; Cohen, R.; Wolf, S.; Gil, L.; Katan, J., 2010. Induced resistance as a putative component of compost suppressiveness. *Biological Control*, 54 (1): 46-51. [Texte intégral](#)
- Zeneli, G.; Krokene, P.; Christiansen, E.; Krekling, T.; Gershenzon, J., 2006. Methyl jasmonate treatment of mature Norway spruce (*Picea abies*) trees increases the accumulation of terpenoid resin components and protects against infection by *Ceratocystis polonica*, a bark beetle-associated fungus. *Tree Physiology*, 26 (8): 977-988. [Texte intégral](#)
- Zhang, S.J.; Yang, X.; Sun, M.W.; Sun, F.; Deng, S.; Dong, H.S., 2009. Riboflavin-induced priming for pathogen defense in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 51 (2): 167-174. [Texte intégral](#)
- Zhou, Y.H.; Zhang, L.; Zeng, K.F., 2016. Efficacy of *Pichia membranaefaciens* combined with chitosan against *Colletotrichum gloeosporioides* in citrus fruits and possible modes of action. *Biological Control*, 96: 39-47. [Texte intégral](#)
- Zhu, F.; Chen, J.J.; Xiao, X.; Zhang, M.F.; Yun, Z.; Zeng, Y.L.; Xu, J.; Cheng, Y.J.; Deng, X.X., 2016. Salicylic acid treatment reduces the rot of postharvest citrus fruit by inducing the accumulation of H₂O₂, primary metabolites and lipophilic polymethoxylated flavones. *Food Chemistry*, 207: 68-74. [Texte intégral](#)
- Zine, H.; Rifai, L.A.; Faize, M.; Smaili, A.; Makroum, K.; Belfaiza, M.; Kabil, E.; Koussa, T., 2016. Duality of acibenzolar-S-methyl in the inhibition of pathogen growth and induction of resistance during the interaction tomato/*Verticillium dahliae*. *European Journal of Plant Pathology*, 145 (1): 61-69. [Texte intégral](#)

Annexe

Tableau 2.5-A1. Sélection d'articles représentatifs ou d'intérêt particulier

¹ Voir la liste des références bibliographiques citées, pages précédentes

² Ch : champ. Ser : serre. Cons : conservation.

³ P : pulvérisation. A : arrosage. I : injection dans le tronc. TG : trempage des graines. Inf : infiltration. Tremp. : trempage plantule

⁴ + : < 50% ; ++ : 50 à 80% ; +++ : > 80%

⁵ pdt : pomme de terre.

⁶ BTH : benzothiadiazole ; ASM : Acibenzolar-S-methyl

⁷ BABA : acide β -aminobutyrique

⁸ TT : traitement

a. Composés de synthèse

Composé	Référence ¹	Type-mode action	Plante - pathogène	Type essai ²	Appli-cation ³	Efficacité ⁴	Commentaire
Sels d'acide phosphoreux	(Becot <i>et al.</i> , 2000)	Fongicide + éliciteur	Chou - mildiou	Serre	P	+++	Produit commercial
	(Pajot <i>et al.</i> , 2001)		Laitue - mildiou	Serre	P	+++	idem
	(Reuveni <i>et al.</i> , 2003)		Pomme - <i>Alternaria</i>	Labo	P	+++	
	(Mayton <i>et al.</i> , 2008)		Pdt ⁵ - mildiou	Cons.	P	+++	Sur tubercules en cons.
	(Percival <i>et al.</i> , 2009)		Pomme - tavelure	Champ	P	+	
	(Pereira <i>et al.</i> , 2010)		Vigne - mildiou	Champ	P	+++	Effet si TT ⁸ répétés (3x)
	(Dagostin <i>et al.</i> , 2011)		Vigne - mildiou	Champ	P	+++	
	(Lobato <i>et al.</i> , 2011)		Pdt - mildiou	Cons.	P	++ ?	Sur tubercules en cons.
	(Acimovic <i>et al.</i> , 2014)		Pomme - feu bactérien	Champ	I	++ ?	
	(Gilardi <i>et al.</i> , 2014a; b)		Tomate - <i>Phytophthora. nicot.</i>	Serre	A	+++	Efficacité sels > Fosetyl
	(Acimovic <i>et al.</i> , 2015)		Pomme - feu bactérien	Champ	I	++	
	Benzothiadiazole (BTH ou ASM) ⁶		(Brisset <i>et al.</i> , 2000)	hormonal	Pomme - feu bactérien	Serre	P
(Baysal and Zeller, 2004)		Pomme - feu bactérien	Serre		P	++	
(Buban <i>et al.</i> , 2002)		Poire - feu bactérien	Champ		P	+	
(Eikemo <i>et al.</i> , 2003)		Fraise - <i>Phytophthora</i>	?		P	+	
(Scortichini and Liguori, 2003)		Noisette - <i>Pseudomonas</i>	Champ		P	+	
(Soylu <i>et al.</i> , 2003)		Tomate - <i>Clavibacter</i>	Serre		?	++	
(Baysal and Zeller, 2004)		Pomme - feu bactérien	Serre		P	++	
(Sparla <i>et al.</i> , 2004)		Poire - feu bactérien	Champ		P	+	Fruits verts, + effic que Cu
(Cao and Jiang, 2006)		Poire - maladie de conserv.	Champ		P	+	P au champ
(Hassan and Buchenauer, 2007)		Pomme - feu bactérien	?		P	+++	Synergie avec BABA
(Mazzucchi and Brunelli, 2008)		Poire - feu bactérien	Ch+cons		P	+	
(Perazzolli <i>et al.</i> , 2008)		Vigne - mildiou	Serre		P	++	
(Roberts <i>et al.</i> , 2008)		Tomate - <i>Xanthomonas</i>	Champ		P	++	Diminution Cu possible
(Amini, 2009)		Tomate - <i>Fusarium</i>	Serre		P	+ ?	Synergie Bion-fusarium avr
(Dagostin <i>et al.</i> , 2011)		Vigne - mildiou	Champ		P	++	Forte dose
(Harm <i>et al.</i> , 2011)		Vigne - mildiou	Champ		P	++	
(Yigit, 2011)		Laitue - <i>Xanthomonas</i>	Serre		P	++	
(Huang <i>et al.</i> , 2012)		Tomate - <i>Xanthomonas</i>	Champ		P	++	Pas mieux que Cu.
(Andrade <i>et al.</i> , 2013)		Tomate - <i>Pseudomonas</i>	?		P	?	
(Azami-Sardooui <i>et al.</i> , 2013)		Haricot, concombre, tomate - <i>Botrytis</i>	Serre		P	++	
(Dufour <i>et al.</i> , 2016)		Vigne - mildiou	Champ		P	++	Forte dose + phytotoxicité
(Sofi <i>et al.</i> , 2013)		Pomme - <i>Alternaria</i>	?		?	+	Efficacité selon espèce
(Cellini <i>et al.</i> , 2014)		Kiwi - <i>Pseudomonas</i>	Serre		P	+	TT répétés
(Gilardi <i>et al.</i> , 2014b)	Tomate - mildiou	Serre	P	++			

	(Acimovic <i>et al.</i> , 2015) (Harel <i>et al.</i> , 2014) (Itako <i>et al.</i> , 2015) (Trueman, 2015) (Wang <i>et al.</i> , 2015) (Warabieda <i>et al.</i> , 2015) (Johnson and Temple, 2016) (Li <i>et al.</i> , 2016) (Moya-Elizondo <i>et al.</i> 2016) (Zine <i>et al.</i> , 2016)		Pomme - feu bactérien Tomate - <i>Botrytis</i> Tomate - <i>Xanthomonas</i> Tomate - <i>Pseudomonas</i> Vigne - <i>Botrytis</i> Pomme - feu bactérien Pomme/poire - feu bactérien Citrus – Huanglongbing Blé - <i>Fusarium</i> Tomate - <i>Verticillium</i>	Champ Labo Serre Champ ? Serre Champ S et ch. Serre	I A P P P P P P	++ ? ? + ? + ou ++ ? de +à+++ + + +++	Injection tronc BTH+Cu plus efficace Effet direct + SDP
BABA ⁷	(Ovadia <i>et al.</i> , 2000) (Pajot <i>et al.</i> , 2001) (Reuveni <i>et al.</i> , 2001) (Silue <i>et al.</i> , 2002) (Baider and Cohen, 2003) (Reuveni <i>et al.</i> , 2003) (Andreu <i>et al.</i> , 2006) (Hassan and Buchenauer, 2007) (Hassan and Buchenauer, 2008) (Slaughter <i>et al.</i> , 2008) (Olivieri <i>et al.</i> , 2009) (Liljeroth <i>et al.</i> , 2010) (Marcucci <i>et al.</i> , 2010) (Sharma <i>et al.</i> , 2010) (Cohen <i>et al.</i> , 2011) (Dagostin <i>et al.</i> , 2011) (Harm <i>et al.</i> , 2011) (Almoneafy <i>et al.</i> , 2013) (Worrall <i>et al.</i> , 2012) (Hassan and Abo-Elyousr, 2013) (Obanor <i>et al.</i> , 2013) (Sofi <i>et al.</i> , 2013) (Bengtsson <i>et al.</i> , 2014) (Panebianco <i>et al.</i> , 2014) (Maldonado <i>et al.</i> , 2015) (Mongae and Moleleki, 2015) (Li <i>et al.</i> , 2016)	Stress cellulaire, priming	Cucurbitacées - mildiou Laitue - mildiou Vigne - mildiou Chou - mildiou Pdt/tomate - mildiou Pomme - <i>Alternaria alternata</i> Pdt - mildiou Poire - feu bactérien Tomate - <i>Clavibacter michigan.</i> Vigne - mildiou Pdt - mildiou Pdt - mildiou Artichaut - <i>Sclerotinia scler.</i> Tomate - mildiou Laitue - mildiou Vigne - mildiou Vigne - mildiou Tomate - <i>Ralstonia</i> Tomate - oidium Tomate - <i>Ralstonia</i> Olivier - <i>Spilocaea</i> Pomme - <i>Alternaria mali</i> Pdt - mildiou Citrus - <i>Penicillium digitatum</i> Pdt - <i>Spongospora subter.</i> Pdt - <i>Meloidogyne incognita</i> Citrus -Huanglongbing	Serre Serre Champ Serre Serre Labo, ch ? ? ? Labo Champ Labo ? ? Labo ? Champ Serre Serre Labo Labo Serre Labo Serre Labo ? ? Champ	P, A P P P, A P P P P A P P A P P TG, A Trempe. A P P ? P P P	++ ++ +++ +++ +++ ++ +++ +++ ++ ? + ? ++ +++ ? + à +++ ? ++ ++ ++ -/+ ? ++ ++ +++ ++ ++ + ? + +	Vignoble Israël Synergie avec fongicide Effet variété Ass avec BTH Syn. avec Ps. fluor. Cv devient R Réduction fongicide 25% Cv et isolat dep. Effet curatif Combinaison avec bacillus Effet sur plantule Aussi efficace que fongicide Réponse diff selon variété Effet direct TT répétés et dose forte
Prohexadione	(Buban <i>et al.</i> , 2002) (Gunen <i>et al.</i> , 2006) (Spinelli <i>et al.</i> , 2006) (Duker and Kubiak, 2011)	Régul. croissance	Poire - feu bactérien Poire - feu bactérien Pomme - feu bactérien Pomme - feu bactérien	Champ Champ Champ Ser, Ch.	P P I I	+ ++ + ++	ld antibiotique
Laminarine sulfatée	(Trouvelot <i>et al.</i> , 2008) (Steimetz <i>et al.</i> , 2012) (Paris <i>et al.</i> , 2016)	PTI ?	Vigne - mildiou ld ld	Serre Serre Serre	P P P	++ ++ ++	Effet de l'âge de la feuille Synergie avec surfactant
Lipide synthétique	(Cambiagno <i>et al.</i> , 2015)	PTI	Arabidopsis - <i>Pseudomonas</i>	Labo	inf	+	Lipide actif chez humain

b. Composés naturels

Composé	Référence	Type-mode d'action	Plante - pathogène	Type essai	Mode appli.	Efficacité	Commentaires
Acide salicylique	(Yao and Tian, 2005)	hormonal	Cerise - <i>Monilia fructigena</i>	Serre	P	?	Efficace en pré-récolte Répétition TT
	(Wang and Liu, 2012)		Oranger - <i>Xanthomonas</i>	Labo	?	?	
	(Obanor <i>et al.</i> , 2013)		Olivier - <i>Spilocaea</i>	Serre ?	P	+++	
	(Ojaghian <i>et al.</i> , 2013)		Carotte - <i>Sclerotinia scler.</i>	Serre	P	?	
	(Zhu <i>et al.</i> , 2016)		Citrus - maladies de conserv.	Serre	P	++	
MeJA + ac. arachidonique	(Il'inskaya <i>et al.</i> , 2000)	hormonal	Pdt - mildiou	Labo	F	+ ?	Synergie / rondelles de pdt
MeJA + chitosane	(Chen <i>et al.</i> , 2014)	PTI + fongicide	Tomate - <i>Alternaria</i>	Labo	P	+ ?	Synergie / fruit en conservation
Jasmonate de méthyle (MeJA)	(Yao and Tian, 2005)	hormonal	Cerise - <i>Monilia fruct.</i>	Serre	P	?	Efficace en pré-récolte
	(Krol <i>et al.</i> , 2015)		Tomate - <i>Fusarium</i>	Labo	TG	+	
	(Aleandri <i>et al.</i> , 2010)		Melon - <i>Monosporascus</i>		TG+P	+	
Acide jasmonique	(Ferraz <i>et al.</i> , 2015)		Tomate - <i>Xanthomonas</i>	Serre	P	++	
	(Warabieda <i>et al.</i> , 2015)		Pomme - <i>Erwinia amylovora</i>	Champ	P	?	
	(Worrall <i>et al.</i> , 2012)		Tomate - <i>Botrytis</i>	Labo	TG	?	
Chitosane	(Eikemo <i>et al.</i> , 2003)	PTI + fongicide	Fraisier - Phytophthora	?	P	++	Synergie avec mycorhizes Synergie avec Cu 8 g/l ! Faible dose. Combin. avec Pichia plus efficace
	(O'Herlihy <i>et al.</i> , 2003)		Pdt - mildiou	Champ	P	+	
	(Atia <i>et al.</i> , 2005)		Tomate - mildiou	Labo	P	++	
	(Aziz <i>et al.</i> , 2006)		Vigne – <i>Botrytis</i> et mildiou	Serre	P	+	
	(Badawy and Rabea, 2009)		Tomate - <i>Botrytis</i>	Serre	P	++	
	(Jayaraj <i>et al.</i> , 2009)		Carotte - <i>Alternaria</i>	Serre	P	++ ?	
	(Dagostin <i>et al.</i> , 2011)		Vigne - mildiou	Champ	P	++	
	(Maia <i>et al.</i> , 2012)		Vigne - mildiou	Serre	P	++	
	(Wang <i>et al.</i> , 2012)		Chou – <i>Pseudomonas brassic.</i>	?		?	
	(Coqueiro <i>et al.</i> , 2011)		Tomate - <i>Xanthomonas</i>	?	P	+	
	(Obanor <i>et al.</i> , 2013)		Olivier - <i>Spilocaea</i>	Serre	P	++	
	(de Jail <i>et al.</i> , 2014)		Tomate - <i>Xanthomonas</i>	Labo	P	++	
	(Scortichini, 2014)		Kiwi - <i>Pseudomonas</i>	Champ	P	++	
	(Nechwatal <i>et al.</i> , 2015)		Pdt - mildiou	Champ	P	++	
	(Romanazzi <i>et al.</i> , 2016)		Vigne - mildiou	Champ	P	+++	
	(Zhou <i>et al.</i> , 2016)		Citrus - anthracnose	?	?	++	
Oligochitosane + oligopeptine	(van Aubele <i>et al.</i> , 2014)	PTI (+ fongicide ?)	Vigne - oïdium Vigne - mildiou	Champ	P	+ / ++	Produit commercial
β-glucane	(Li <i>et al.</i> , 2014)	PTI	Pdt - mildiou	Serre	I	+	Curdane faible persistance
Laminarine (β-glucane)	(Aziz <i>et al.</i> , 2003)	PTI	Vigne - mildiou	Serre	P	++	
	(Van Hemelrijck <i>et al.</i> , 2013)		Pommier - tavelure	Champ	P	+ ?	
Extrait algue (<i>Ascophyllum</i>)	(Jayaraj <i>et al.</i> , 2008)	PTI	Carotte - <i>Alternaria</i>	Labo	P	+	
Polysaccharides d'algues	(Hernandez-Herrera <i>et al.</i> , 2014)	PTI	Tomate - <i>Alternaria</i>	Labo	P	+	Ulvanes
Oligandrine	(Picard <i>et al.</i> , 2000)	PTI	Tomate - mildiou	Labo	infiltr.	+	Sur plante décapitée
Harpine (Messenger)	(Tosun <i>et al.</i> , 2003)	PTI	Tomate - mildiou + <i>Pseudomon.</i>	Serre	P	+	Effet si TT répétés (3x)
	(Gunen <i>et al.</i> , 2006)		Poirier - feu bactérien	Champ	P	++	
	(Percival <i>et al.</i> , 2009)		Pomme - tavelure	champ	P	+	
Extrait de penicillium (Pen)	(Dong and Cohen, 2001)	PTI	Melon - <i>Fusarium</i>	Serre	A	+	
	(Thuerig <i>et al.</i> , 2006)		Vigne - mildiou	Champ	P	++	
			Tomate - mildiou		P	++	
			Pomme - tavelure		P	++	
	(Harm <i>et al.</i> , 2011)		Vigne - mildiou	Champ	P	++	
Filtrat culture PGPR	(Sultana <i>et al.</i> , 2008)	PTI	Arabidopsis - <i>Pseudomonas</i>	Labo	?	+	

Filtrat culture <i>P. infestans</i>	(Val <i>et al.</i> , 2008)	PTI	Pdt - <i>Pectobacter</i>	Labo	?	+	
Extrait <i>P. infestans</i>	(Monjil <i>et al.</i> , 2015)		Pdt - mildiou	Labo			Extrait MetOH
Fraction protéique de paroi <i>Pythium oligandrum</i>	(Takenaka and Tamagake, 2009)	PTI	Betterave - cercosporiose	Labo Champ	P	+	Prot. restent surface feuille Élicitation défense
Extraits fongiques et bactériens	(van der Wolf <i>et al.</i> , 2012)	PTI	Chou - mildiou	Serre	TG P	++ ++	Trempage graine
Extrait de paroi de levure	(Narusaka <i>et al.</i> , 2015)	IR	Arabidopsis - <i>Pseudomonas</i> et <i>Colletotrichum</i> du chou	Labo	P	+	
Harzianolide	(Cai <i>et al.</i> , 2013)	IR	Tomate - <i>Sclerotinia</i>	Labo	?	+	Métabol. de <i>T. harzianum</i>
Theobroxide	(Ahn <i>et al.</i> , 2013)		Tabac - <i>Pseudomonas</i>	Labo	Infiltr.	+	Métabol. de champignon
Acide phénylacétique	(Akram <i>et al.</i> , 2016)		Tomate - <i>Fusarium</i>	Labo	Fumig ?	+	Métabol. de <i>Bacillus</i>
COV PGPR	(Naznin <i>et al.</i> , 2014)		Arabido - <i>Pseudomonas</i>	Labo		+	Cresol et Methyl benzoate
Extrait plante rhubarbe	(Godard <i>et al.</i> , 2009)	IR + fongicide	Vigne - mildiou	Serre	P ?	++	Extraits riches en anthraquinones
Extrait de lierre	(Baysal and Zeller, 2004)	?	Pomme - feu bactérien	Serre	P	++	
Extrait plante <i>Solidago canadensis</i>	(Harm <i>et al.</i> , 2011)	IR	Vigne - mildiou	champ	P	++	
Riboflavine	(Zhang <i>et al.</i> , 2009) (Boubakri <i>et al.</i> , 2013a)	IR	Arabido - <i>Pseudomonas syr.</i> Vigne - mildiou	Labo Labo	? ?	 +++	
Thiamine	(Boubakri <i>et al.</i> , 2013b)	IR	Vigne - mildiou	Serre	P	+	
Rhamnolipides	(Dagostin <i>et al.</i> , 2011) (Sanchez <i>et al.</i> , 2012) (Yan <i>et al.</i> , 2014)	PTI + fongicide	Vigne - mildiou Arabido - mildiou Tomate - <i>Alternaria</i>	Champ Labo Labo	P P P	++ ++ ++	Efficacité au champ : faible (com. pers.) Combinaison avec levure
Surfactines	(Farace <i>et al.</i> , 2015) (Jacques, 2015; Comm. pers.)	IR	Vigne - <i>Botrytis</i> Divers	Labo Serre	? P	 ++	Lipopeptides cycliques
Acide hexanoïque	(Llorens <i>et al.</i> , 2013) (Llorens <i>et al.</i> , 2015)	IR	Citrus - <i>Alternaria</i> Citrus - <i>Xanthomonas</i>	Serre Serre	A A, P	++ ++	Rémanence 50 jours
Acide linoléïque	(Harm <i>et al.</i> , 2011)		vigne	Champ	P	++	
Hydrolysats protéiques	(Lachhab <i>et al.</i> , 2014)	IR	Vigne - mildiou	Serre	P	++	Soja et caséine
Extrait de compost	(Al-Dahmani <i>et al.</i> , 2003)	IR	Tomate - <i>Xanthomonas</i>	Champ	P	+	< ou = Bion
Silice	(Diogo and Wydra, 2007)	Renforcement paroi ?	Tomate - <i>Ralstonia</i>	Labo	A ?	++	

2.6. Isothérapie, préparations homéopathiques et préparations biodynamiques

D. Andrivon

2.6.1. Définitions et principes d'action

L'**isothérapie** est fondée sur le principe consistant à 'traiter le mal par le mal', fréquemment employé – sous diverses formes – en médecine humaine et vétérinaire (vaccination...), et parfois en santé végétale. Sa déclinaison principale en santé des plantes consiste à employer des préparations hautement diluées et dynamisées de l'agent pathogène ou de plantes/organes infectés. Ces préparations, à base d'organismes vivants ou morts (cendres résultant de l'incinération de ravageurs par exemple), sont ensuite appliquées sur les plantes à traiter par pulvérisation. D'autres formes d'isothérapie ont également été employées, parfois avec succès, en santé végétale. C'est le cas des protocoles de prémunition par des souches atténuées de virus ou d'inoculation de plants avec des souches 'hypovirulentes' de champignons (Sneh, 1998).

L'**homéopathie** repose pour sa part sur un principe voisin, mais un peu différent par la nature des principes actifs. Elle emploie de hautes dilutions d'extraits naturels (plantes, sols...) dynamisés, dont certains peuvent être fortement toxiques à dose plus forte, et exploite la désormais célèbre "mémoire de l'eau". En effet, certaines préparations homéopathiques sont tellement diluées qu'elles ne peuvent statistiquement plus contenir une seule molécule de la substance d'origine ; les tenants de cette méthode prétendent que l'activité de ces préparations proviendrait alors de la capacité de l'eau à conserver l'empreinte moléculaire de ces substances. Comme l'isothérapie, il s'agit d'une forme assez répandue de médecine "douce", en santé humaine et animale.

Les préparations biodynamiques sont un ensemble de neuf préparations (désignées 500 à 508) dont les recettes ont été décrites par le fondateur du mouvement biodynamique, R. Steiner (Tableau 2.6-1). Ces préparations, elles aussi fortement diluées, sont censées favoriser la croissance, le développement et la capacité des plantes à résister à leurs ennemis. Elles peuvent être préparées par l'agriculteur lui-même ou achetées auprès de fournisseurs spécialisés.

Tableau 2.6-1. Composition des neuf types de préparations biodynamiques (d'après Chalker-Scott, 2013)

Préparation	Ingrédients
500	Fumier de vache incubé dans une corne de vache
501	Silice issue de quartz finement broyé, mélangée à de l'eau de pluie et incubée dans une corne de vache
502	Capitules floraux d'achillée (<i>Achillea millefolium</i>) incubés dans une vessie de cerf
503	Capitules floraux de camomille (<i>Matricaria</i> sp.) fermentés dans le sol
504	Décoction / purin d'ortie (<i>Urtica</i> sp.)
505	Ecorce de chêne (<i>Quercus</i> sp.) incubé dans une boîte crânienne d'un animal domestique
506	Capitules floraux de pissenlit (<i>Taraxacum officinale</i>) incubés dans un intestin de vache
507	Extrait de fleurs de valériane (<i>Valeriana officinalis</i>)
508	Purin / décoction de prêles (<i>Equisetum arvense</i>)

Au-delà de l'aspect quelque peu surprenant du mode d'obtention de certaines de ces préparations, il faut noter que plusieurs d'entre elles, comme par exemple le purin d'ortie (504) ou de prêles (508), sont parfois employées seules dans des contextes non biodynamiques, mais qu'il est souvent difficile d'en avérer une efficacité phytosanitaire répétable dans des essais factoriels classiques (*cf. supra*, section 2.2).

2.6.2. Effets phytosanitaires

Il existe très peu de travaux scientifiques publiés, et tous le sont dans des sources 'grises' de littérature (revues techniques, rapports sommaires, pages web grand public), sur l'efficacité de l'**isothérapie** par des préparations

fortement diluées et dynamisées de tissus malades ou de l'agent pathogène lui-même. La plupart de ces sources ne différencient d'ailleurs pas clairement les procédés relevant de l'isothérapie de ceux relevant de l'homéopathie.

Si l'on se concentre sur le cas des maladies contrôlées ou visées par les traitements cupriques :

- Divers essais menés sur moniliose des fleurs d'abricotier montrent que les préparations isothérapeutiques à 2, 4, 8 et 12 DH (Décimales Hahnemanniennes) s'avèrent nocives, puisqu'elles augmentent la gravité de la maladie. Ces résultats sont issus de plusieurs années successives d'essais concordants (Ondet, 2009; Ondet and Roux, 2014).
- Un rapport d'expérimentations ponctuelles en productions maraîchères, d'un homéopathe et jardinier amateur (Berger, 2011), montre un effet neutre ou délétère du traitement isothérapeutique sur mildiou de la tomate en application curative (p. 66), de même que sur la bactériose à *Corynebacterium*. La conclusion de l'auteur (p. 67) est toutefois sensiblement différente ("il se passe quelque chose" et "des traitements ont été efficaces", alors que la plupart du temps, les plantes traitées sont mortes ou restées gravement malades), et qu'il admet volontiers que la plupart des essais ne sont pas analysables statistiquement faute de témoin ou d'effectif suffisant. Les essais rapportés ne concernent en effet que quelques plantes à chaque fois, et ont été réalisés à l'occasion de l'observation d'un début d'attaque. De ce fait, tous les traitements ont été positionnés en applications curatives plutôt que préventives.
- Un "retour d'expérience" sur céréales d'un agriculteur belge utilisant des préparations décrites comme isothérapeutiques, mais contenant également "des oligo-éléments et des extraits hydro-alcooliques" de nature et concentrations non décrites, rapporte des résultats prometteurs (Blondiaux, 2007). Toutefois, les imprécisions concernant la nature des préparations elles-mêmes interdisent d'attribuer les effets observés à la composante isothérapeutique de ces préparations. Par ailleurs, l'article signale qu'un recours à une protection chimique additionnelle se révèle parfois nécessaire.

Concernant l'**homéopathie** (hautes dilutions d'extraits végétaux – *Arnica*, *Solanum* spp – , ou minéraux – arsenic, soufre), la seule référence trouvée dans le *Web of Science* (Modolon *et al.*, 2012) ne rapporte aucun effet positif statistiquement significatif de telles préparations pour lutter contre les ravageurs de la tomate au champ, et des effets parfois délétères pour la gestion de maladies parasitaires (en particulier la septoriose des feuilles). Des résultats plus encourageants ont été obtenus dans un essai sous serre, mais cette expérimentation n'a pas été répétée et les résultats sont donc seulement indicatifs, en l'absence de confirmation ultérieure.

Un ouvrage entier, promettant "les principaux remèdes homéopathiques utilisés dans les maladies les plus communes comme par exemple, les taches noires du rosier, le mildiou de la tomate, le feu bactérien des arbres fruitiers, la cloque du pêcher, le cancer, la pourriture, la fumagine, ainsi que dans les infestations de limaces et les problèmes de croissance", a été publié récemment (Maute, 2013). Il rapporte une collection de "recettes", sans données vérifiables et testables statistiquement à partir de l'ouvrage lui-même concernant leur efficacité réelle. Il s'agit donc d'une collection d'expériences et d'observations ponctuelles, difficiles à évaluer selon les critères propres à un travail scientifique formel.

Enfin, une méta-analyse des divers essais publiés sur l'effet individuel de chacune des neuf **préparations biodynamiques** montre qu'aucune d'entre elles n'a d'activité biologiquement démontrable en expérimentation factorielle classique (Chalker-Scott, 2013). L'auteur insiste toutefois sur le fait que ces résultats globalement négatifs ne disqualifient pas l'ensemble des pratiques biodynamiques, dont l'emploi de ces préparations n'est qu'une partie : ils signent seulement le fait que l'emploi de chacune des neuf préparations biodynamiques n'apporte pas de bénéfice mesurable sur la santé des cultures. Il peut être important de noter que Steiner lui-même n'invoquait pas une démarche scientifique, mais plutôt spirituelle, à l'appui de ses pratiques : il considérait donc que celles-ci n'avaient pas besoin d'être confirmées par des essais scientifiques traditionnels, mais étaient plutôt "vraies et correctes" en tant que telles (Kirchmann, 1994). Signalons par ailleurs qu'une analyse approfondie de la composition élémentaire et microbiologique de plusieurs sources de préparation 500 a montré que cette préparation contient une population microbienne élevée (environ 2.10^8 CFU (*colony-forming units*) / g), très riche en *Bacillus* spp. (environ 90% de la microflore totale) et responsable d'une activité fermentaire importante résultant de fortes activités β -glucosidase, alcaline-phosphatase, estérase et chitinase, et d'une activité auxinique importante en conditions contrôlées vis-à-vis de plantes tests, compatible avec celle pouvant être attendue au champ aux concentrations de préparations utilisées en biodynamie (Giannattasio *et al.*, 2013). Il est donc possible que cette préparation ait une action promotrice de croissance, sans effet phytosanitaire ni impact sur la structure physique des sols.

2.6.3. Éléments de conclusion

Au vu des rares publications traitant de l'emploi phytosanitaire de préparations hautement diluées et dynamisées d'origines diverses (tissus malades, préparation homéopathiques ou biodynamiques), il est possible de conclure qu'aucune de celles testées jusqu'à présent ne semble posséder une efficacité phytosanitaire directe quelconque ; pire, certaines seraient plutôt nocives, l'application de ces préparations (en particulier celles utilisant des agents pathogènes vivants) s'apparentant à une inoculation. Ce type de préparations recèle donc un potentiel fort limité en protection des cultures.

Il faut noter également que, à l'exception peut-être des préparations biodynamiques, la plupart des essais rapportés concernent des applications curatives, et non préventives des infections. Il est donc possible que de meilleurs résultats puissent être obtenus avec des positionnements différents ; il est également possible (voire vraisemblable) que les quelques succès rapportés après applications de ces préparations tiennent soit aux conditions météorologiques particulières ayant suivi le traitement et ayant freiné les progressions épidémiques, soit aux autres pratiques (observation précoce des symptômes, intervention immédiate...) mises en œuvre par les expérimentateurs. Celles-ci sont malheureusement mal ou non documentées dans les références disponibles, imposant de conserver à cette conjecture son statut d'hypothèse.

Références bibliographiques citées

- Berger, M., 2011. Expérimentation d'isothérapies en culture maraîchère. *Cahiers de Biothérapie*, 228: 64-67. [Texte intégral](#)
- Blondiaux, M., 2007. Isothérapie : l'homéopathie pour les plantes. *Cultivar*, 608: 20-24.
- Chalker-Scott, L., 2013. The science behind biodynamic preparations: A literature review. *Horttechnology*, 23 (6): 814-819. [Texte intégral](#)
- Giannattasio, M.; Vendramin, E.; Fornasier, F.; Alberghini, S.; Zanardo, M.; Stellin, F.; Concheri, G.; Stevanato, P.; Ertani, A.; Nardi, S.; Rizzi, V.; Piffanelli, P.; Spaccini, R.; Mazzei, P.; Piccolo, A.; Squartini, A., 2013. Microbiological features and bioactivity of a fermented manure product (preparation 500) used in biodynamic agriculture. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23 (5): 644-651. [Texte intégral](#)
- Kirchmann, H., 1994. Biological dynamic farming - an occult form of alternative agriculture. *Journal of Agricultural & Environmental Ethics*, 7 (2): 173-187. [Texte intégral](#)
- Maute, C., 2013. *Homéopathie pour les plantes*. Editions Narayana, 160 p.
- Modolon, T.A.; Boff, P.; Boff, M.I.C.; Miquelluti, D.J., 2012. Homeopathic and high dilution preparations for pest management to tomato crop under organic production system. *Horticultura Brasileira*, 30 (1): 51-57. [Texte intégral](#)
- Ondet, S.J., 2009. *Monilia* sur fleurs d'abricotier et isothérapie. *Arbo Bio*, 138: 2 p. [Texte intégral](#)
- Ondet, S.J.; Roux, M., 2014. Stratégie de maîtrise du *Monilia laxa* par isothérapie sur abricotier. [Texte intégral](#)
- Sneh, B., 1998. Use of non-pathogenic or hypovirulent fungal strains to protect plants against closely related fungal pathogens. *Biotechnology Advances*, 16 (1): 1-32. [Texte intégral](#)

3. Gestion agronomique des risques phytosanitaires

S'il existe des leviers alternatifs à l'emploi de préparations cupriques pour le traitement des cultures, le chapitre précédent a montré que ces outils sont à efficacité partielle, et impliquent parfois une modification des modes de production pour pouvoir être pleinement valorisés. Par ailleurs, il existe également des méthodes de lutte indirecte pouvant être mobilisées, et jouant soit sur la disponibilité de l'inoculum (méthodes prophylactiques), soit sur la réceptivité de la culture.

3.1. Prophylaxie

L. Brun, D. Andrivon

3.1.1. Définition et principes généraux de fonctionnement

Par prophylaxie, nous entendons les mesures permettant de réduire l'inoculum primaire d'un agent pathogène et de limiter le développement de la maladie au cours de la saison. La prophylaxie repose sur trois grands objectifs : 1) éliminer les réservoirs d'inoculum dans ou à proximité des parcelles ; 2) limiter la survie de l'inoculum néanmoins présent et favoriser l'échappement vis-à-vis des infections, et 3) éviter les apports exogènes d'inoculum.

Cette section recense et analyse les méthodes de prophylaxie, en insistant sur celles potentiellement utilisables en agriculture biologique. Ainsi, les méthodes de prophylaxie faisant appel à l'emploi de produits non autorisés en AB, comme l'urée, ne seront pas présentées. Une attention particulière est portée aux essais réalisés *in situ* et pour lesquels l'expérimentation permet d'évaluer l'efficacité de la prophylaxie en termes de réduction des dégâts.

3.1.2. Méthodes prophylactiques

3.1.2.1. Éliminer les réservoirs d'inoculum de la parcelle

- *Broyage, collecte ou enfouissement des résidus infectés*

Le cas le plus connu et le mieux étudié est certainement celui de la tavelure du pommier, due au champignon ascomycète *Venturia inaequalis*. Dans les régions tempérées, l'agent pathogène se conserve en hiver essentiellement dans les feuilles mortes tombées au sol (Holb *et al.*, 2004). Au printemps suivant, à partir des pseudothèces formés dans ces feuilles mortes, des ascospores vont être projetées lors des épisodes pluvieux et causer les contaminations primaires sur feuilles et fruits (MacHardy, 1996). Diverses études ont donc exploré les possibilités de réduire ce stock d'ascospores en agissant sur la litière de feuilles au sol.

Le **broyage de la litière de feuilles** de pommiers après la chute automnale peut permettre d'accélérer sa décomposition, et ainsi de diminuer la formation des ascospores. Une étude mise en place durant trois ans et concernant huit vergers conventionnels de pommiers (variétés McIntosh et Cortland) du New Hampshire et du Maine (Nord-Est des États-Unis), et dans lesquels le broyage automnal des feuilles a été réalisé à 95% de chute, a montré que cette intervention permettait de réduire la concentration aérienne en ascospores au printemps suivant de 71% en moyenne par rapport à la modalité témoin (sans broyage), la sévérité de la tavelure sur feuilles de 79%, et l'incidence de la tavelure sur fruits de 59% (Sutton *et al.*, 2000 ; voir Tableau 3.1-1). Un travail similaire, conduit dans un verger conventionnel d'Indre et Loire (variété *Gala*), a donné des résultats très voisins. En effet, le broyage automnal de la litière de feuilles, réalisé en novembre 2007, a permis une diminution de 90% du stock d'ascospores projetables par rapport au témoin sans broyage. En fin de contamination primaire, fin juin 2008, 1,5% des feuilles étaient tavelées dans la modalité avec broyage contre 3% dans la modalité sans broyage. A la récolte, 1,5% des fruits étaient tavelés dans la modalité avec broyage contre 6,2% dans la modalité sans broyage (Loquet *et al.*, 2009).

Ces résultats s'appliquent également en situation d'agriculture biologique. Ainsi, un travail conduit en Hongrie dans deux vergers biologiques pour comparer quatre méthodes de prophylaxie couplées à un emploi limité de cuivre durant la végétation (2 applications au débourrement, puis 10 à 14 applications de soufre jusqu'en juillet/août) a confirmé l'intérêt d'une gestion automnale de la litière (Holb, 2007). Le broyage des feuilles avec un broyeur à fléau (Derre & Company®), un retrait des feuilles avec le même broyeur à fléau équipé d'un collecteur de feuilles, ou un enfouissement des feuilles par un travail du sol avec des disques ont tous permis de réduire l'incidence de la tavelure sur feuilles de rosette au printemps par rapport à la modalité sans prophylaxie – de 25 à 36% pour la modalité broyage des feuilles, de 42 à 47% pour la modalité retrait des feuilles, et de 7 à 26% pour la modalité enfouissement.

Le broyage des feuilles au sol peut être réalisé avec les broyeurs à marteau dont sont équipés les producteurs de pommes pour réaliser le broyage des branches après la taille, et ne nécessiterait donc pas d'achat d'outil supplémentaire. Cependant, l'efficacité de la prophylaxie par broyage des feuilles à l'automne dépend de la finesse de leur broyage. Par exemple, en Limousin, Bellevaux (2011) a montré qu'un broyage « grossier » des feuilles de pommier à l'automne 2002 avec un broyeur à marteau (morceaux de feuilles inférieurs à 2 cm²) réduisait la quantité d'ascospores projetées au printemps 2003 de 60%, alors qu'un broyage « fin » (morceaux de feuilles inférieurs à 8 mm²) la réduisait de 80%.

Différents auteurs ont été plus loin, en comparant en vergers commerciaux l'efficacité du broyage avec le broyeur à marteau du producteur à celle du **retrait complet des feuilles** avec un équipement spécifique. Ainsi, un essai dans un verger commercial biologique planté avec les variétés *Gala* (Galaxy 6716) et *Pinkgola*® (Leratess 7336), de la Drôme, montre que l'élimination complète des feuilles sur l'inter-rang, avec une machine Tondobalai® (Amazone, Tondobennable LGD 180) est équivalente ou supérieure au seul broyage sur l'inter-rang avec le broyeur à marteau (Chabas® FU 2.50 m) du producteur (Parveaud *et al.*, 2014). Signalons que dans cet essai, les feuilles situées sur le rang de plantation étaient enfouies par buttage avec des disques pour les deux modalités, et qu'aucun témoin sans prophylaxie n'a été conservé. Sur *Pinkgold*, par rapport au broyage hivernal (décembre), le retrait des feuilles a diminué l'incidence et la sévérité de la tavelure sur les feuilles et sur les fruits en 2012 et 2013 d'environ 25%. Sur *Gala*, une diminution équivalente sur la modalité retrait des feuilles est observée en 2013, alors que les niveaux de tavelure étaient équivalents entre les deux modalités en 2012 (Parveaud *et al.*, 2014). Une étude similaire a été conduite à Gembloux (Belgique) dans un verger de pommier de la variété *Initial* conduit en agriculture biologique (Jamar *et al.*, 2011). Durant l'automne 2009, 3 modalités ont été mises en place : un témoin sans prophylaxie, une modalité avec andainage des feuilles au sol et broyage avec un broyeur Bab-Bamps®, et une troisième modalité avec andainage des feuilles et ramassage avec le Tondobalai® Amazone complété par un enfouissement des feuilles restées sur le rang avec la machine d'enfouissement Spedo® Hatomec bvba selon le procédé proposé par Gomez *et al.* (2007). Durant le printemps 2010, un total de 8 applications à base de cuivre et/ou de soufre a été réalisé pour limiter les contaminations primaires de tavelure. Par rapport à la modalité témoin sans prophylaxie, le broyage a permis au printemps suivant une réduction de 42% des projections d'ascospores, alors que le retrait/enfouissement a permis une réduction de 75%. A la récolte en août 2010, 14% des pommes de la modalité témoin étaient tavelées contre 13% dans la modalité broyage et 4% dans la modalité retrait/ enfouissement. Cet essai montre l'importance de la gestion des feuilles situées sur le rang de plantation, qui ne peuvent pas être facilement andainées pour être broyées (Jamar *et al.*, 2011).

Des stratégies plus complexes, associant gestion prophylactique des sources d'inoculum et des adventices *via* le broyage ou l'élimination de la litière entre les rangs et le travail du sol sur le rang (buttage/débuttage par des outils à disque) ont dès lors pu être développées et validées en agriculture biologique. Cette méthode prophylactique repose essentiellement sur la gestion du stock de feuilles tombées sur le rang, grâce à la rigole créée au pied les arbres lors du débottage. Les feuilles tombant dans cette rigole sont enfouies à l'automne par un buttage, celles présentes sur l'inter-rang étant retirées de la parcelle à l'aide d'une ramasseuse à feuilles. Cet itinéraire permet de réduire la concentration aérienne en ascospores de 95% par rapport à la modalité sans prophylaxie (Brun *et al.*, 2005; Gomez *et al.*, 2007). Associée à une protection phytosanitaire en végétation (une application de cuivre (2,5 kg/ha de cuivre métal) au débourrement, puis 8 à 12 applications de soufre), la prophylaxie conduite de cette manière permet de réduire le nombre de taches par fruit à la récolte d'environ 70% quelle que soit la pression de maladie (Brun *et al.*, 2005; Gomez *et al.*, 2007).

Une stratégie similaire est préconisée pour contrôler les épidémies d'**anthracnose du noyer**, due à l'ascomycète *Gnomonia leptostyla*. Ce parasite hiverne dans les feuilles contaminées tombées au sol. Au printemps, les périthèces formés dans ces feuilles mortes vont libérer des ascospores responsables des contaminations primaires sur feuilles.

Pour réduire l'inoculum primaire, l'enfouissement des feuilles mortes ou leur broyage pour accélérer leur décomposition est une pratique fortement conseillée (Senura, 2005).

Il est curieux de constater que la prophylaxie par ramassage des feuilles tombées au sol ne soit pas en revanche préconisée, ou tout du moins évaluée scientifiquement, dans le cas du **mildiou de la vigne**. En effet, alors que les oospores présentes dans cette litière de feuilles sont reconnues comme étant les principales sources d'inoculum primaire initiant les épidémies de mildiou (Rossi and Caffi, 2012; Rumbou and Gessler, 2007), une recherche sur le Web of Science n'a fourni aucun article concernant l'évaluation du ramassage des feuilles en prévention des infections, y compris dans les synthèses les plus récentes (Pertot *et al.*, 2017). L'essentiel des travaux dans ce domaine porte actuellement sur la prédiction de la germination des oospores, afin de positionner les premiers traitements aux périodes adéquates (par exemple Vercesi *et al.*, 2010).

- *Taille et élimination des résidus de culture*

Les résidus de cultures sur ou dans le sol ne sont pas les seules sources possibles d'inoculum primaire. Pour beaucoup d'espèces arbustives ou pérennes, les lésions sur rameaux ou les organes momifiés présents sur la plante durant l'hiver sont également des réservoirs majeurs.

Ainsi, l'inoculum des monilioses sur cerisier (dues à *Monilinia* spp) se conserve en hiver sous la forme de mycélium à l'intérieur des fruits momifiés, restés accrochés sur l'arbre ou tombés au sol, mais également au niveau de petits chancres sur rameaux. Au moment de la floraison des arbres fruitiers, ce mycélium produit des conidies qui peuvent contaminer les fleurs et provoquer des dessèchements de rameaux. La prophylaxie contre les monilioses consiste donc à enlever les momies et supprimer par la taille les rameaux moniliés. En Hongrie, Holb and Schnabel (2005) ont quantifié l'efficacité de cette prophylaxie durant 2 années (2003 et 2004) dans 2 vergers de cerisiers (variétés *Erdi botermo* et *Ujfehertoi fűrtös*) conduits en agriculture biologique. La prophylaxie a été réalisée chaque année en août pour repérer plus facilement les rameaux desséchés par la moniliose et les supprimer par la taille. En août, les momies présentes sur les arbres ont également été supprimées par la taille, et celles présentes au sol ont été ramassées. Lors de la floraison des cerisiers, différents itinéraires de protection fongicide selon le cahier des charges de l'agriculture biologique ont été conduits ; un témoin sans protection fongicide a été conservé. Les stratégies fongicides biologiques les plus efficaces ont consisté en 3 applications d'hydroxyde de cuivre (bouillie à 0,6% de cuivre) ou de bouillie sulfocalcique (bouillie à 1,5% de polysulfure de calcium aux stades début floraison, pleine floraison et chute des pétales). Deux semaines après la chute des pétales, dans le témoin sans traitement, on observait 28% de rameaux courts touchés par *Monilinia laxa* en l'absence de prophylaxie contre 23,3% lorsque la prophylaxie a été réalisée. Cette diminution du nombre de rameaux courts moniliés permise par la prophylaxie s'observe également dans les modalités avec protection fongicide. Il faut noter que les stratégies fongicides basées sur 3 applications de cuivre ou de polysulfure de calcium sur la floraison présentent des efficacités comparables avec, respectivement, 62% et 57% d'efficacité (Holb and Schnabel, 2005).

La forme la plus extrême de ce type de prophylaxie est l'élimination complète des plantes infectées ou mortes de la parcelle. Ces pratiques d'arrachage sont répandues dans certaines productions fruitières, comme le pêcher aux Etats-Unis (Popp and Scherm, 2002), mais font aussi partie des mesures obligatoires de lutte contre certains parasites bactériens ou viraux réglementés. C'est également une des méthodes majeures de sélection sanitaire en production de semences et plants pour les espèces à multiplication végétative, comme la pomme de terre (Boquel *et al.*, 2017). L'efficacité de ce mode de prophylaxie dépend de plusieurs facteurs, dont le taux de plantes infectées, les caractéristiques de dispersion de l'agent pathogène, mais aussi la surface concernée par la prophylaxie. Ainsi, une étude par simulation et analyse de sensibilité a montré qu'un remplacement effectif des plantes infectées couplée à l'adoption de cette stratégie dans un ensemble d'exploitations voisines permet de réduire efficacement la dispersion d'agents pathogènes en cultures pérennes, et fournit un avantage en termes de rendement (Sisterson and Stenger, 2013). La nécessité de le mettre en œuvre de manière soutenue sur des grandes surfaces le rend toutefois difficilement applicable dans le cas de maladies pour lesquelles l'inoculum provient chaque année essentiellement de l'extérieur de la parcelle, cette mesure de prophylaxie au sein de la parcelle n'ayant alors qu'un effet limité. C'est le cas par exemple pour l'Enroulement Chlorotique de l'Abricotier (ECA), maladie monocyclique à phytoplasme transmise par un insecte vecteur se contaminant dans le milieu sauvage et revenant dans le verger au début du printemps depuis son site d'hivernage. Dans un tel cas, l'arrachage des arbres malades au sein de la parcelle ne suffira pas à réduire efficacement les nouvelles contaminations (Sauvion *et al.*, 2012).

3.1.2.2. Limiter la survie des parasites

- *Application d'antagonistes*

La réduction de l'inoculum primaire peut passer, à défaut d'en retirer les sources comme vu précédemment, par une diminution du taux de survie de l'inoculum au sein de ces sources. Dans le cas de formes de conservation présentes sur des résidus de culture (litière de feuilles par exemple), une telle diminution du taux de survie peut être favorisée par l'application d'agents antagonistes (lutte biologique prophylactique). Ainsi, dans le cas de *V. inaequalis*, des essais dans un verger canadien de pommiers (variétés *McIntosh* et *Lobo*) ont montré que l'application à l'automne par pulvérisation sur la canopée, à 10% de chute des feuilles, d'une suspension de *Microsphaeropsis* sp. (identifié depuis comme *Microsphaeropsis ochracea*) diminuait significativement la quantité d'ascospores dans le verger au printemps suivant, de 71% (en 1997) à 80% (en 1998) (Carisse *et al.*, 2000). *M. ochracea* est le champignon antagoniste qui a montré le plus de potentiel pour réduire la production d'ascospores en vergers (Vincent *et al.*, 2004). Durant les années 2005 à 2007, des essais conduits en Europe continentale (Holb, 2009) et en France (Giraud, 2008) avec un produit pré-commercial à base de *M. ochracea* n'ont toutefois pas montré d'efficacité satisfaisante en verger. Aucune homologation permettant l'utilisation de cet antagoniste en verger n'existe actuellement en France.

Encadré 3.1-1. Efficacité des différentes méthodes de prophylaxie contre la tavelure du pommier

Une assez grande diversité de méthodes prophylactiques existe, et a pu être évaluée, contre certaines des cibles principales des traitements au cuivre. Le cas le mieux documenté est certainement la tavelure du pommier, pour laquelle ces méthodes concernent à la fois la gestion des litières et la production de l'inoculum primaire, mais aussi la survie de celui-ci. Comme le montre le tableau récapitulatif suivant, ces méthodes ont une efficacité souvent considérable et permettent parfois, seules ou en complément avec d'autres composantes de l'itinéraire (cf. sections 3.2 et 3.3), de contrôler de manière très satisfaisante la tavelure sans recours au cuivre. Notons cependant que certaines des méthodes, en particulier l'application d'agents de lutte biologique pour réduire la survie de l'inoculum primaire au verger, restent aujourd'hui au stade de l'expérimentation, au moins en Europe.

Tableau 3.1-1. Résultats des essais de différentes méthodes de prophylaxie contre la tavelure du pommier

Dispositif expérimental	Technique de prophylaxie	Réduction par rapport au témoin sans prophylaxie		
		Inoculum	Incidence [ou sévérité] sur feuilles	Incidence [ou sévérité] sur fruits
Nord-Est des USA : 8 vergers conventionnels (var. <i>McIntosh</i> et <i>Cortland</i>), 3 années	Broyage des feuilles à l'automne à 95% de chute	71%	[79%]	59%
France, Indre et Loire : 1 verger conventionnel (<i>Gala</i>), année 2007-08	Broyage des feuilles à l'automne	90%	50%	76%
Hongrie : 2 vergers en AB; emploi de cuivre limité à 2 applications au débourrement	Broyages des feuilles		26 à 36%	
	Retrait des feuilles		42 à 47%	
	Enfouissement des feuilles		7 à 26%	
	Bâches plastique au sol		56 à 69%	
France : verger en AB; 1 application de cuivre au débourrement	Enfouissement des feuilles sur le rang / retrait sur l'inter-rang	95%	40 à 70% [61 à 67%]	55 à 83% [68 à 73%]
France, Limousin	Broyage "grossier" des feuilles	60%		
	Broyage "fin" des feuilles	80%		
Belgique : verger en AB (<i>Initial</i>), 2 années	Andainage et broyage des feuilles	42%		13%
	Andainage et retrait des feuilles, enfouissement sur le rang	75%		74%
Canada : 2 variétés, 2 années	Pulvérisation d'antagoniste (<i>M. ochracea</i>) sur la canopée en automne	71 à 80%		
Allemagne : 4 vergers en AB (<i>Jonagold</i>), 4 années (2011-2014)	Pulvérisation de vinasse de betterave sur la canopée en automne	44 à 70%	18 à 49%	7 à 88%

- *Accélération de la décomposition des litières infectées*

Les feuilles de litière constituent souvent le support nutritif des formes de conservation des parasites. Dès lors, accélérer leur décomposition par apport de matières riches en azote, comme la vinasse de betterave, peut permettre de limiter la formation de l'inoculum primaire pour la saison suivante. Dans des essais sur quatre vergers de pommiers (variété *Jonagold*) de la région du lac de Constance, la pulvérisation sur le feuillage d'un produit de vinasse de betterave (Team-F vinasse) à la concentration de 25% au début de la chute des feuilles a permis, sur quatre années d'essais (2011-2014), une réduction de 44 à 70% de la production d'ascospores par rapport à la modalité sans vinasse. Par suite, des réductions de 18 à 49% (en moyenne 39%) de l'incidence de la tavelure sur feuilles, et de 7 à 88% (en moyenne 39%) de l'incidence sur fruits ont été observées dans la modalité avec vinasse (Buchleither *et al.*, 2016).

- *Rotation*

En grandes cultures, et plus généralement dans les cultures annuelles, les rotations culturales sont une des sources de création et de maintien de la biodiversité dans les agroécosystèmes. Elles sont à ce titre un élément crucial de systèmes de production agroécologiques, permettant de fournir simultanément plusieurs services écosystémiques, en particulier la production de nourriture et la régulation biologique des bioagresseurs (Dias *et al.*, 2015; Gaba *et al.*, 2015). Les rotations sont également un des piliers de la gestion prophylactique des maladies, en particulier celles causées par des parasites du sol (voir par exemple Cook, 2000 ; Olle *et al.*, 2015), car elles permettent d'éviter qu'un agent pathogène présent sur les résidus de culture ou des repousses ne se retrouve en présence de sa plante hôte sur la même parcelle lors de la culture suivante. Comme pour les 'vides sanitaires' en élevage, les rotations jouent donc essentiellement non pas sur la disponibilité ou la survie de l'inoculum, mais sur l'absence de contact entre cet inoculum et un hôte sensible.

Une discussion et de nombreux exemples des bénéfices des rotations culturales pour le contrôle de maladies aériennes mais surtout telluriques sont fournies par Cook (2000). Des gains de productivité spectaculaires (ou plus exactement l'évitement de pertes de rendement très fortes en l'absence de rotations) ont ainsi pu être enregistrés tant en grandes cultures (blé – Cook, 1990 ; maïs...) qu'en cultures maraichères ou industrielles (pomme de terre) par une rotation de deux à quatre ans. Dans sa synthèse, Cook (2000) insiste également sur les modifications de pratiques (en particulier le semis sans labour) qui accompagnent fréquemment les systèmes de culture simplifiés et les rotations courtes et sur les risques associés en termes sanitaires, dus principalement à une prophylaxie moins bonne (pas d'enlèvement ou d'enfouissement des résidus infectés, retour fréquent des hôtes sensibles sur les parcelles), mais aussi à des changements dans la composition des flores pathogènes. Ainsi, les itinéraires sans labour avec des monocultures de long terme finissent par limiter les attaques de piétin échaudage du blé (phénomène dit de 'déclin'), mais déplacent le problème vers l'émergence de *Rhizoctonia cerealis*, d'importance minime dans les cultures assolées (Roget *et al.*, 1987).

En dépit de l'importance de la gestion des successions culturales, ce levier est peu mobilisé dans les systèmes de production actuels, et les perspectives pour un déploiement plus important dans les systèmes de culture semblent faibles au regard des conditions économiques qui prévalent dans les choix des agriculteurs (Wezel *et al.*, 2014). Il est par ailleurs totalement inaccessible en productions pérennes (vigne, arboriculture).

3.1.2.3. Eviter les apports exogènes d'inoculum

Cet objectif repose principalement sur la sélection sanitaire et la certification du matériel végétal destiné à la plantation. On ne saurait assez insister sur cet aspect essentiel de la prophylaxie, en particulier vis-à-vis d'affections chroniques (viroses, certaines bactérioses) et de plantes multipliées par voie végétative (plantes à tubercules, arbres fruitiers, vigne...), car, comme l'écrit très justement Cook (2000), "*il est probable que la plus belle collection d'histoires à succès en protection des plantes durant le 20^e siècle réside dans le nombre de maladies gérées ou quasiment éradiquées par la sélection sanitaire du matériel végétal planté*". Etablir des filières et des systèmes de production et de distribution de semences certifiées est donc un enjeu crucial pour le développement de systèmes intégrés de protection sanitaire, dans les pays développés comme dans les pays en développement (Thomas-Sharma *et al.*, 2016). Ils sont également une condition majeure dans l'établissement des plans de lutte obligatoire contre les parasites réglementés de quarantaine, comme par exemple *Ralstonia solanacearum* en Europe (Janse, 2012).

Les méthodes de sélection sanitaire reposent très souvent sur l'inspection visuelle des parcelles semencières et sur l'élimination des plantes visiblement atteintes (Tegg and Wilson, 2016). Cette procédure, si elle s'avère globalement satisfaisante et efficace contre de nombreux parasites, en particulier viraux et bactériens (Ioannou, 1989; Tegg and Wilson, 2016), ne permet toutefois pas d'assurer une absence de contaminations latentes, elles-mêmes sources potentielles d'infections ultérieures au champ. Ainsi, des plantes infectées par le PVY, arrachées mais laissées sur place, permettent aux pucerons vecteurs d'acquérir le virus pendant au moins sept jours après arrachage (Boquel *et al.*, 2017) ; par ailleurs, l'épuration (arrachage des plantes infectées) ne suffit pas si les lots sont chroniquement infectés ou pour des virus transmis selon le mode non persistant, comme le PVY (Davidson *et al.*, 2013; Davis *et al.*, 2009). Dans le cas des bactérioses, Tsror *et al.* (2012) rapportent que 73 à 85% des plantes issues de lots de semences certifiées mais testées positives pour la présence d'infections latentes par *Pectobacterium* et/ou *Dickeya* montraient également des symptômes au champ, ce qui souligne le rôle potentiel du plant comme source d'inoculum primaire. Dès lors, il est important de compléter l'examen visuel et l'arrachage des plantes infectées par une élimination complète de ces dernières de la parcelle, et par des tests post-récolte, en particulier avec les outils modernes de détection moléculaire, pour prévenir les risques de recontamination en cours de saison et gérer les infections latentes.

L'emploi de la sélection sanitaire et la certification des semences peut ainsi être approchée selon des principes épidémiologiques (diminution de l'inoculum primaire, limitation des dispersions et infections secondaires, gestion des vecteurs...) tant pour la construction de systèmes intégrés de maîtrise des bioagresseurs que pour la mise en œuvre des mesures de lutte obligatoires, décidées par les autorités phytosanitaires de chaque pays en matière de maîtrise des parasites réglementés (McGee, 1995). Toutefois, l'agriculture biologique tend à favoriser des marchés informels des semences (Wolfe *et al.*, 2008), basés non sur le commerce de semences homogènes et certifiées selon les règles adoptées en agriculture conventionnelle, mais plutôt sur des modes de certifications participatifs [par exemple le *Participatory Guarantee System* promu par l'IFOAM (2008)] (Barbieri and Bocchi, 2015). Il reste à établir dans quelle mesure ces systèmes alternatifs de certification et ces marchés informels des semences permettraient ou non de maintenir une haute qualité sanitaire des semences ainsi diffusées.

3.1.3. Éléments de conclusion

- La prophylaxie en protection des plantes vise trois objectifs principaux : éliminer les réservoirs d'inoculum des parcelles, limiter la survie des parasites dans l'environnement, et éviter les apports d'inoculum exogène.
- Elle repose sur des méthodes très diverses, dont l'efficacité est souvent bonne du fait de leur action préventive (en amont des épidémies) plutôt que curative (voir Encadré 3.1-1 pour l'exemple de la tavelure du pommier).
- Les méthodes visant à éliminer l'inoculum des parcelles (arrachage des plantes infectées, broyage ou enfouissement des résidus porteurs d'inoculum, taille des organes infectés) sont mises en œuvre avec succès en cultures fruitières. Elles sont en revanche peu utilisées dans d'autres productions pérennes, comme la viticulture, sans que la raison en soit évidente.
- La réduction de survie de l'inoculum peut être obtenue de plusieurs manières : apports d'éléments organiques favorisant la décomposition des litières infectées, application d'antagonistes en amont de la formation des structures de survie des parasites, rotation dans le cas de cultures annuelles. Si ces méthodes ont fait la preuve de leur efficacité, elles sont cependant peu mobilisées en pratique. Les systèmes de production biologique y ont toutefois plus volontiers recours que les systèmes conventionnels.
- La sélection sanitaire des semences est un élément capital pour une prophylaxie réussie, en particulier contre les viroses et bactérioses. Son efficacité pourrait être encore accrue en adjoignant aux contrôles visuels des tests moléculaires ou sérologiques de détection des infections latentes (présence asymptomatique du parasite). En agriculture biologique, ce levier reste toutefois discuté ou peu mobilisé, au nom de la promotion de modèles alternatifs de diffusion et de production du matériel de plantation et des ressources génétiques.

Références bibliographiques citées

- Barbieri, P.; Bocchi, S., 2015. Analysis of the alternative agriculture's seeds market sector: History and development. *Journal of Agricultural & Environmental Ethics*, 28 (4): 789-801. [Texte intégral](#)
- Bellevaux, C., 2011. Pas de litière pour la tavelure en hiver. Le broyage réduit le stock d'ascospores. *Réussir Fruits et Légumes*, 302: 40-41.
- Boquel, S.; Zhang, J.H.; Nie, X.Z., 2017. How long can rogued potato plants left in the field be a source of potato virus Y for aphids? *American Journal of Potato Research*, 94 (1): 81-87. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Gomez, C.; Dumont, E., 2005. Prophylaxie contre la tavelure du pommier. *Phytoma – La défense des végétaux*, 581: 16-18.
- Buchleither, S.; Bohr, A.; Arnegger, T.; Mayr, U., 2016. Effects of beetroot vinasse on ascospore formation and infestation of *Venturia inaequalis* in organic apple orchards. *Proceedings of the 17. International conference on organic fruit-growing 'eco.fruit'*, Hohenheim (Germany), 2016/02/15-17, 154-158. [Texte intégral](#)
- Carisse, O.; Pillion, V.; Rolland, D.; Bernier, J., 2000. Effect of fall application of fungal antagonists on spring ascospore production of the apple scab pathogen, *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*, 90 (1): 31-37. [Texte intégral](#)
- Cook, R.J., 1990. Diseases caused by root-infecting pathogens in dryland agriculture. *Advances in Soil Science*, 13: 215-239. [Texte intégral](#)
- Cook, R.J., 2000. Advances in plant health management in the twentieth century. *Annual Review of Phytopathology*, 38: 95-116. [Texte intégral](#)
- Davidson, R.D.; Houser, A.J.; Sather, K.; Haslar, R., 2013. Controlling PVY in seed: What works and what does not. *American Journal of Potato Research*, 90 (1): 28-32. [Texte intégral](#)
- Davis, J.A.; Radcliffe, E.B.; Ragsdale, D.W., 2009. Planter skips and impaired stand favors potato virus Y spread in potato. *American Journal of Potato Research*, 86 (3): 203-208. [Texte intégral](#)
- Dias, T.; Dukes, A.; Antunes, P.M., 2015. Accounting for soil biotic effects on soil health and crop productivity in the design of crop rotations. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95 (3): 447-454. [Texte intégral](#)
- Gaba, S.; Lescourret, F.; Boudsocq, S.; Enjalbert, J.; Hinsinger, P.; Journet, E.P.; Navas, M.L.; Wery, J.; Louam, G.; Malezieux, E.; Pelzer, E.; Prudent, M.; Ozier-Lafontaine, H., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development*, 35 (2): 607-623. [Texte intégral](#)
- Giraud, M., 2008. Compte rendu de réunion. Groupe de Travail National Tavelure: Ctifl, 8 p.
- Gomez, C.; Brun, L.; Chauffour, D.; Le Vallée, D.D., 2007. Effect of leaf litter management on scab development in an organic apple orchard. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 118 (1-4): 249-255. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2007. Effect of four non-chemical sanitation treatments on leaf infection by *Venturia inaequalis* in organic apple orchards. *European Journal of Horticultural Science*, 72 (2): 60-65. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2009. Fungal disease management in environmentally friendly apple production – A Review. In: Lichtfouse, E., ed. *Climate change, intercropping, pest control and beneficial microorganisms*. New York: Springer, 219-292. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J.; Heijne, B.; Jeger, M.J., 2004. Overwintering of conidia of *Venturia inaequalis* and the contribution to early epidemics of apple scab. *Plant Disease*, 88 (7): 751-757. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J.; Schnabel, G., 2005. Effect of fungicide treatments and sanitation practices on brown rot blossom blight incidence, phytotoxicity, and yield for organic sour cherry production. *Plant Disease*, 89 (11): 1164-1170. [Texte intégral](#)
- IFOAM - International Federation of Organic Agriculture Movements, 2008. Policy brief: How governments can support participatory guarantee system (PGS). [Texte intégral](#)
- Ioannou, N., 1989. Production of seed potatoes in Cyprus: the effects of roguing and planting date on the spread of potato leaf roll virus, tuber yield, and infestation by potato tuber moth. *Potato Research*, 32 (3): 331-339. [Texte intégral](#)
- Jamar, L.; Oste, S.; Tournant, L.; Wateau, K.; Lateur, M., 2011. Effet de la gestion des litières de feuilles en automne sur le développement de la tavelure du pommier en verger biologique. 4. *Conférence internationale sur les méthodes alternatives en protection des cultures. Evolution des cadres réglementaires européen et français. Nouveaux moyens et stratégies innovantes, nouveau Siècle*, Lille (France), 2011/03/08-10, 568-573.
- Janse, J.D., 2012. Review on brown rot (*Ralstonia solanacearum* race 3, biovar 2, phylotype IIB) epidemiology and control in the Netherlands since 1995: a success story of integrated pest management. *Journal of Plant Pathology*, 94 (2): 257-272. [Texte intégral](#)
- Loquet, B.; Coureau, C.; Couanon, W., 2009. Méthodes prophylactiques de lutte contre la tavelure du pommier. Eléments de méthodologie et résultats d'essai. *Infos Ctifl*, 254: 14-19.
- MacHardy, W.E., 1996. Apple Scab: Biology, epidemiology, and management. The American Phytopathology Society, St. Paul, MN., 545 p.
- McGee, D.C., 1995. Epidemiologic approach to disease management through seed technology. *Annual Review of Phytopathology*, 33: 445-466. [Texte intégral](#)
- Olle, M.; Tsahkna, A.; Tahtjarv, T.; Williams, I.H., 2015. Plant protection for organically grown potatoes - a review. *Biological Agriculture & Horticulture*, 31 (3): 147-157. [Texte intégral](#)
- Parveaud, C.-E.; Gomez, C.; Gros, C.; Asencio, P.; De Le Vallée, D.; Brun, L., 2014. Is leaf litter removal more efficient than leaf litter shredding to control apple scab ? An answer in a commercial organic orchard. *Proceedings of the 4th ISOFAR Scientific Conference. 'Building*

- Organic Bridges*, at the *Organic World Congress 2014, 13-15 Oct., Istanbul, Turkey* (eprint ID 23812). Rahmann, G. Aksoy, U., 275-278. [Texte intégral](#)
- Pertot, I.; Caffi, T.; Rossi, V.; Mugnai, L.; Hoffmann, C.; Grando, M.S.; Gary, C.; Lafond, D.; Duso, C.; Thiery, D.; Mazzoni, V.; Anfora, G., 2017. A critical review of plant protection tools for reducing pesticide use on grapevine and new perspectives for the implementation of IPM in viticulture. *Crop Protection*, 97: 70-84. [Texte intégral](#)
- Popp, J.S.; Scherm, H., 2002. IPM practices of southern states peach producers in the USA. *Acta Horticulturae*, 592: 717-724. [Texte intégral](#)
- Roget, D.K.; Venn, N.R.; Rovira, A.D., 1987. Reduction of *Rhizoctonia* root-rot of direct drilled wheat by short-term chemical fallow. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 27 (3): 425-430. [Texte intégral](#)
- Rossi, V.; Caffi, T., 2012. The role of rain in dispersal of the primary inoculum of *Plasmopara viticola*. *Phytopathology*, 102 (2): 158-165. [Texte intégral](#)
- Rumbou, A.; Gessler, C., 2007. Greek epidemics of grapevine downy mildew are driven by local oosporic inoculum: a population biology approach. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 7: 3-18. [Texte intégral](#)
- Sauvion, N.; Thébaud, G.; Marie-Jeanne, V.; Peyre, J.; Brun, L.; Labonne, G., 2012. Enroulement chlorotique de l'abricotier (ECA). *Phytoma - La défense des végétaux*, 654: 28-32.
- Senura - Station d'Expérimentation Nucicole Rhône-Alpes, 2005. L'antracnose du noyer. 6 p. [Texte intégral](#)
- Sisterson, M.S.; Stenger, D.C., 2013. Roguing with replacement in perennial crops: Conditions for successful disease management. *Phytopathology*, 103 (2): 117-128. [Texte intégral](#)
- Sutton, D.K.; MacHardy, W.E.; Lord, W.G., 2000. Effects of shredding or treating apple leaf litter with urea on ascospore dose of *Venturia inaequalis* and disease buildup. *Plant Disease*, 84 (12): 1319-1326. [Texte intégral](#)
- Tegg, R.S.; Wilson, C.R., 2016. QPCR testing seed potato tubers for pathogens - what value for potato seed certification? *Acta Horticulturae*, 1118: 117-123. [Texte intégral](#)
- Thomas-Sharma, S.; Abdurahman, A.; Ali, S.; Andrade-Piedra, J.L.; Bao, S.; Charkowski, A.O.; Crook, D.; Kadian, M.; Kromann, P.; Struik, P.C.; Torrance, L.; Garrett, K.A.; Forbes, G.A., 2016. Seed degeneration in potato: the need for an integrated seed health strategy to mitigate the problem in developing countries. *Plant Pathology*, 65 (1): 3-16. [Texte intégral](#)
- Tsrar, L.; Erlich, O.; Hazanovsky, M.; Ben Daniel, B.; Zig, U.; Lebiush, S., 2012. Detection of *Dickeya* spp. latent infection in potato seed tubers using PCR or ELISA and correlation with disease incidence in commercial field crops under hot-climate conditions. *Plant Pathology*, 61 (1): 161-168. [Texte intégral](#)
- Vercesi, A.; Toffolatti, S.L.; Zocchi, G.; Guglielmann, R.; Ironi, L., 2010. A new approach to modelling the dynamics of oospore germination in *Plasmopara viticola*. *European Journal of Plant Pathology*, 128 (1): 113-126. [Texte intégral](#)
- Vincent, C.; Rancourt, B.; Carisse, O., 2004. Apple leaf shredding as a non-chemical tool to manage apple scab and spotted tentiform leafminer. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 104 (3): 595-604. [Texte intégral](#)
- Wezel, A.; Casagrande, M.; Celette, F.; Vian, J.F.; Ferrer, A.; Peigne, J., 2014. Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34 (1): 1-20. [Texte intégral](#)
- Wolfe, M.S.; Baresel, J.P.; Desclaux, D.; Goldringer, I.; Hoad, S.; Kovacs, G.; Loschenberger, F.; Miedaner, T.; Ostergard, H.; van Bueren, E.T.L., 2008. Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica*, 163 (3): 323-346. [Texte intégral](#)

3.2. Protection physique contre les infections

L. Brun, C. Gary, D. Andrivon

3.2.1. Principes généraux de fonctionnement

L'objectif de ces méthodes de protection physique est d'induire un microclimat au niveau de la plante défavorable aux infections par l'agent pathogène, et/ou d'empêcher l'accès du parasite aux organes sensibles de la plante par la mise en place d'un obstacle infranchissable.

Nous nous intéressons dans cette section essentiellement aux bâches, utilisées soit comme couvertures anti-pluie installées au champ pour protéger les plantes pérennes de la pluie, soit comme couverture pour recouvrir des sources d'inoculum potentielles (tas de déchets de récolte ou de tri stockés à proximité immédiate des parcelles).

3.2.2. Couvertures anti-pluie

- *Modes d'action et objectifs visés*

Le principe de ces couvertures anti-pluie est de créer une barrière mécanique contre la pluie au-dessus des couverts pérennes (arboriculture ou en viticulture), permettant ainsi d'éviter le ruissellement d'eau au sein de la frondaison et de réduire les durées d'humectation des fleurs, feuilles et fruits. Ainsi, les contaminations par les agents pathogènes nécessitant une humectation prolongée du végétal peuvent être réduites. De plus, l'absence de pluie tombant directement sur le végétal diminue la dispersion de l'inoculum par éclaboussures (« splashing »).

Rappelons que la culture des plantes maraîchères et ornementales sous serre modifie de nombreux paramètres (humectation, température, hygrométrie, diminution de l'intensité lumineuse) pouvant intervenir dans le développement des agents pathogènes. En Floride, Xiao *et al.* (2001) ont comparé le développement de la pourriture des fraises (due à *Botrytis cinerea*) et de l'oïdium (dû à *Sphaerotheca macularis* f. sp. *fragariae*) en culture sous tunnel plastique et en plein champ. La durée d'humectation des feuilles et fruits est très fortement réduite sous tunnel tout au long de la saison de production, l'hygrométrie y est légèrement inférieure et la température légèrement supérieure. Une très forte réduction (d'environ 90%) de la pourriture des fraises a été observée sous les tunnels par rapport au plein champ. La modalité sans protection fongicide sous tunnel présentait moins de 2% de fruits pourris, montrant qu'il est possible, dans les conditions testées, de produire des fraises sous tunnel sans protection fongicide contre le *Botrytis*. En revanche, l'oïdium s'est plus fortement développé sur les fruits sous tunnel qu'en plein champ. Les auteurs conseillent donc l'emploi de soufre ou tout autre produit autorisé en Agriculture Biologique pour contrôler le développement de cette maladie (Xiao *et al.*, 2001).

- *Efficacité*

En Europe, les systèmes de protection anti-pluie en vergers se sont d'abord développés pour protéger les **cerises** contre l'éclatement avant récolte dû à la pluie. En France, les premières études datent de la fin des années 1990, avec des efficacités intéressantes (Arregui, 2003; 2004). En Norvège, l'installation trois à quatre semaines avant la récolte de couvertures en polyéthylène ou autre matériau imperméable, contrôlant les précipitations mais permettant le passage de la lumière, est devenue une pratique courante chez les producteurs de cerises (Borve and Stensvand, 2003). Ces auteurs ont pu montrer, sur 5 vergers de cerisiers, que l'installation de telles couvertures anti-pluie sur les périodes pluvieuses de la floraison à la récolte permettait, outre de limiter l'éclatement des fruits, de supprimer la protection fongicide et d'obtenir une récolte saine (en moyenne 3,4% de cerises pourries à la récolte, essentiellement à cause de *Monilinia laxa* et *Botrytis cinerea*). Par comparaison, les modalités non couvertes ont reçu 3 à 6 fongicides de la floraison à la récolte et présentaient en moyenne 16,5% de cerises pourries. Une société allemande, Voen®, a donc commencé à partir de 2002 la production d'un système de protection anti-pluie pour couvrir les vergers de cerisiers. En 2011, près de 800 hectares de vergers étaient protégés avec les couvertures Voen® en Allemagne et à l'étranger (Masson, 2011). Quelques producteurs français ont également franchi le pas et ont installé des systèmes de protection anti-pluie. Par exemple, un hectare de cerisiers de la variété Folfer a été protégé par le système de couverture Voen® dans le Vaucluse (Masson, 2012).

Cette technique a également été étendue en Europe à d'autres productions fruitières, en particulier celle de **pommes** :

- Une expérimentation a été conduite de 2002 à 2006 dans la région du lac de Constance sur 12 variétés de pommiers plus ou moins sensibles aux maladies. Trois modalités ont été suivies : une conduite conventionnelle raisonnée, une conduite en AB selon le règlement européen (avec usage de cuivre) et une conduite en AB avec protection physique et sans aucun emploi de produits phytosanitaires. Cette dernière modalité consistait en une protection avec une bâche plastique en arceau au-dessus des arbres, pour éviter la contamination par les champignons, prolongée par un filet sur le côté des arbres pour créer une barrière physique contre les insectes (Geipel and Kreckl, 2013). La conduite raisonnée et la conduite AB avec protection physique n'ont présenté aucun symptôme de tavelure, de maladie de la suie ou de pourriture des fruits, alors que la modalité AB sans protection physique et avec des traitements au cuivre était fortement impactée par ces maladies. L'oïdium s'est développé essentiellement dans la modalité protection physique, mais sur une seule variété. La modalité protection physique a également réduit les dégâts de grêle et les coups de soleil. Les rendements étaient supérieurs en AB sous protection physique par rapport à l'AB sans protection physique, à cause des pertes occasionnées par la tavelure malgré de multiples traitements à la bouillie bordelaise. En 2005 et 2006, les pommes sous protection physique présentaient des taux de sucre et une acidité légèrement inférieurs aux 2 autres modalités, mais n'empêchant pas la commercialisation des fruits (Geipel and Kreckl, 2013).
- Au Danemark, une expérimentation conduite en 2012 a comparé sur les variétés de pommes *Red Elstar* et *Rubens* l'efficacité d'une protection anti-pluie sur le développement des maladies. Une couverture anti-pluie sans protection fongicide installée du débourrement jusqu'à la récolte a été comparée d'une part à une modalité sans protection anti-pluie ni fongicide, et d'autre part à une modalité sans protection anti-pluie et avec fongicides (selon le cahier des charges de l'AB). Durant le printemps et l'été, la protection fongicide raisonnée par rapport au risque de contamination par la tavelure a nécessité 25 traitements (15 de soufre et 10 de bicarbonate de potassium). A la récolte, 72% (*Red Elstar*) à 95% (*Rubens*) des pommes présentaient des symptômes sévères de tavelure dans la modalité sans aucune protection, contre 2 à 11% sous les protections anti-pluie et 0 à 3% pour la modalité avec fongicides. Concernant les maladies de conservation, seulement 2% des pommes sous protection anti-pluie ont présenté des pourritures après stockage, contre 18 à 40% dans les autres modalités. L'incidence de la maladie de la suie a également été réduite pour les pommes sous les couvertures anti-pluie (Bertelsen and Lindhard Pedersen, 2014).
- En France, les bâches anti-pluie, associées aux filets anti-grêle, proposées par la société Filpack® ont été évaluées par le CTIFL en Dordogne de 2010 à 2014 sur la variété de pomme *Braeburn*, et de 2012 à 2015 sur la variété *Gala* (Zavagli *et al.*, 2016). Dans cette étude, les modalités « bâchées » et « non bâchées » n'ont reçu aucune protection fongicide. Le développement de la tavelure sous les bâches a été fortement réduit par rapport à la modalité non bâchée, sur feuilles (de 69 à 100% d'efficacité) comme sur fruits (de 91 à 100% d'efficacité). Même lors d'années à forte pression de tavelure, comme 2012 et 2013, les symptômes sur feuilles et fruits ont été très restreints, avec moins de 3% de feuilles tavelées et moins de 1% de fruits tavelés sous bâches, contre 94 à 100% de feuilles tavelées et 63 à 100% de fruits tavelés hors bâches. Un nouvel essai a été implanté en 2015 sur la variété *Pink Lady*® Rosy Glow, très sensible à la tavelure et exposée plus longtemps que la plupart des autres variétés au risque de contamination du fait d'une récolte tardive (novembre). Les premiers résultats de ce nouveau dispositif ont montré que le système de bâches Voen® protégeait mieux les feuilles et fruits de la tavelure que le système Filpack (Zavagli *et al.*, 2016). Sur les 3 variétés évaluées, la maladie des 'crottes de mouche' et la maladie de la suie ont été observées sous bâches en 2013 sur *Braeburn*, et l'oïdium s'est développé sous bâches sur *Gala* en 2014 et sous les 2 types de bâches sur *Pink Lady*® en 2015. Sur les gloeosporioses, en 2014, l'efficacité des bâches s'est montrée équivalente à celle d'une stratégie fongicide ciblée sur ces maladies de conservation dans deux vergers de producteurs, de variétés *Tentation*®Delblush et *Golden Delicious* (Zavagli *et al.*, 2016). Enfin, la coloration, le taux de sucre, la fermeté, l'acidité et la jutosité des fruits se sont révélés inférieurs sur *Braeburn* sous bâches, alors que pour *Gala* l'incidence de la bâche sur la qualité des fruits a été moindre, voire inexistante (Zavagli *et al.*, 2016).

Des observations similaires et concordantes ont été rapportées dans diverses zones de production mondiales. Ainsi, un dispositif type tunnel haut couvrant 2 rangées de pommiers (variété Alkmene) a été évalué en 2008 en Colombie Britannique (Canada). Dans cette région humide, le producteur a constaté une réduction de l'ensemble des maladies sous tunnel, et en particulier l'absence de feu bactérien, alors que le reste du verger non couvert était très touché. La maturité des fruits a été avancée de deux semaines sous tunnel, sans que la qualité des pommes ne soit modifiée (Mitham, 2008).

Plus récemment, l'effet des bâches sur l'état sanitaire a été expérimenté dans le Sud de l'Europe sur d'autres espèces fruitières, en particulier l'abricotier et le kiwi.

- Sur **abricotiers**, Brun *et al.* (2015) ont étudié dans la Drôme l'influence des protections anti-pluie (système filet et bâche anti-pluie commercialisé par Filpack®) sur le développement des maladies. Deux modalités ont été comparées sur la variété *Bergarouge* en l'absence de protection fongicide durant 2 années : une modalité avec filet anti-grêle et bâche anti-pluie installée du débourement de la végétation jusqu'à fin septembre, et une modalité sans filet ni bâche. Dans la modalité couverte, les dégâts de monilioses sur fleurs et rameaux (nombre de rameaux desséchés) ont été réduits de 26% en 2014 et de 62% en 2015. Ils restent cependant trop élevés pour envisager de se passer d'une protection fongicide complémentaire sur la fleur. Concernant la rouille, un très fort niveau de protection a été apporté par la couverture anti-pluie, avec une quasi-absence de développement de la rouille sous bâche (Brun *et al.*, 2015).
- Sur **kiwi**, un essai de protection anti-pluie a été mené en 2013 en Italie sur la variété *Hort16A*, très sensible à la bactériose due à *Pseudomonas syringae* pv *actinidiae*. Cette bactérie ayant besoin de conditions humides pour se développer, deux modalités ont été comparées de début mars à fin juin 2013 : une modalité sous couverture plastique et une modalité sous filet paragrêle laissant passer la pluie. A la fin du mois de juin, 94% des arbres étaient infectés par la bactériose sous filet, contre seulement 21% sous protection anti-pluie. De plus, la sévérité des symptômes était moindre sous couverture anti-pluie, puisque seulement 6% des arbres étaient infectés sur charpentièrre contre 44% dans la modalité non protégée de la pluie (Masson, 2014).

Dans d'autres régions du monde, des systèmes de couverture anti-pluie (*Rain-Shelter*) sont décrits et expérimentés sur **vigne** (raisin de table et de cuve). Ainsi, dans le sud du Brésil, des vignes de *Cabernet Sauvignon* cultivées en agriculture biologique sous couverture plastique ont montré une diminution de l'incidence des maladies et une augmentation des rendements par rapport aux vignes sans couverture anti-pluie. Les raisins sous couverture anti-pluie présentaient une acidité totale supérieure et une teneur en anthocyanes plus faible (Detoni *et al.*, 2007). Dans la province du Shaanxi en Chine, une étude a été menée durant deux années (2010 et 2011) sur le cépage *Cabernet Gernischet* cultivé en l'absence de protection fongicide sous couverture anti-pluie (film transparent en polyéthylène) ou non (Meng *et al.*, 2013). Sous couverture anti-pluie, une diminution de l'incidence des maladies sur feuille (essentiellement mildiou) de 61% au 15 septembre 2010 et de 72% au 15 septembre 2011 a été constatée. Les pourritures sur grappes ('anthracnose' et 'rot blanc') ont été réduites de 85 à 89%. Les auteurs se sont intéressés à la qualité des raisins pour la vinification en mesurant les teneurs en composés phénoliques dans les raisins. Ces dernières apparaissent généralement inférieures dans les raisins provenant des vignes sous protection anti-pluie. Cependant, d'autres composés peuvent s'accumuler de manière plus importante sous protection anti-pluie (Meng *et al.*, 2013). Une autre étude, menée en Chine du sud (province du Yunnan) sur raisin de table, a également montré le fort potentiel des couvertures anti-pluie pour réduire le développement des principales maladies de la vigne (Du *et al.*, 2015). Les auteurs ont comparé 3 modalités : une couverture anti-pluie installée de mi-mai à fin septembre en l'absence de protection fongicide, un témoin sans protection fongicide et sans couverture anti-pluie, et une référence sans couverture anti-pluie et avec 10 applications de fongicides sur la saison pour protéger la vigne des principales maladies. Les couvertures anti-pluie n'ont pas modifié la température au sein de la canopée, mais ont clairement diminué la durée moyenne d'humectation du feuillage, ainsi que l'hygrométrie moyenne au niveau de la canopée. Durant deux années, sous la couverture anti-pluie, la sévérité du mildiou sur grappe (dû à *Plasmopara viticola*) a été réduite en moyenne de 81% par rapport à la modalité avec protection fongicide, et de 94% par rapport au témoin sans protection fongicide. Les sévérités des pourritures sur grappe dues à *Colletotrichum gloeosporioides* et *C. petrakii* ont été réduites respectivement sous protection anti-pluie de 85% et 69% par rapport à la modalité avec protection fongicide, et de 93% et 90% par rapport au témoin sans protection fongicide. La pourriture grise sur grappe due à *Botrytis cinerea* a été réduite pour le cultivar le plus sensible sous protection anti-pluie de 54% par rapport à la modalité avec protection fongicide. En revanche, la sévérité de l'oïdium (dû à *Uncinula necator*) sur grappe était environ deux fois plus élevée sous bâche que pour le témoin sans fongicide (Du *et al.*, 2015). Sur les vignes sous couvertures anti-pluie, une augmentation des rendements, de la qualité du raisin et des revenus des producteurs par rapport aux vignes avec protection fongicide a été constatée (Du *et al.*, 2015). Enfin, une évaluation de plus longue durée (4 ans) dans la province du Liaoning montre que les bâches anti-pluie permettent de retarder en moyenne de 30 jours le début des épidémies de mildiou, et réduisent de moitié la sévérité de l'épidémie par rapport aux parcelles non bâchées (Yu *et al.*, 2017).

- *Contraintes*

Dans les différents travaux cités, les systèmes de protection anti-pluie peuvent être des prototypes réalisés par les producteurs ou les expérimentateurs, ou bien des systèmes commercialisés par des sociétés comme les systèmes Voen® (Masson, 2011) ou Filpack® (Zavagli *et al.*, 2016). La qualité de la protection anti-pluie, l'environnement physique sous cette couverture – dont l'intensité lumineuse sous la bâche –, et la résistance au vent varient certainement d'un système à l'autre.

Ces installations ont un coût non négligeable, mais elles sont très souvent couplées avec les systèmes de protection contre la grêle. De plus, des effets de protection contre les dégâts du gel sur jeunes fruits ont pu être constatés sur pommiers, permettant ainsi de maintenir un certain niveau de production sous bâche les années avec gel (Zavagli *et al.*, 2016). L'estimation de la rentabilité de ces systèmes (installation, entretien, économies réalisées et impact sur la production) apparaît donc complexe, et doit prendre en considération de nombreux paramètres dont l'influence de facteurs très régionaux (risque de gel et de grêle, région ventée ou non...).

La durée de vie de ces systèmes de couverture anti-pluie est un paramètre très important dans le calcul de leur amortissement, et nous manquons certainement de recul. Cependant, l'antériorité du système Voen® permet de disposer d'un certain recul. Les bâches des premiers vergers de cerisiers, équipés dès 2002, étaient toujours fonctionnelles en 2011, mais elles ne sont déroulées qu'un mois par an (Masson, 2011). Certaines approches couplent les couvertures anti-pluie avec des filets anti-insectes prolongeant les bâches. Ces systèmes doubles, anti-pluie et anti-insectes, ont en particulier montré une très forte efficacité contre *Drosophila suzukii* sur cerisiers (Millan, 2016), ravageur pour lequel il n'existe quasiment pas de méthode de protection en agriculture biologique. Cet exemple montre que la réflexion sur les systèmes de protection doit prendre en compte l'ensemble des bioagresseurs du verger, et doit souvent intervenir dès la plantation du verger, avec des conséquences importantes pour la conduite des arbres (en axe vertical dans cet exemple ; Masson, 2012).

3.2.3. Bâchage de sources extérieures d'inoculum

L'accumulation de matériel végétal blessé ou infecté (écarts de tri, plantes malades) à proximité des parcelles est fréquente pour des plantes comme la pomme de terre. Ces tas de déchets constituent une des sources principales d'inoculum primaire pour les cultures suivantes, en particulier pour des parasites à dispersion aérienne comme le mildiou (voir par exemple Boyd, 1974 ; Zwankhuizen *et al.*, 2000). La destruction complète de tas de gros volume étant complexe, la recommandation est de les recouvrir d'une bâche noire pour accélérer leur décomposition et éviter toute dispersion de nouvelles spores (Haccart and Dubois, 2013). Malgré son efficacité et son coût modeste, et en dépit de l'existence de dispositions réglementaires locales exposant les producteurs négligents à de lourdes sanctions (jusqu'à 6 mois d'emprisonnement et 30 000 € d'amende en Nord Pas de Calais ; Terres et Territoires, 2017), cette prescription est toutefois trop peu suivie, en culture conventionnelle comme en AB (van Bruggen *et al.*, 2016).

3.2.4. Éléments de conclusion

- Les méthodes de protection physique contre les maladies reposent essentiellement sur le déploiement de bâches, visant soit à limiter l'humidité (couvertures anti-pluie) et plus généralement à modifier le microclimat (serres et abris froids), soit à empêcher l'intrusion de parasites ou à bloquer leur dispersion dans l'environnement (bâches déployées sur tas de déchets).
- Les systèmes de couverture anti-pluie ont montré une forte efficacité pour réduire l'incidence de nombreuses maladies dont le développement nécessite une humectation prolongée du végétal. Beaucoup de ces maladies sont concernées par l'usage du cuivre en agriculture biologique (tavelure du pommier, mildiou de la vigne, bactériose du kiwi...). Dans de nombreux cas, ces protections physiques permettent une production de très bonne qualité commerciale sans recours à des applications de pesticides. Cependant, elles ne contrôlent pas, voire peuvent favoriser, d'autres maladies, moins dépendantes des conditions d'humectation du végétal, par exemple l'oïdium sur fraisiers ou sur vigne (Du *et al.*, 2015; Xiao *et al.*, 2001).

- De nombreuses études complémentaires sont encore nécessaires pour connaître l'ensemble des couples plantes-pathogènes pouvant être concernés par l'usage des couvertures anti-pluie. Nous n'avons ainsi trouvé aucune référence concernant le pêcher, culture très concernée par l'usage du cuivre en agriculture biologique, en particulier pour la protection contre la cloque.
- Malgré leur efficacité, et la possibilité de les coupler à des dispositifs supplémentaires de protection contre d'autres aléas (grêle, insectes...), la diffusion de ces systèmes dans la pratique agricole reste encore assez limitée. Le déploiement des couvertures anti-pluie, et plus généralement des méthodes de lutte physique, est en effet relativement coûteux, et impose un ajustement en conséquence des modes de conduite de la culture, mais influe aussi sur le choix variétal. C'est donc un élément qui doit nécessairement être raisonné dans des systèmes intégrés de protection, voire de production.

Références bibliographiques citées

- Arregui, M., 2003. Protection de la cerise contre l'éclatement: les couvertures anti-pluie, où en est-on? : Serfel, 34 p. [Texte intégral](#)
- Arregui, M., 2004. Couvertures anti-pluie. Une panoplie de systèmes disponibles. *Réussir Fruits & Légumes* 227: 60-61.
- Bertelsen, M.; Lindhard Pedersen, H., 2014. Preliminary results show rain roofs to have remarkable effect on diseases of apples. *Proceedings of the 16. International Conference on Organic Fruit-Growing 'eco.fruit'*, Hohenheim (Germany), 2014/02/17-19, 242-243. [Texte intégral](#)
- Borve, J.; Stensvand, A., 2003. Use of a plastic rain shield reduces fruit decay and need for fungicides in sweet cherry. *Plant Disease*, 87 (5): 523-528. [Texte intégral](#)
- Boyd, A.E.W., 1974. Sources of potato blight (*Phytophthora infestans*) in East of Scotland. *Plant Pathology*, 23 (1): 30-36. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Gros, C.; Dulais, M.; Bel, J.G.; Clauzel, G.; Mercier, V.; Chenevotot, H.; Asencio, P.; Saudreau, M.; Walser, P., 2015. Effets des bâches anti-pluie sur le développement des bioagresseurs de l'abricotier – Résultats 2014 et 2015 sur Bergarouge. *Séminaire DEPHY Ferme/Expé Arbo*, Bourg-lès-Valence (France), 2015/09/22.
- Detoni, A.M.; Clemente, E.; Fornari, C., 2007. Productivity and quality of grape 'Cabernet Sauvignon' produced in organic sistem under plastic covering. *Revista Brasileira De Fruticultura*, 29 (3): 530-534. [Texte intégral](#)
- Du, F.; Deng, W.; Yang, M.; Wang, H.; Mao, R.; Shao, J.; Fan, J.; Chen, Y.; Fu, Y.; Li, C.; He, X.; Zhu, Y.; Zhu, S., 2015. Protecting grapevines from rainfall in rainy conditions reduces disease severity and enhances profitability. *Crop Protection*, 67: 261-268. [Texte intégral](#)
- Geipel, K.; Kreckl, W., 2013. Comparaison de systèmes de conduite en verger de pommiers : intérêts d'une protection physique sans traitements phytosanitaires. *Journées Techniques Légumes & Cultures pérennes Biologiques*, Colmar (France), 2013/12/10-12, 16-20. [Texte intégral](#)
- Masson, F., 2011. Protéger ses cerises. Voien a le vent en poupe. *L'arboriculture fruitière*, 659: 26-27.
- Masson, F., 2012. Protection des cerises. Premières couvertures Voien en France. *L'arboriculture fruitière*, 667: 31-32.
- Masson, F., 2014. Des bâches anti-pluie pour lutter contre PSA. *Médiafel - Newsletter du 10/07/2014*. [Texte intégral](#)
- Meng, J.F.; Ning, P.F.; Xu, T.F.; Zhang, Z.W., 2013. Effect of rain-shelter Cultivation of *Vitis vinifera* cv. cabernet gernischet on the phenolic profile of berry skins and the incidence of grape diseases. *Molecules*, 18 (1): 381-397. [Texte intégral](#)
- Millan, M., 2016. Réseau national Expé Ecophyto CAP ReD : Evaluation multi-sites de systèmes innovants visant la réduction d'emploi des produits phytosanitaires. Bilan 2013-2016. *Rencontres phytosanitaires CTIFL/DGAL - SDQPV Fruits à noyau*, Nîmes (France) 2016/10/06.
- Mitham, P., 2008. Undercover apples. *Good Fruit Grower*, january 15th 2008. [Texte intégral](#)
- Terres et Territoires, 2017. Mildiou. Gérer les tas de déchets en début de campagne. *Site Terres et Territoire*, 03/05/2017. [Texte intégral](#)
- van Bruggen, A.H.C.; Gamliel, A.; Finckh, M.R., 2016. Plant disease management in organic farming systems. *Pest Management Science*, 72 (1): 30-44. [Texte intégral](#)
- Xiao, C.L.; Chandler, C.K.; Price, J.F.; Duval, J.R.; Mertely, J.C.; Legard, D.E., 2001. Comparison of epidemics of *Botrytis* fruit rot and powdery mildew of strawberry in large plastic tunnel and field production systems. *Plant Disease*, 85 (8): 901-909. [Texte intégral](#)
- Yu, S.Y.; Liu, C.Y.; Liang, C.H.; Zang, C.Q.; Liu, L.; Wang, H.; Guan, T.S., 2017. Effects of rain-shelter cultivation on the temporal dynamics of grape downy mildew epidemics. *Journal of Phytopathology*, 165 (5): 331-341. [Texte intégral](#)
- Zavagli, F.; Verpont, F.; Giraud, M.; Favareille, J., 2016. Réduction d'emploi des produits phytosanitaires. Couvrir les pommiers avec une bâche anti-pluie. *Infos CTIFL*, 322: 48-54.
- Zwankhuizen, M.J.; Govers, F.; Zadoks, J.C., 2000. Inoculum sources and genotypic diversity of *Phytophthora infestans* in Southern Flevoland, the Netherlands. *European Journal of Plant Pathology*, 106 (7): 667-680. [Texte intégral](#)

3.3. Conduite des plantes et des couverts

L. Brun, D. Andrivon, J. Montarry, F. Fabre, C. Gary

3.3.1. Architecture des plantes et des couverts

L'architecture des plantes et des couverts désigne la répartition topologique des organes dans l'espace, mais aussi son évolution dans le temps au fur et à mesure de la croissance et du développement des plantes. Elle est déterminée en partie par le génome de la plante, mais aussi par les modes de conduite (densité de plantes dans les couverts, taille ou éclaircissage...) qui influent fortement sur la dynamique de croissance et de développement, et sur les relations de compétition/compensation entre individus au sein des couverts (Costes *et al.*, 2013).

Un ensemble de travaux, souvent assez anciens désormais, montrent un impact parfois important de l'architecture sur le développement épidémique, tant pour des maladies aériennes (Tivoli *et al.*, 2013) que pour des maladies telluriques (voir Desgroux *et al.*, 2016 pour un exemple récent).

3.3.1.1. Génétique et architecture

Il n'est guère étonnant de constater, lors de travaux de cartographie génétique, des colocalisations souvent fortes entre *loci* gouvernant des caractères architecturaux ou développementaux (date de floraison, précocité, ramification...) et QTL de résistance partielle. Ces colocalisations, dont la causalité n'est pas toujours établie du fait de la largeur des intervalles de confiance bordant ces QTL, concernent aussi bien des traits impliqués dans des pathosystèmes aériens (par exemple Giorgetti, 2013) que racinaires (Desgroux *et al.*, 2016 ; Figure 3.3-1).

Etablir une relation de causalité derrière ces colocalisations suppose dans un premier temps de pouvoir prouver que les allèles en cause sont physiquement localisés au même endroit (effets pléiotropies), et non simplement juxtaposés à des emplacements voisins sur les chromosomes. Cela implique donc de réaliser des cartographies génétiques très fines, à haute densité de marqueurs, ce que les technologies de séquençage massif de SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) rendent désormais accessible. Une fois cette identité de localisation établie, il faudrait également pouvoir montrer, dans une approche de génétique fonctionnelle, que la modification d'un allèle conduit à un changement simultané du phénotype d'architecture et du phénotype de résistance, ce qui, à notre connaissance, n'a encore jamais pu être réalisé.

Un exercice de conception d'idéotypes architecturaux pour lutter contre les maladies aériennes de divers types de plantes (pérennes ligneuses, annuelles à croissance déterminée ou indéterminée), mené dans le cadre du projet Archidemio a montré que les types recherchés devraient posséder plusieurs caractéristiques communes : tiges peu nombreuses et plutôt hautes, surface foliaire modérée à faible, entre-nœuds longs, afin de favoriser une plus grande porosité du couvert et donc l'établissement d'un microclimat défavorable à la plupart des maladies cryptogamiques (faible durée d'humectation des feuillages, circulation d'air importante ; Andrivon *et al.*, 2013). Il s'avère que ces types sont le plus souvent ceux qui ont été contre sélectionnés dans les programmes modernes de création variétale, qui ont au contraire favorisé des types courts (tenue de tige et résistance à la verse), au feuillage abondant et à la canopée dense pour une meilleure efficacité photosynthétique et un rendement accru. La tendance récente à l'inversion de ces critères de sélection pour des variétés adaptées à une conduite agroécologique (blés plus hauts pour une meilleure compétition contre les adventices par exemple ; Drews *et al.*, 2009 ; Loyce *et al.*, 2012 ; Rolland *et al.*, 2017) prouve toutefois l'intérêt de la prise en compte, et surtout de l'exploitation, des caractéristiques architecturales des plantes et des couverts pour des systèmes à faibles intrants pesticides.

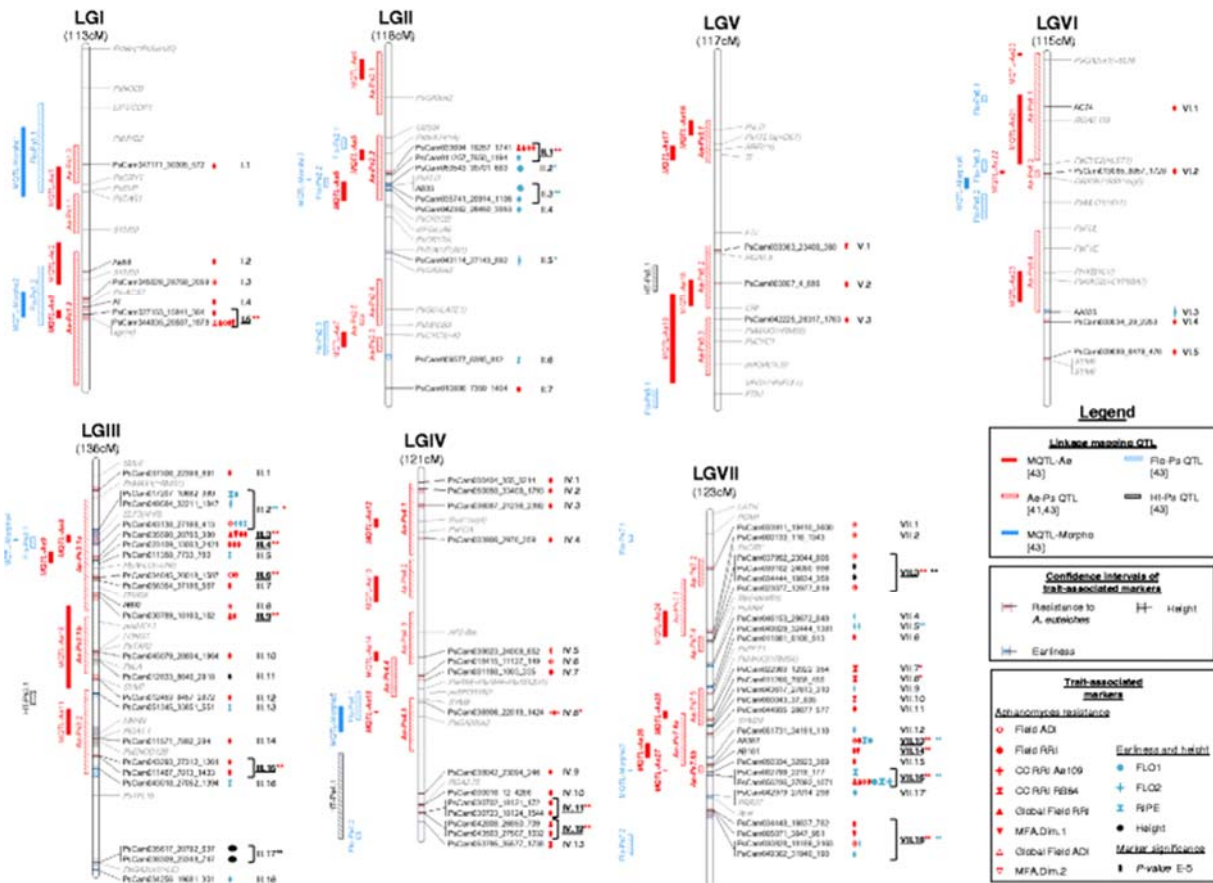


Figure 3.3-1. Un exemple d'association génétique entre *loci* impliqués dans la croissance et le développement et *loci* impliqués dans la résistance aux maladies : le cas du pathosystème pois - *Aphanomyces euteiches* (Source : Desgroux *et al.*, 2016)

3.3.1.2. Gestion de l'architecture *via* la conduite

Pour les cultures pérennes ligneuses, la densité de plantation, la vigueur obtenue par le choix du porte-greffe et l'intensité de la taille vont influencer la structure végétale au sein de la parcelle, et ainsi impacter le microclimat au sein de la frondaison des arbres -- paramètre important pour le développement de nombreuses maladies. De même, la conduite de la plante peut influencer la phénologie, la physiologie de la plante et les rythmes de croissance des pousses. Cela peut permettre par exemple de favoriser le développement d'un agent pathogène en lui permettant de disposer de jeunes feuilles sensibles plus longtemps si la croissance est prolongée en saison par les choix de conduite effectués. Enfin, la forme de la plante peut également influencer le dépôt sur les organes des *inocula*, mais aussi des produits de protection des plantes (Tivoli *et al.*, 2013).

- *Pommier*

En Hongrie, trois vergers commerciaux conduits en agriculture biologique, constitués de variétés sensibles et peu sensibles à la tavelure, et recevant trois traitements de taille différents (fortement taillé, modérément taillé et non taillé) ont été suivis pour le développement de la tavelure (Holb, 2005). Ces 3 vergers reçoivent une protection phytosanitaire fongicide à base de cuivre et de soufre. La modalité fortement taillée permet de diminuer le développement de la tavelure sur feuilles et fruits par rapport à la modalité non taillée pour toutes les variétés sur les 3 sites, et de diminuer le développement de la tavelure sur feuilles par rapport à la modalité modérément taillée. Dans cette étude, le microclimat de la canopée n'est pas affecté par l'intensité de taille. En revanche, la qualité du dépôt sur la canopée de la pulvérisation des fongicides est meilleur dans la modalité fortement taillée (Holb, 2005).

En France, dans la Drôme, deux modes de conduite de l'arbre ont été comparés pour le développement de la tavelure dans un verger de pommier de la variété sensible à la tavelure Smoothee® conduite en agriculture biologique (Simon *et al.*, 2006). La conduite en solaxe des arbres a été comparée à la conduite centrifuge des arbres.

Ce sont deux modes de conduite basés sur la formation d'un axe central de l'arbre à partir duquel partent des branches fruitières. Dans la conduite centrifuge, la suppression de tous les rameaux sur le premier quart de la branche fruitière permet la constitution d'un puits de lumière au centre de l'arbre. Ce puits de lumière associé à des extinctions artificielles de bourgeons dans la conduite centrifuge est supposé permettre d'obtenir une frondaison plus aérée, séchant plus vite après une rosée ou une pluie, et donc moins favorable au développement de la tavelure. Smoothie® étant une variété très sensible à la tavelure, la protection fongicide à base de cuivre et de soufre a été maintenue dans cet essai. Durant 2 années à forte pression tavelure, un moindre développement de la maladie sur feuilles et fruits est observé pour la conduite centrifuge durant la phase des contaminations primaires au printemps. La tavelure se développe ensuite plus rapidement en été sur la modalité centrifuge, et plus aucune différence n'est observée à la récolte des pommes. Dans la modalité de conduite centrifuge, la croissance des pousses a continué en été, entraînant la présence de jeunes feuilles sensibles à la tavelure et permettant plus facilement le développement de la phase secondaire de l'épidémie (Simon *et al.*, 2006).

- *Abricotier*

Dans les régions à hiver froid, la bactériose de l'abricotier, due à *Pseudomonas syringae*, est une maladie difficile à contrôler en agriculture biologique comme en agriculture conventionnelle. Les applications de cuivre réalisées à l'automne lors de la chute des feuilles et au débourrement au printemps n'apportent qu'une protection très partielle, et de nombreux arbres peuvent dépérir à cause de cette bactériose. En France, un essai réalisé en Ardèche sur la variété Bergeron a montré que le choix du porte-greffe, qui influence directement la vigueur et le développement du greffon, avait un rôle prédominant. La mortalité des arbres atteignait 100% pour les abricotiers greffés sur abricotier franc ou sur pêcher Higama, contre 63% sur pêcher Montclar ou pêcher GF 305, et aucun pour les abricotiers greffés sur pêcher Rubira (Edin *et al.*, 2000). La hauteur de greffage a également un rôle très important. Dans un essai implanté en Ardèche en 1994, toujours sur la variété Bergeron, Prunier *et al.* (2005) ont montré que les abricotiers greffés à 140 cm de hauteur avaient bien mieux résisté à 4 hivers à forte pression bactériose que les abricotiers greffés de manière classique à 20 cm de hauteur. En effet, 7 années après la plantation, tous les arbres greffés à 20 cm étaient morts ou très affectés par la bactériose, alors que 87% des abricotiers greffés à 140 cm étaient sains ou restaient productifs.

- *Houblon et vigne*

La pratique du 'pruning', consistant à éliminer une partie du feuillage dès le printemps, conduit à réduire la sévérité du mildiou et de l'oïdium d'un facteur 2 à 4 selon la qualité de l'effeuillage, retarde les premières infections (1 à 2 semaines) et permet donc de réduire la quantité de fongicides appliquée (Gent *et al.*, 2012). Cette pratique est proche de celle utilisée en viticulture, essentiellement contre l'oïdium et le botrytis, et qui permet en outre d'assurer un ensoleillement plus fort des grappes et de favoriser la maturation des baies (Valdes-Gomez *et al.*, 2008 ; Valdes-Gomez *et al.*, 2011).

3.3.2. Associations variétales et végétales

3.3.2.1. Principe de fonctionnement des associations végétales

La monoculture de plantes génétiquement identiques est un des piliers des systèmes de culture actuels. Or cette uniformité génétique favorise l'adaptation des agents pathogènes, et donc le développement des maladies; elle rend ainsi ces systèmes de culture fragiles, et souvent dépendants d'une protection phytosanitaire renforcée. Augmenter la diversité spatiale des résistances des plantes aux pathogènes, via la culture de mélanges variétaux ou spécifiques, est donc l'une des voies proposées pour limiter les pullulations épidémiques et renforcer la robustesse des systèmes.

Le mélange de variétés résistantes et sensibles peut en effet limiter le développement des maladies de trois manières différentes. Premièrement, la composante résistante du mélange constitue une barrière physique à la dispersion de l'inoculum entre plantes sensibles ; deuxièmement, la plante résistante réduit la multiplication du pathogène et ainsi la quantité d'inoculum disponible dans la parcelle ; et troisièmement, la présence d'un génotype avirulent du pathogène peut déclencher les mécanismes de défense des plantes qui seront efficaces ensuite sur les génotypes virulents du pathogène (Pilet *et al.*, 2006).

3.3.2.2. Efficacité en pratique

Des travaux théoriques, appuyés par le développement de modèles mécanismes d'épidémies, ont montré en particulier que l'efficacité des mélanges dépend très fortement d'une variable agrégative, nommée surface unitaire génotypique (Genotype Unit Area), c'est-à-dire la surface développée occupée de manière contiguë par un même génotype. Plus la surface génotypique unitaire est faible (mélange de très nombreux génotypes, plantes à faible surface foliaire, faible densité de plantation), plus l'efficacité attendue de l'association est forte (Mundt, 2002 ; Mundt *et al.*, 1996). Ceci explique les nombreuses études ayant montré l'efficacité de ces mélanges variétaux pour réduire les épidémies de pathogènes aériens, en particulier pour les cultures céréalières (Mundt, 2002). Par exemple, le mélange blé/orge permettrait une plus grande réduction des maladies du blé que les applications fongicides, montrant le bénéfique potentiel des mélanges spécifiques de céréales en agriculture biologique (Ratnadass *et al.*, 2012).

Au vu de l'importance de la surface génotypique unitaire dans la performance phytosanitaire des associations variétales, on pourrait penser que cette stratégie de diversification ne devrait pas présenter une très bonne efficacité pour des plantes à larges feuilles, ou pour des couverts à canopée dense (arbres fruitiers, cultures annuelles peu aérées). Cependant, diverses observations montrent que, même dans ces situations, la culture associée de variétés résistantes et sensibles peut apporter un bénéfique sanitaire mesurable. Ainsi, la culture en mélange en proportions égales de 2 variétés de pommiers -- Smoothee®, variété sensible à la tavelure, et Baujade, variété résistante à la tavelure (gène Vf) -- a permis de diminuer de 7 à 21% l'incidence de la tavelure pendant deux années (mélanges sur le rang) en l'absence de protection fongicide par rapport à la moyenne des deux variétés cultivées pures. Des mélanges en rangs alternés sont moins efficaces, ce qui démontre à nouveau l'impact de la surface génotypique unitaire. Des résultats encore meilleurs ont été observés lorsque le mélange sur le rang a été associé à une protection fongicide allégée. Dans ce cas de figure, la réduction d'incidence de la tavelure a pu atteindre 75% sur feuilles et 70% sur fruits (Didelot *et al.*, 2007). Cette observation souligne le fait que l'efficacité des mélanges augmente également lorsque la pression d'inoculum diminue.

En France, dans la Drôme, un verger de pommier conduit en agriculture biologique et ne recevant pas de protection fongicide a permis de tester le mélange sur le rang de Melrouge, variété peu sensible à la tavelure, avec Pitchounette, variété résistante à la tavelure par le gène Vf et très peu sensible à l'oïdium. Ce dispositif expérimental a confirmé l'intérêt du mélange sur le rang pour réduire l'incidence de la tavelure et de l'oïdium sur la variété Melrouge (Parisi *et al.*, 2013). Cependant, le même mélange variétal a été évalué dans le Maine-et-Loire dans une situation où la présence de souche de *V. inaequalis* virulentes vis-à-vis du gène Vf était détectée dans le verger dès 2008. Dans ce contexte de contournement de la résistance de Pitchounette, plus aucune différence d'incidence de la tavelure sur fruits n'est observée en 2009 entre le mélange sur le rang et la culture pure de Melrouge. Le mélange variétal ne semble donc plus efficace pour réduire les épidémies de tavelure lorsque les souches de *V. inaequalis* virulentes vis-à-vis de la variété résistante sont installées dans le verger (Brun *et al.*, 2014).

Des résultats assez similaires ont été observés pour le mildiou de la pomme de terre. Ainsi, des mélanges en rangs alternés de la variété sensible Bintje avec des cultivars partiellement résistants au mildiou, Charlotte et Claustar, ont permis une réduction d'environ 20 à 50% de la surface foliaire touchée par le mildiou sur cette variété, en comparaison avec des parcelles pures, dans des conditions de pression de maladie modérée (bassin rennais). Le développement du mildiou sur les variétés partiellement résistantes en mélange était légèrement supérieur au développement du mildiou sur ces mêmes variétés en culture pure, sans que les écarts ne soient très significatifs (Andrivon *et al.*, 2003). D'autres essais menés aux Etats-Unis ont pu également montrer une efficacité des associations variétales contre le mildiou, efficacité d'autant plus grande que l'infection initiale était focale plutôt que généralisée (Garrett and Mundt, 2000). Enfin, dans des conditions de très forte pression parasitaire (Quito, Equateur), l'aire sous la courbe de progression de l'épidémie de mildiou sur le cultivar sensible était réduite de 0 à 20% en mélange par rapport à la culture pure quand aucun traitement fongicide n'était appliqué, de 13 à 26% pour une application de fongicide toutes les 2 semaines, et de 32 à 53% pour une application de fongicide toutes les semaines. Cette étude montre que l'efficacité des mélanges variétaux est plus importante lorsque la pression de la maladie est moins forte (Pilet *et al.*, 2006).

3.3.2.3. Autres bénéfices attendus des associations végétales pour la gestion des résistances

La durabilité des résistances majeures peut être améliorée en introduisant de la diversité dans les cultures ; cette diversité peut être intra- ou inter-spécifique et spatiale comme temporelle. Les rotations sont efficaces pour prolonger l'efficacité de résistances ciblant des agents pathogènes telluriques (comme des champignons ou des nématodes) qui ont une faible capacité de migration. En revanche, pour les agents pathogènes avec une forte capacité de dispersion, il va falloir privilégier l'utilisation de gènes différents dans des régions géographiques différentes (Stuthman *et al.*, 2007). Les mélanges inter-spécifiques au sein d'une parcelle sont également efficaces mais ne sont généralement pas utilisés en agriculture moderne. Des variétés multilignées, c'est-à-dire des variétés constituées de géotypes phénotypiquement identiques qui présentent uniquement des gènes majeurs différents, ont été utilisées avec succès contre des rouilles des céréales (e.g. Browning and Frey, 1969). La difficulté est de sélectionner ces variétés multilignées. Les approches d'édition de gènes utilisant des systèmes comme CRISPR/Cas9 (Belhaj *et al.*, 2015) offrent la possibilité de construire de vraies lignées isogéniques au sein desquels la seule différence concerne les gènes de résistance. Cependant les approches de transgénèse sont rejetées par les consommateurs de nombreux pays (Rodewald and Trognitz, 2013) et n'ont été considérées qu'à la marge dans cette expertise.

Les mélanges variétaux sont plus simples à sélectionner et peuvent être également efficaces, comme ce fut le cas chez l'orge pour lutter contre *Blumeria graminis* en Angleterre (Wolfe and Barrett, 1980). Ils peuvent également augmenter la durabilité des résistances en réduisant la propagation des individus virulents au sein de toute la parcelle (Mundt, 2002; Smithson and Lenne, 1996). Le principal frein à l'utilisation de mélanges variétaux est l'inévitable augmentation au sein de la parcelle de la diversité au niveau de caractères agronomiques, comme la date de maturité ou la qualité de la récolte (Burdon *et al.*, 2016). Pour l'interaction entre *P. infestans* et la pomme de terre, les résultats sont plutôt variables : alors que certains essais semblent montrer que les mélanges variétaux peuvent être efficaces (Andrion *et al.*, 2003), d'autres montrent qu'ils ne le sont pas ou peu (Phillips *et al.*, 2005) ou seulement lorsque la pression de maladie est faible (Pilet *et al.*, 2006). Pour le pathosystème *V. inaequalis*-pommier, Xu *et al.* (2013) ont montré l'intérêt des mélanges variétaux associant dans un même verger des cultivars globalement sensibles mais différant néanmoins par des facteurs de résistances mineurs dans leurs fonds génétiques. La différenciation génétique (*i.e.* spécialisation) qu'impose cette diversité hôte à *V. inaequalis* est à même de réduire le risque d'émergence de souches de tavelure multi-virulentes, d'autant plus qu'elle peut se maintenir pendant plusieurs années (six années dans l'étude de Passey *et al.*, 2016).

D'autres stratégies de déploiement spatio-temporel ont été proposées mais sont difficiles à mettre en œuvre et à évaluer sur de grandes échelles spatiales et temporelles. Une étude théorique sur la dispersion de *P. infestans* montre qu'il faut mieux faire des mélanges de variétés sensibles et résistantes au sein d'un champ que des champs sensibles et des champs résistants (Skelsey *et al.*, 2010). De plus, ces stratégies s'intéressent à un seul agent pathogène à la fois, alors que les cultures peuvent être attaquées par plusieurs agents pathogènes responsables d'importantes pertes de récolte. Selon Brown (2015) ces stratégies ne sont probablement pas les plus prometteuses pour maximiser la durabilité des résistances. La mise en place de plans de surveillance de l'évolution de la virulence ne permet pas d'augmenter directement la durabilité d'un gène de résistance mais permet d'améliorer l'efficacité des stratégies de sélection des variétés résistantes. Chez la pomme de terre, Zhu *et al.* (2015) ont créé un nouveau set différentiel pour suivre la virulence des populations de *P. infestans* à partir de géotypes OGM de Désirée avec chacun un gène majeur de résistance. Une initiative « Suivi des virulences de *Venturia inaequalis* » a été lancée en 2009 en Suisse par Patocchi *et al.* (2009). Il s'agit de suivre dans un réseau de vergers implantés principalement en Europe l'incidence et la sévérité de la tavelure sur une gamme différentielle de cultivars de pommier. Ce suivi permet de caractériser l'évolution spatio-temporelle des virulences de la tavelure vis-à-vis des principaux gènes majeurs. Il s'agit d'un outil précieux permettant à la fois d'orienter les programmes de sélection et les choix variétaux des agriculteurs. Par ailleurs, Lê Van *et al.* (2011) ont étudié le risque que représente le compartiment sauvage comme source de virulences ou de souches agressives pour les vergers vis-à-vis de facteurs de résistance qualitatifs et quantitatifs actuellement en cours de sélection. L'interaction entre les compartiments cultivés et sauvages est une question clé en épidémiologie et dans l'émergence de maladies. Ils ont pour cela caractérisé les virulences et l'agressivité de 31 isolats de tavelure sur 51 géotypes de pommier. Leurs résultats indiquent que les populations présentes dans les habitats non cultivés ne présentaient pas de risque supplémentaire, du moins pour les individus hôtes et pathogènes testés.

Une étude conduite dans un verger dans l'Ouest de la France, où le climat est très favorable à la tavelure, a comparé des stratégies de protection intégrée associant (i) des variétés résistantes (Reine des reinettes, partiellement

résistante, et Ariane porteuse du gène majeur Vf), (ii) des pratiques culturales (broyage de la litière foliaire) et (iii) des traitements fongicides en cas de risques avérés de contamination (Didelot *et al.*, 2016). Une réduction de 50% des traitements fongicides a été obtenue tout en préservant l'efficacité des résistances partielles de Reine des reinettes et en retardant de deux ans le contournement du gène Vf. L'intérêt de la variété Reine des reinettes avait déjà été montré dans la même région lors d'un essai dans deux vergers pendant cinq ans (Brun *et al.*, 2008), notamment pendant les années avec une faible pression tavelure, cette variété ne présentant presque aucun fruit tavelé contre 22% de tels fruits pour la variété Gala. Dans des vergers hongrois, lors d'une étude conduite pendant sept ans (1999-2005) incluant 27 cultivars de pommier (neuf résistants à la tavelure, neuf commerciaux et neuf anciens), la fréquence finale moyenne de la tavelure fut considérablement plus élevée dans le système de production biologique (par rapport au système en production intégrée) sauf pour les variétés résistantes qui n'avaient aucun symptôme de tavelure sur les fruits (Holb, 2007). Dans ce même pays, la variété résistante Prima a montré son intérêt dans un système de production biologique pendant deux saisons de cultures (Holb, 2008) par rapport à la variété modérément résistante (Jonathan). Elle a notamment permis de réduire la période avec une couverture phytosanitaire à base de cuivre.

Un élément potentiellement important à considérer lors de l'identification des stratégies de déploiement des variétés résistantes, et pour lequel peu de connaissances sont actuellement disponibles, est l'interaction entre les plantes résistantes et les communautés microbiennes, pathogènes et non-pathogènes. Une question importante est donc de déterminer comment les plantes résistantes influence les communautés microbiennes et en retour comment les communautés microbiennes influence la durabilité des résistances (Brown 2015).

3.3.3. Éléments de conclusion

Exploiter l'architecture des plantes et des couverts pour restreindre les épidémies

- L'architecture des plantes et des couverts est un facteur significatif, mais globalement négligé, de la réceptivité d'une culture aux maladies. Elle dépend à la fois des caractéristiques génétiques de chaque variété, mais aussi des modalités de conduite de la plante (taille, tuteurage, type de porte greffe...) ou du couvert (densité de plantation, fertilisation...).
- L'architecture joue essentiellement en modifiant le microclimat à proximité des organes, mais aussi la diffusion de l'inoculum et sa répartition. Elle peut expliquer des variations de quelques dizaines de pourcent dans les vitesses de développement épidémiques entre couverts favorables et couverts défavorables.
- Les caractères architecturaux colocalisent fréquemment avec des acteurs de résistance génétique aux parasites, sans que la relation directe de cause à effet (pléiotropie) soit forcément avérée. Ces caractères défavorables aux maladies (tiges hautes et peu nombreuses, faible surface foliaire) ont souvent été contre-sélectionnés en création variétale, au profit de couverts bas et denses fournissant une grande efficacité photosynthétique et des rendements élevés, mais avec des sensibilités fortes aux maladies.
- Dans le cas d'espèces ligneuses pérennes (arbres fruitiers, vigne), les types de taille, et plus généralement les modes de conduite des plantes, permettent de restaurer des architectures défavorables aux parasites. C'est le cas des pratiques d'effeuillage précoce et de taille en vert (vigne, houblon), mais aussi de la taille centrifuge des rosacées fruitières qui diminuent significativement les attaques de mycoses.

Associations variétales et végétales : des bénéfiques multiples

- La création de couverts associés, en particulier de mélanges de variétés résistantes et sensibles au sein d'une même parcelle, permet également fréquemment des réductions significatives de développement épidémique. Ces mélanges sont d'autant plus efficaces que les surfaces unitaires génotypiques soient faibles, et que la pression de maladie est limitée dans et à proximité du couvert. Ces associations valorisent donc souvent très bien de faibles applications complémentaires de pesticides. Enfin, elles tendent à augmenter la durabilité des résistances génétiques.
- Les travaux expérimentaux montrent que les mélanges variétaux peuvent permettre de diminuer les épidémies de tavelure du pommier ou de mildiou de la pomme de terre sur une variété sensible lorsqu'elle est cultivée en mélange avec une variété peu sensible ou résistante. L'efficacité de ces mélanges variétaux est augmentée

lorsqu'une protection fongicide (produit conventionnel) est associée, car cela permet de diminuer la pression de la maladie (Pilet *et al.*, 2006). Il serait intéressant d'évaluer les mélanges variétaux, en agriculture biologique, associés à d'autres méthodes de protection permettant de réduire la pression des maladies.

- Dans le cas du pommier, les mélanges variétaux testés ont associé variété sensible à variété résistante par le gène *Vf* (également nommé *RVI6*). Or ce gène de résistance est contourné en France et les souches virulentes sont présentes sur une grande partie du territoire. L'efficacité de ces mélanges avec les variétés *Vf* est alors remise en cause (Brun *et al.*, 2014). Quelle que soit l'espèce cultivée considérée, les mélanges variétaux avec des cultivars résistants grâce à un gène majeur de résistance ne peuvent pas être considérés comme une solution dont l'efficacité serait durable. Le mélange de variétés sensibles avec des variétés à résistance partielles (variétés dites peu sensibles) pourrait permettre d'obtenir des niveaux d'efficacité intéressants (Andriveau *et al.*, 2003) et plus durables.
- Sur les pathosystèmes concernés par l'usage du cuivre en agriculture biologique, l'intérêt des mélanges variétaux serait de pouvoir continuer à cultiver une variété d'intérêt commercial assez sensible à une maladie en l'associant à des variétés résistantes. La question de la récolte séparée des variétés pour une valorisation séparée est importante (faisabilité, surcoûts...).

Références bibliographiques citées

- Andriveau, D.; Giorgetti, C.; Baranger, A.; Calonne, A.; Cartolaro, P.; Faivre, R.; Guyader, S.; Lauri, P.E.; Lescourret, F.; Parisi, L.; Ney, B.; Tivoli, B.; Sache, I., 2013. Defining and designing plant architectural ideotypes to control epidemics? *European Journal of Plant Pathology*, 135 (3): 611-617. [Texte intégral](#)
- Andriveau, D.; Lucas, J.M.; Ellisseche, D., 2003. Development of natural late blight epidemics in pure and mixed plots of potato cultivars with different levels of partial resistance. *Plant Pathology*, 52 (5): 586-594. [Texte intégral](#)
- Belhaj, K.; Chaparro-Garcia, A.; Kamoun, S.; Patron, N.J.; Nekrasov, V., 2015. Editing plant genomes with CRISPR/Cas9. *Current Opinion in Biotechnology*, 32: 76-84. [Texte intégral](#)
- Brown, J.K.M., 2015. Durable Resistance of Crops to Disease: A Darwinian Perspective. *Annual Review of Phytopathology*, 53: 513-539. [Texte intégral](#)
- Browning, J.A.; Frey, K.J., 1969. Multiline cultivars as a means of disease control. *Annual Review of Phytopathology*, 7: 355-382. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Didelot, F.; Parisi, L., 2008. Effects of apple cultivar susceptibility to *Venturia inaequalis* on scab epidemics in apple orchards. *Crop Protection*, 27 (6): 1009-1019. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Lemarquand, A.; Orain, G.; Gros, C.; Combe, F.; Didelot, F.; Parveaud, C.E.; Gomez, C.; Parisi, L., 2014. Effects of a cultivar mixture on scab control in apple orchards. *Proceedings of the 16. International conference on organic fruit-growing 'eco.fruit'*, Hohenheim (Germany), 2014/02/17-19, 59-64.
- Burdon, J.J.; Zhan, J.S.; Barrett, L.G.; Papaix, J.; Thrall, P.H., 2016. Addressing the challenges of pathogen evolution on the world's arable crops. *Phytopathology*, 106 (10): 1117-1127. [Texte intégral](#)
- Costes, E.; Lauri, P.E.; Simon, S.; Andrieu, B., 2013. Plant architecture, its diversity and manipulation in agronomic conditions, in relation with pest and pathogen attacks. *European Journal of Plant Pathology*, 135 (3): 455-470. [Texte intégral](#)
- Desgroux, A.; L'Anthoëne, V.; Roux-Duparque, M.; Rivière, J.-P.; Aubert, G.; Tayeh, N.; Moussart, A.; Mangin, P.; Vetel, P.; Piriou, C.; McGee, R.J.; Coyne, C.J.; Burstin, J.; Baranger, A.; Manzanares-Dauleux, M.; Bourion, V.; Pilet-Nayel, M.-L., 2016. Genome-wide association mapping of partial resistance to *Aphanomyces euteiches* in pea. *BMC Genomics*, 17 (1): 124. [Texte intégral](#)
- Didelot, F.; Brun, L.; Parisi, L., 2007. Effects of cultivar mixtures on scab control in apple orchards. *Plant Pathology*, 56 (6): 1014-1022. [Texte intégral](#)
- Didelot, F.; Caffier, V.; Orain, G.; Lemarquand, A.; Parisi, L., 2016. Sustainable management of scab control through the integration of apple resistant cultivars in a low-fungicide input system. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 217: 41-48. [Texte intégral](#)
- Draws, S.; Neuhoﬀ, D.; KöPke, U., 2009. Weed suppression ability of three winter wheat varieties at different row spacing under organic farming conditions. *Weed Research*, 49 (5): 526-533. [Texte intégral](#)
- Edin, M.; Lichou, J.; Luneau, P.; Soing, P.; Lefèvre, M.; Audergon, J.M.; Breniaux, D.; Minodier, R.; Prunier, J.P.; Vigouroux, A., 2000. La bactériose de l'abricotier. Paris: Ctifl, 40 p.
- Garrett, K.A.; Mundt, C.C., 2000. Host diversity can reduce potato late blight severity for focal and general patterns of primary inoculum. *Phytopathology*, 90 (12): 1307-1312. [Texte intégral](#)
- Gent, D.H.; Nelson, M.E.; Grove, G.G.; Mahaffee, W.F.; Turechek, W.W.; Woods, J.L., 2012. Association of spring pruning practices with severity of powdery mildew and downy mildew on hop. *Plant Disease*, 96 (9): 1343-1351. [Texte intégral](#)
- Giorgetti, C., 2013. Part relative de l'architecture et de la résistance partielle dans le contrôle génétique du ralentissement des épidémies d'ascochytose chez le pois (*Pisum sativum* L.). Thèse de doctorat en Sciences de l'environnement, Agrocampus Ouest, France, 183 p.
- Holb, I.J., 2005. Effect of pruning on apple scab in organic apple production. *Plant Disease*, 89 (6): 611-618. [Texte intégral](#)

- Holb, I.J., 2007. Effect of four non-chemical sanitation treatments on leaf infection by *Venturia inaequalis* in organic apple orchards. *European Journal of Horticultural Science*, 72 (2): 60-65. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2008. Timing of first and final sprays against apple scab combined with leaf removal and pruning in organic apple production. *Crop Protection*, 27 (3-5): 814-822. [Texte intégral](#)
- Lê Van, A.; Durel, C.E.; Le Cam, B.; Caffier, V., 2011. The threat of wild habitat to scab resistant apple cultivars. *Plant Pathology*, 60 (4): 621-630. [Texte intégral](#)
- Loyce, C.; Meynard, J.M.; Bouchard, C.; Rolland, B.; Lonnet, P.; Bataillon, P.; Bernicot, M.H.; Bonnefoy, M.; Charrier, X.; Debote, B.; Demarquet, T.; Duperrier, B.; Felix, I.; Heddadj, D.; Leblanc, O.; Leleu, M.; Mangin, P.; Meausoone, M.; Doussinault, G., 2012. Growing winter wheat cultivars under different management intensities in France: A multicriteria assessment based on economic, energetic and environmental indicators. *Field Crops Research*, 125: 167-178. [Texte intégral](#)
- Mundt, C.C., 2002. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology*, 40: 381-410. [Texte intégral](#)
- Mundt, C.C.; Brophy, L.S.; Kolar, S.C., 1996. Effect of genotype unit number and spatial arrangement on severity of yellow rust in wheat cultivar mixtures. *Plant Pathology*, 45 (2): 215-222. [Texte intégral](#)
- Parisi, L.; Gros, C.; Combe, F.; Parveaud, C.E.; Gomez, C.; Brun, L., 2013. Impact of a cultivar mixture on scab, powdery mildew and rosy aphid in an organic apple orchard. *Crop Protection*, 43: 207-212. [Texte intégral](#)
- Passey, T.A.J.; Shaw, M.W.; Xu, X.M., 2016. Differentiation in populations of the apple scab fungus *Venturia inaequalis* on cultivars in a mixed orchard remain over time. *Plant Pathology*, 65 (7): 1133-1141. [Texte intégral](#)
- Patocchi, A.; Frei, A.; Frey, J.E.; Kellerhals, M., 2009. Towards improvement of marker assisted selection of apple scab resistant cultivars: *Venturia inaequalis* virulence surveys and standardization of molecular marker alleles associated with resistance genes. *Molecular Breeding*, 24 (4): 337-347. [Texte intégral](#)
- Phillips, S.L.; Shaw, M.W.; Wolfe, M.S., 2005. The effect of potato variety mixtures on epidemics of late blight in relation to plot size and level of resistance. *Annals of Applied Biology*, 147 (3): 245-252. [Texte intégral](#)
- Pilet, F.; Chacon, G.; Forbes, G.A.; Andrivon, D., 2006. Protection of susceptible potato cultivars against late blight in mixtures increases with decreasing disease pressure. *Phytopathology*, 96 (7): 777-783. [Texte intégral](#)
- Prunier, J.P.; Jullian, J.P.; Minodier, R.; Clauzel, G., 2005. L'Abricotier. Une stratégie pour éviter les dégâts du chancre bactérien. *INRA mensuel*, 123: 18-21.
- Ratnadass, A.; Fernandes, P.; Avelino, J.; Habib, R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32 (1): 273-303. [Texte intégral](#)
- Rodewald, J.; Trognitz, B., 2013. *Solanum* resistance genes against *Phytophthora infestans* and their corresponding avirulence genes. *Molecular Plant Pathology*, 14 (7): 740-757. [Texte intégral](#)
- Rolland, B.; Fontaine, L.; Mailliard, A.; Gardet, O.; Heumez, E.; Walczak, P.; Le Campion, A.; Oury, F.X., 2017. From selection to cultivation with the support of all stakeholders: The first registration in France of two winter bread wheat varieties after value for cultivation and use evaluation in organic farming systems. *Organic Agriculture*, 7 (1): 73-81. [Texte intégral](#)
- Simon, S.; Lauri, P.E.; Brun, L.; Defrance, H.; Sauphanor, B., 2006. Does manipulation of fruit-tree architecture affect the development of pests and pathogens? A case study in an organic apple orchard. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 81 (4): 765-773. [Texte intégral](#)
- Skelsey, P.; Rossing, W.A.H.; Kessel, G.J.T.; van der Werf, W., 2010. Invasion of *Phytophthora infestans* at the landscape level: How do spatial scale and weather modulate the consequences of spatial heterogeneity in host resistance? *Phytopathology*, 100 (11): 1146-1161. [Texte intégral](#)
- Smithson, J.B.; Lenne, J.M., 1996. Varietal mixtures: A viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture. *Annals of Applied Biology*, 128 (1): 127-158. [Texte intégral](#)
- Stuthman, D.D.; Leonard, K.J.; Miller-Garvin, J., 2007. Breeding crops for durable resistance to disease. *Advances in Agronomy*, 95: 319-367. [Texte intégral](#)
- Tivoli, B.; Calonnec, A.; Richard, B.; Ney, B.; Andrivon, D., 2013. Current knowledge on plant/canopy architectural traits that reduce the expression and development of epidemics. *European Journal of Plant Pathology (Special issue Epidemiology and Canopy Architecture)*, 135 (3): 471-478. [Texte intégral](#)
- Valdes-Gomez, H.; Fermaud, M.; Roudet, J.; Calonnec, A.; Gary, C., 2008. Grey mould incidence is reduced on grapevines with lower vegetative and reproductive growth. *Crop Protection*, 27 (8): 1174-1186. [Texte intégral](#)
- Valdes-Gomez, H.; Gary, C.; Cartolaro, P.; Lolas-Caneo, M.; Calonnec, A., 2011. Powdery mildew development is positively influenced by grapevine vegetative growth induced by different soil management strategies. *Crop Protection*, 30 (9): 1168-1177. [Texte intégral](#)
- Wolfe, M.S.; Barrett, J.A., 1980. Can we lead the pathogen astray? *Plant Disease*, 64 (2): 148-155. [Texte intégral](#)
- Xu, X.M.; Harvey, N.; Roberts, A.; Barbara, D., 2013. Population variation of apple scab (*Venturia inaequalis*) within mixed orchards in the UK. *European Journal of Plant Pathology*, 135 (1): 97-104. [Texte intégral](#)
- Zhu, S.X.; Vossen, J.H.; Bergervoet, M.; Nijenhuis, M.; Kodde, L.; Kessel, G.J.T.; Vleeshouwers, V.; Visser, R.G.F.; Jacobsen, E., 2015. An updated conventional- and a novel GM potato late blight R gene differential set for virulence monitoring of *Phytophthora infestans*. *Euphytica*, 202 (2): 219-234. [Texte intégral](#)

4. Des leviers et pratiques à leur insertion dans des systèmes intégrés de protection

Développer des systèmes économes ou sans cuivre suppose *a minima* deux conditions : disposer de solutions techniques (méthodes alternatives, pratiques agronomiques) alternatives, accessibles et si possibles intégrables au sein de systèmes dont la démonstration d'efficacité peut être faite ; et rendre ces systèmes nouveaux acceptables par les agriculteurs eux-mêmes.

Les chapitres précédents de ce rapport avaient pour but de lister, décrire et analyser les solutions (ou éléments de solution) individuels et alternatifs à l'emploi du cuivre pour maîtriser plus ou moins complètement les bioagresseurs contre lesquels le cuivre est aujourd'hui homologué ou déployé. Les conclusions de chacun de ces chapitres montrent qu'à l'évidence, il sera difficile de remplacer l'emploi des produits cuivriques par une seule alternative tout en gardant la même efficacité et la même persistance d'action sur de longues périodes. Dès lors, il convient de s'interroger sur la possibilité de combiner ces efficacités partielles (dans le temps ou dans l'espace) pour parvenir à concevoir non plus des solutions individuelles alternatives (logique de substitution) mais bien plutôt des itinéraires de protection (logique d'adaptation) voire des systèmes intégrés de production (logique de re-conception plus ou moins poussée) permettant d'assurer un niveau d'efficacité et une durabilité au moins équivalents à ceux des systèmes actuels à base de cuivre, mais sans recours (ou avec un recours minime) aux spécialités cupriques.

Dès lors que l'on adopte une entrée 'système', il n'est plus possible de traiter commodément de manière simultanée tous les cas possibles (productions annuelles ou pérennes, lutte contre un ou plusieurs parasites majeurs, disponibilité ou non des différents composants à intégrer, etc.). C'est pourquoi nous avons choisi de traiter cette dimension systémique sur trois cas emblématiques et mobilisant une large fraction de la consommation de cuivre en AB en Europe : la viticulture, l'arboriculture fruitière, et la production de pomme de terre. Quoique ces trois études de cas soient ici traitées de manière distincte, nous tenterons d'en dégager quelques lignes de force et de généralité. Le Tableau 4-1 récapitule les différentes méthodes alternatives identifiées dans les chapitres précédents pour ces trois cas. La Figure 4-1 illustre la complémentarité des méthodes, qui agissent sur des phases différentes du cycle de l'agent pathogène.

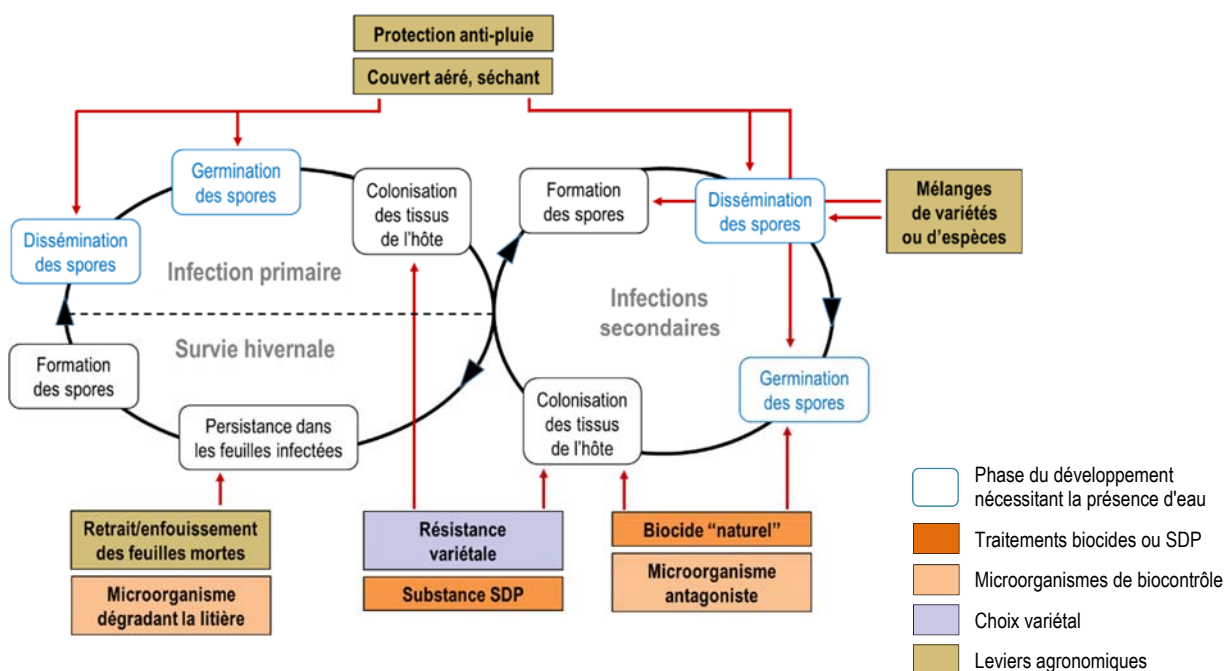


Figure 4-1. Les méthodes alternatives aux traitements cupriques, et leur action sur le cycle de vie des agents pathogènes de type ascomycètes ou oomycètes

Tableau 4-1. Méthodes alternatives aux traitements cupriques, disponibles ou potentielles, pour les trois usages majeurs du cuivre

Méthodes		Tavelure du pommier	Mildiou de la vigne	Mildiou de la pomme de terre
Substances biocides	dispo.	Huile essentielle d'orange douce [ESSEN'CIEL®, LIMOCIDE®] ; extraits de prêle ; bicarbonate de potassium [ARMICARB®, K-BLOC®] (+/++ en association avec du Cu)	Extraits de prêle, ortie ; lécithine (?)	Ortie (--)
	potent.	Huile essentielle de thym et de sarriette ; extraits de peuplier noir (++) , de yucca (++)	Huile essentielle de thym, d'arbre à thé (in vitro +++) ; extraits de sauge officinale (++) , réglisse (++) , yucca, ail, margousier ; huile végétale ; lipopeptides bactériens	
Substances SDP	dispo.	Laminarine [VACCIPLANT®] (!) <i>Hors AB</i> : BTH [Bion®] (+/++) ; phosphites (+/++) [Kendal]	<i>Hors AB</i> : COS-OGA, phosphites (SDP & biocide)	<i>Hors AB</i> : BABA (+/-) ; phosphites (++)
	potent.			
Agents microbiologiques de biocontrôle	dispo.	<i>Bacillus subtilis</i> QST 713 [SERENADE®] (SDP)		aucun
	potent.			SERENADE® (?)
Résistance génétique	dispo.	Des variétés dotées de la résistance totale Vf(+++ mais rapidement contournée) et/ou de résistances partielles (++ mais durables)	<i>Regent</i> , <i>Bronner</i> (mais durabilité apparemment faible) Variétés "ResDur" inscrites en 2017 : <i>Artaban</i> , <i>Vidoc</i> , <i>Floreal</i> , <i>Voltis</i>	<i>Passion</i> , <i>Makhai</i> (+++) <i>Allians</i> , <i>Eden</i> , <i>Coquine</i> , (++) <i>Désirée</i> et nombreuses autres variétés à résistance partielle (+/++)
	potent.	Des gènes ou QTL identifiés non exploités	Des variétés INRA résistantes en phase de test	Pyramidage de gènes de résistance (+++ mais durabilité discutable)
Prophylaxie agronomique et protection physique	dispo.	Retrait ou enfouissement des feuilles mortes infectées (++) Protection (bâches) anti-pluie (+++)		Rotations culturales plus longues et diversifiées (+++) Qualité sanitaire des plants (+++) Bâchage des tas de déchets infectés
	potent.		Retrait des feuilles mortes infectées, mais pas de référence en Europe Bâches anti-pluie, mais pas testées en Europe	
Conduite des couverts cultivés	dispo.	Conduite de l'arbre favorisant l'aération et la pénétration de la lumière dans la couronne Mélange de variétés sensibles et à résistance partielle		Plantation de variétés sensibles et résistantes en mélange (+ ; efficace si la pression de mildiou est modérée)
Pratiques actuelles		Les options les plus efficaces sont peu (variétés résistantes, élimination des feuilles mortes) ou pas (bâchage) mises en œuvre		Le niveau de résistance médian des variétés cultivées actuellement est faible

Efficacité au champ : élevée (+++), moyenne (++) , faible (+), variable (+/-), non évaluée (?), controversée (!)

Nous nous intéresserons ensuite aux déterminants et verrons à la conception et/ou à l'adoption de tels systèmes intégrés, et en particulier au rôle de la stratégie des acteurs de l'agrofourmure dans la diffusion des innovations clés pour la construction de ces systèmes. C'est en effet une dimension essentielle pour comprendre dans quelle mesure des résultats expérimentaux souvent probants peuvent ou non passer rapidement dans la pratique agricole, et le type de mesures d'accompagnement susceptibles de favoriser ces transitions.

4.1. Evaluations et comparaisons de systèmes

C. Gary, L. Brun, D. Andrivon

4.1.1. Viticulture

Il existe une littérature assez abondante sur des solutions visant une meilleure efficacité des moyens de lutte (protéger mieux avec moins de cuivre) en viticulture bio, ainsi que sur la substitution du cuivre par des méthodes de lutte alternatives (résistance génétique, stimulateurs de défense et induction de résistance, préparations naturelles à effets biocides, lutte microbiologique ; cf. chapitre 2). On ne trouve en revanche pas vraiment de références portant sur la re-conception de systèmes de culture visant à supprimer totalement l'usage du cuivre, en assemblant des leviers de prévention, de prophylaxie et de substitution.

4.1.1.1. Essais agronomiques visant une meilleure efficacité

Menesatti *et al.* (2013) mobilisent un modèle de prévision du mildiou afin de réduire le nombre d'applications de cuivre. Il s'agit d'un modèle statistique multivarié qui, à partir de données climatiques, agronomiques et pathologiques, prédit le démarrage et le développement des infections de la vigne par le mildiou. Des essais, conduits en Italie (Rome) en 2009 et 2010, montrent que cette approche permet de réduire de 50% la consommation de cuivre sans augmenter significativement l'incidence et la sévérité des attaques sur feuilles et grappes. Des réductions de consommation de cuivre du même ordre ont été obtenues avec les OAD Coptimizer (Kuflik *et al.*, 2009; travaux spécifiques à l'agriculture biologique) et Mildium (Delière *et al.*, 2015; travaux non spécifiques à l'agriculture biologique).

4.1.1.2. Essais agronomiques de pratiques de substitution

Comme nous l'avons vu lors des chapitres précédents, de nombreux essais de produits alternatifs au cuivre ont été conduits un peu partout en Europe, voire au-delà. Ils montrent en général une efficacité quelquefois égale (Reuveni *et al.*, 2001), mais le plus souvent moindre par rapport à celle du cuivre (Dagostin *et al.*, 2011 ; Romanazzi *et al.*, 2016). L'efficacité de ces produits de substitution semble améliorée quand ils sont associés à des doses réduites de cuivre (Dagostin *et al.*, 2011; Puopolo *et al.*, 2014).

4.1.1.3. Essais agronomiques visant la re-conception de systèmes de culture

L'essai le plus ambitieux conduit dans le domaine est celui rapporté par Dagostin *et al.* (2011). Il a consisté à évaluer 112 préparations contre le mildiou de la vigne, sur 2 sites en Italie et en Suisse et pendant 4 ans, dans le cadre du projet REPCO. Toutefois, l'intégration de ces différents leviers dans une stratégie de protection intégrée est évoquée seulement en conclusion.

Dans leur revue très détaillée (41 pages) sur le mildiou de la vigne et les méthodes de lutte, Gessler *et al.* (2011) passent longuement en revue les différents recours au cuivre, aux fongicides de synthèse et au biocontrôle. Ils n'évoquent pas de levier agronomique de prévention ou de protection contre le mildiou, ni l'intégration de méthodes de lutte à effet partiel dans une stratégie intégrée.

Le projet Co-Free (2012-2016 ; www.co-free.eu ; Union Européenne, 2016) ambitionnait le développement de stratégies de protection sans cuivre sur le pommier, la vigne, la tomate et la pomme de terre. Des systèmes de conduite « résilients » ont été évalués, en viticulture autour de variétés résistantes au mildiou, mais ces résultats n'ont pas donné lieu à publications à ce jour.

4.1.2. Arboriculture fruitière

En arboriculture fruitière, on trouve quelques travaux dans lesquels différents leviers de gestion des bioagresseurs ont été associés et intégrés au sein de systèmes de culture. Ces essais systèmes en vergers ont été implantés à

partir de la fin des années 1990. Les auteurs ont généralement comparé des systèmes en Agriculture Biologique, à des systèmes en Production Fruitière Intégrée et/ou Conventionnels, mais la réduction de l'usage du cuivre dans les modalités en Agriculture Biologique n'était pas affichée comme un objectif prioritaire.

Aux Etats-Unis, dans l'état de Washington, un dispositif a été implanté en 1994 (Peck *et al.*, 2006; Reganold *et al.*, 2001) avec la variété Golden Delicious, très sensible à la tavelure, puis surgreffé en 1999 avec la variété Galaxy Gala également très sensible à la même maladie. Les auteurs indiquent suivre le cahier des charges de l'Agriculture biologique aux USA excluant les pesticides de synthèse, mais ne donnent pas d'informations sur le nombre et le type de fongicides utilisés en AB (Peck *et al.*, 2006; Reganold *et al.*, 2001).

En Suisse, Bertschinger *et al.* (2004) ont comparé des systèmes de culture en Production intégrée et en Agriculture biologique implantés avec des variétés de pommiers peu sensibles à la tavelure (Boskoop, Idared) ou résistantes (gène *Vf*). Dans la modalité conduite en AB, la protection contre les maladies a consisté, en moyenne de 1995 à 2002, en au maximum une application annuelle de fongicide cuprique, 6 à 11 applications annuelles de soufre et 9 à 11 applications d'argile. Un bon contrôle de la tavelure a été observé, excepté sur Idared (Bertschinger *et al.*, 2004).

En Hongrie, lors d'une étude en vergers conduite pendant sept ans (1999-2005) incluant 27 cultivars de pommier (neuf résistants à la tavelure, neuf commerciaux et neuf anciens), la fréquence finale moyenne de la tavelure fut considérablement plus élevée dans le système de production biologique (par rapport au système en production intégrée) sauf pour les variétés résistantes qui n'avaient aucun symptôme de tavelure sur les fruits (Holb, 2007). Dans ce même pays, la variété résistante Prima a montré son intérêt dans un système de production biologique pendant deux saisons de cultures (Holb, 2008) par rapport à la variété modérément résistante (Jonathan). Elle a notamment permis de réduire la période avec une couverture phytosanitaire à base de cuivre.

En France, une étude conduite dans un verger dans l'Ouest du pays, où le climat est très favorable à la tavelure, a comparé des stratégies de protection intégrée associant (i) des variétés résistantes (Reine des Reinettes, partiellement résistante, et Ariane porteuse du gène majeur *Vf*), (ii) des pratiques culturales (broyage de la litière foliaire) et (iii) des traitements fongicides en cas de risques avérés de contamination (Didelot *et al.*, 2016). Une réduction de 50% des traitements fongicides a été obtenue tout en préservant l'efficacité des résistances partielles de Reine des Reinettes et en retardant de deux ans le contournement du gène *Vf*. L'intérêt de la variété Reine des Reinettes avait déjà été montré dans la même région lors d'un essai dans deux vergers pendant cinq ans (Brun *et al.*, 2008), notamment pendant les années avec une faible pression tavelure, cette variété ne présentant presque aucun fruit tavelé contre 22% de tels fruits pour la variété Gala. Par ailleurs, le dispositif pommiers BioREco implanté en 2005 à l'INRA de Gothenon intègre plusieurs leviers dans le raisonnement de la protection contre les maladies, avec un objectif de diminution du nombre d'applications phytosanitaires y compris dans la modalité Agriculture Biologique. Pour la gestion des maladies, les leviers intégrés sont la sensibilité ou la résistance variétale, la prophylaxie par réduction de l'inoculum primaire de tavelure par retrait/enfouissement de la litière de feuilles automnale, le raisonnement du positionnement des fongicides grâce à l'utilisation d'outils d'aide à décision et de contrôles en verger (Brun *et al.*, 2010 ; Simon *et al.*, 2011). Sur la période 2006 à 2009, le nombre moyen annuel de traitements fongicides (respectivement de fongicides cupriques) pour les systèmes en Agriculture Biologique étaient de 18 (respectivement 1,75) pour la variété sensible aux maladies Golden Smoothee, de 8 (respectivement 1) pour la variété peu sensible Melrose et de 6,25 (respectivement 0,75) pour la variété Ariane (résistante à la tavelure par le gène *Vf*) en l'absence de souches de *Venturia inaequalis* virulentes vis-à-vis de *Vf* (Brun *et al.*, 2010) (Tableau 4-2). C'est sur la variété Golden Smoothee, recevant le plus d'applications fongicides, que les dégâts dus aux maladies ont été les plus importants. Cet essai a montré l'importance de la sensibilité/résistance variétale associée aux autres leviers pour réduire les applications fongicides (dont cupriques) en AB.

Variété	<i>Golden Smoothee</i> (sensible aux maladies)	<i>Melrose</i> (peu sensible aux maladies)	<i>Ariane</i> (résistante à la tavelure par le gène <i>Vf</i>)*
Nombre annuel de traitements fongicides dont fongicides cupriques	18 1,75	8 1	6,25 0,75

* en l'absence de souches de *Venturia inaequalis* virulentes vis-à-vis de *Vf*

Tableau 4-2. Nombre annuel de traitements fongicides en AB (moyenne sur la période 2006 à 2009), pour les trois variétés testées dans le dispositif pommiers BioREco

Il est intéressant de noter que ces essais systèmes commencent à être exploités pour une analyse multicritère de leurs performances, en particulier *via* une adaptation de la méthode d'analyse des cycles de vie. Ces analyses montrent le poids du volet phytosanitaire dans l'impact environnemental de ces productions, et les bénéfices attendus d'une réduction forte de l'emploi des pesticides synthétiques (Alaphilippe *et al.*, 2013 ; Alaphilippe *et al.*, 2016).

4.1.3. Mildiou de la pomme de terre

Les travaux les plus ambitieux dans ce domaine ont été menés durant les deux projets européens Blight Mop et Co Free, visant tous les deux à construire des systèmes de protection des cultures sans recours au cuivre. Les deux avaient prévu des essais 'systèmes', mais ceux-ci n'ont été mis en place que vers la fin de chacun des projets, et leurs résultats n'ont pas été publiés autrement que dans les rapports finaux de ces projets.

Les essais conduits dans le cadre de Blight Mop montrent que les composants les plus prometteurs à intégrer dans des stratégies 'zéro cuivre' contre le mildiou de la pomme de terre sont l'emploi de variétés résistantes, leur utilisation en associations variétales (rangs alternés ou mélanges variétaux classiques - (Andrivon *et al.*, 2003; Garrett and Mundt, 2000; Garrett *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2005), voire en associations d'espèces (Bouws and Finckh, 2008), et quelques pratiques agronomiques telles que la gestion des dates de plantation et du niveau de fertilisation azotée (Leifert and Wilcockson, 2005, p. 490). Ils révèlent également des possibilités de synergies entre certains de ces composants. Par exemple, Pilet *et al.* (2006) ont montré que l'efficacité des associations variétales (cultivars résistants + cultivars sensibles) augmente lorsque l'on diminue la pression d'inoculum dans l'essai, par exemple en appliquant des doses réduites de cuivre.

Il semble dès lors possible d'envisager des stratégies alternatives avec un bon niveau d'efficacité et sans emploi de cuivre. Diverses combinaisons de ces leviers au sein de systèmes ont donc été testées au champ, dans les sept pays participants au projet Blight Mop, en conditions de production agricole (parcelles d'au moins un demi hectare, pratiques mises en œuvre par des agriculteurs) et en comparaison avec les itinéraires normalement utilisés sur les exploitations concernées. Ces expérimentations 'grandeur nature' ont généralement montré une amélioration significative des performances techniques (réduction de la sévérité de mildiou) et économiques (marge brute) par rapport au système standard initial, y compris dans des systèmes sans cuivre ou avec des doses fortement réduites de cuivre (Leifert and Wilcockson, 2005, p. 500-503 ; Tableau 4-3). C'est en particulier le cas pour les stratégies reposant sur l'utilisation, seule ou en interaction avec d'autres leviers (densité de plantation, associations variétales, fertilisation adaptée), de variétés à bon niveau de résistance au mildiou du feuillage.

Il convient cependant de noter que cette performance est très hétérogène selon les stratégies et/ou les lieux, effets indissociables ici : elle semble globalement meilleure dans les zones océaniques et tempérées (France, Grande Bretagne, Norvège, Danemark) que dans les régions plus continentales (Suisse, Allemagne). Par ailleurs, la gestion du mildiou n'est manifestement pas le seul facteur de performance de certaines de ces stratégies de conduite : le choix variétal n'influe par exemple pas que sur la sensibilité au parasite, mais aussi sur le potentiel de rendement, voire sur la valeur commerciale du produit ; de même, certaines interventions inefficaces contre le mildiou dans ces essais ont pu procurer un bénéfice contre d'autres maladies (*Alternaria*), voire d'autres stress (état nutritionnel des plantes) se traduisant par un gain de rendement sans contrôle amélioré du mildiou. Par ailleurs, la mise en œuvre de ces stratégies est souvent contraignante en termes de travail, d'équipements et de suivi (par exemple concernant la mise en place et la récolte d'associations variétales, le choix variétal ou la gestion agronomique), et entraîne une augmentation significative des coûts de production.

Enfin, ces stratégies ciblées sur une seule maladie (le mildiou en l'occurrence) peuvent s'avérer complexes à gérer dans des modes de protection intégrée visant non pas un élément isolé, mais l'ensemble du complexe parasitaire de la pomme de terre (Olle *et al.*, 2015). Elles se heurtent aussi à des problèmes d'acceptabilité commerciale de certaines innovations, que le projet Co-Free a analysé en détail dans le cas des variétés résistantes (Lammerts van Bueren *et al.*, 2016). Ces travaux révèlent le rôle essentiel de l'information des consommateurs pour changer les pratiques d'achat vers des variétés plus résistantes mais méconnues des consommateurs, et la nécessité d'associer étroitement les distributeurs à la mise en place de ces systèmes innovants. On dépasse donc ici le seul cadre agronomique et phytosanitaire, pour entrer dans des problématiques de stratégies d'acteurs en aval de la filière de production, et donc de modes de répartition de la valeur ajoutée tout au long de la chaîne agro-alimentaire (Andrivon, 2009).

Tableau 4-3. Comparaisons de stratégies conventionnelles et alternatives pour leurs performances agronomiques (contrôle du mildiou, rendement) et économiques dans sept pays européens. Les essais étaient conduits en grandes parcelles (au moins un demi-hectare), en comparaison avec l'itinéraire de production employé normalement par l'exploitant. Tableau établi à partir des données du tableau 8.2 de Leifert and Wilcockson (2005), p. 503-505.

Pays	Lieu	Stratégie	Pression mildiou	Efficacité de la stratégie / référence (%)				
				Sévérité maladie	Rendement /ha	Produit/ha	Coût/ha	Marge brute /ha
Norvège	Ottestad	Pré germination et plant sélectionné	**	-0,93	-0,64	19,55	7,24	30,54
	Stange	Variété résistante et agents microbiens de biocontrôle	*	85,58	21,19	29,14	8,56	58,13
	Sande	Biostimulant	***	-1,50	16,19	17,78	4,80	23,69
	Vanse	Mélange variétal	**(*)			17,14	0,13	35,81
Danemark	Tinglev	Prégermination + savons	***	-1,63	21,78	13,94	66,68	-15,64
	Hoven	Prégermination + savons	***	21,08	29,86	42,63	69,82	3,62
	Svanholm	Prégermination + savons	**(*)	63,13	30,19	34,30	65,67	-37,19
	Svendborg	Prégermination + savons	**	5,77	-18,55	-18,51	32,71	-49,08
Grande Bretagne	Nafferton	Vériété résistante + prégermination + fertilisation	**	-35,83	83,84	78,45	57,89	95,48
	Hartford	Vériété résistante + prégermination + fertilisation	**	-53,60	148,31	132,92	57,89	200,65
	Gilchester	Vériété résistante + prégermination + fertilisation	**	18,60	41,32	47,22	57,89	16,77
	Aberdeen	Vériété résistante + prégermination + fertilisation	-	-48,94	75,94	49,93	57,89	46,81
Pays-Bas	Zeew	fertilisation accrue	***	-18,18	21,46	16,84	0,32	37,64
	Nordermeer	intercalage bande fleurie	-	-54,24	-3,63	-27,52	-14,91	-43,45
	Twisk	variété, fertilisation (moûts)	-	43,64	67,69	67,64	3,03	227,32
	Hootegeem	Apport compost	*	-98,66	-51,96	-51,75	2,55	-179,11
France	Taulé	variétés alternées	***			11,11	-4,51	81,22
	Lanvallec	variétés alternées+ argiles	***			11,96	-1,54	116,04
	Auchy	variétés alternées+ argiles	***			30,88	12,57	6,31
	Saint Pol	variétés alternées	*			424,24	10,49	2,90
Allemagne	Ebergotzen	associations espèces + argiles	***	-2,15	0,70	-0,22	9,67	-20,25
	Eichenberg	associations espèces + argiles	***	-4,87	-5,31	-10,84	11,42	-37,42
	Etzenhausen	associations espèces + argiles	***	3,60	38,28	-0,22	8,97	-17,85
	Frankenhausen	associations espèces + argiles	***	-21,36	-24,44	-24,91	18,21	-76,48
Suisse	Muri	variétés alternées+ B subtilis+argiles	-			33,68	-11,89	75,55
	Tann	variétés alternées+ B subtilis	*			-15,04	3,63	-96,48
	Hindelbank	associations variétés résistantes	*			-15,44	0,00	-29,70
	Cossonay	variétés alternées+ B subtilis	-			-15,56	2,80	-23,93

4.1.4. Eléments de conclusion

Les travaux de conception et d'évaluation de systèmes alternatifs à l'emploi du cuivre restent encore rares, y compris vis-à-vis de maladies fortes consommatrices de cuivre (mildious de la vigne et de la pomme de terre, tavelure du pommier), la plupart des travaux testant des stratégies basées sur la simple substitution du cuivre par un produit alternatif. Les quelques tentatives répertoriées pour expérimenter des approches plus systémiques et des stratégies intégrées de lutte montrent toutefois un potentiel important de suppression totale ou partielle des applications de cuivre, en particulier dans les systèmes employant des variétés avec un niveau assez élevé de résistance. Par ailleurs, il est intéressant de constater que des applications réduites de cuivre (ou d'autres fongicides en systèmes conventionnels) sont compatibles avec plusieurs des leviers alternatifs (résistance génétique bien sûr, mais aussi certains SDP ou agents de biocontrôle), dont ils renforcent l'efficacité en limitant la pression parasitaire. Les études publiées évaluent cependant rarement les effets secondaires, bénéfiques (contrôle d'autres espèces du complexe parasitaire que celle principalement visée) ou non, de ces stratégies intégrées.

De ce fait, un développement des travaux de conception de systèmes innovants de protection et d'évaluation multicritères de ces systèmes, travaux encore très rares aujourd'hui, est fortement souhaitable.

Références bibliographiques citées

- Alaphilippe, A.; Boissy, J.; Simon, S.; Godard, C., 2016. Environmental impact of intensive versus semi-extensive apple orchards: use of a specific methodological framework for life cycle assessments (LCA) in perennial crops. *Journal of Cleaner Production*, 127: 555-561. [Texte intégral](#)
- Alaphilippe, A.; Simon, S.; Brun, L.; Hayer, F.; Gaillard, G., 2013. Life cycle analysis reveals higher agroecological benefits of organic and low-input apple production. *Agronomy for Sustainable Development*, 33 (3): 581-592. [Texte intégral](#)

- Andrивon, D., 2009. Plantes, parasites et pathologistes : de la compréhension des interactions à la gestion durable des résistances. *Cahiers Agricultures*, 18 (6): 486-492. [Texte intégral](#)
- Andrивon, D.; Lucas, J.M.; Ellisseche, D., 2003. Development of natural late blight epidemics in pure and mixed plots of potato cultivars with different levels of partial resistance. *Plant Pathology*, 52 (5): 586-594. [Texte intégral](#)
- Bertschinger, L.; Mouron, P.; Dolega, E.; Hohn, H.; Holliger, E.; Husistein, A.; Schmid, A.; Siegfried, W.; Widmer, A.; Zurcher, M.; Weibel, F., 2004. Ecological apple production: A comparison of organic and integrated apple-growing. *Acta Horticulturae*, 638: 321-332. [Texte intégral](#)
- Bouws, H.; Finckh, M.R., 2008. Effects of strip intercropping of potatoes with non-hosts on late blight severity and tuber yield in organic production. *Plant Pathology*, 57 (5): 916-927. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Didelot, F.; Parisi, L., 2008. Effects of apple cultivar susceptibility to *Venturia inaequalis* on scab epidemics in apple orchards. *Crop Protection*, 27 (6): 1009-1019. [Texte intégral](#)
- Brun, L.; Guinaudeau, J.; Gros, C.; Combe, F.; Parisi, L.; Simon, S., 2010. Stratégies « bas intrants fongicides » sur pommiers. Concevoir et tester de telles stratégies contre les maladies du pommier en vergers dans la vallée du Rhône. *Phytoma – La défense des végétaux*, 363: 40-45.
- Dagostin, S.; Scharer, H.J.; Pertot, I.; Tamm, L., 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection*, 30 (7): 776-788. [Texte intégral](#)
- Delière, L.; Cartolaro, P.; Leger, B.; Naud, O., 2015. Field evaluation of an expertise-based formal decision system for fungicide management of grapevine downy and powdery mildews. *Pest Management Science*, 71 (9): 1247-1257. [Texte intégral](#)
- Didelot, F.; Caffier, V.; Orain, G.; Lemarquand, A.; Parisi, L., 2016. Sustainable management of scab control through the integration of apple resistant cultivars in a low-fungicide input system. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 217: 41-48. [Texte intégral](#)
- Garrett, K.A.; Mundt, C.C., 2000. Host diversity can reduce potato late blight severity for focal and general patterns of primary inoculum. *Phytopathology*, 90 (12): 1307-1312. [Texte intégral](#)
- Garrett, K.A.; Nelson, R.J.; Mundt, C.C.; Chacon, G.; Jaramillo, R.E.; Forbes, G.A., 2001. The effects of host diversity and other management components on epidemics of potato late blight in the humid highland tropics. *Phytopathology*, 91 (10): 993-1000. [Texte intégral](#)
- Gessler, C.; Pertot, I.; Perazzolli, M., 2011. *Plasmopara viticola*: a review of knowledge on downy mildew of grapevine and effective disease management. *Phytopathologia Mediterranea*, 50 (1): 3-44. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2007. Classification of apple cultivar reactions to scab in integrated and organic production systems. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie*, 29 (3): 251-260. [Texte intégral](#)
- Holb, I.J., 2008. Timing of first and final sprays against apple scab combined with leaf removal and pruning in organic apple production. *Crop Protection*, 27 (3-5): 814-822. [Texte intégral](#)
- Kuflik, T.; Prodorutti, D.; Frizzi, A.; Gafni, Y.; Simon, S.; Pertot, I., 2009. Optimization of copper treatments in organic viticulture by using a web-based decision support system. *Computers and Electronics in Agriculture*, 68 (1): 36-43. [Texte intégral](#)
- Lammerts van Bueren, E.T.; Nuijten, E.; Janmaat, L.; Zeelenberg, A., 2016. Progress in robust varieties. Biofach 2016. Nuremberg, Allemagne. [Texte intégral](#)
- Leifert, C.; Wilcockson, S.J., 2005. Blight-MOP: Development of a systems approach for the management of late blight (caused by *Phytophthora infestans*) in EU organic potato production. [Texte intégral](#)
- Menesatti, P.; Antonucci, F.; Costa, C.; Mandala, C.; Battaglia, V.; La Torre, A., 2013. Multivariate forecasting model to optimize management of grape downy mildew control. *Vitis*, 52 (3): 141-148. [Texte intégral](#)
- Olle, M.; Tsahkna, A.; Tahtjarv, T.; Williams, I.H., 2015. Plant protection for organically grown potatoes - a review. *Biological Agriculture & Horticulture*, 31 (3): 147-157. [Texte intégral](#)
- Peck, G.M.; Andrews, P.K.; Reganold, J.P.; Fellman, J.K., 2006. Apple orchard productivity and fruit quality under organic, conventional, and integrated management. *Hortscience*, 41 (1): 99-107. [Texte intégral](#)
- Phillips, S.L.; Shaw, M.W.; Wolfe, M.S., 2005. The effect of potato variety mixtures on epidemics of late blight in relation to plot size and level of resistance. *Annals of Applied Biology*, 147 (3): 245-252. [Texte intégral](#)
- Pilet, F.; Chacon, G.; Forbes, G.A.; Andrивon, D., 2006. Protection of susceptible potato cultivars against late blight in mixtures increases with decreasing disease pressure. *Phytopathology*, 96 (7): 777-783. [Texte intégral](#)
- Puopolo, G.; Giovannini, O.; Pertot, I., 2014. *Lysobacter capsici* AZ78 can be combined with copper to effectively control *Plasmopara viticola* on grapevine. *Microbiological Research*, 169 (7-8): 633-642. [Texte intégral](#)
- Reganold, J.P.; Glover, J.D.; Andrews, P.K.; Hinman, H.R., 2001. Sustainability of three apple production systems. *Nature*, 410 (6831): 926-930. [Texte intégral](#)
- Reuveni, M.; Zahavi, T.; Cohen, Y., 2001. Controlling downy mildew (*Plasmopara viticola*) in field-grown grapevine with beta-aminobutyric acid (BABA). *Phytoparasitica*, 29 (2): 125-133. [Texte intégral](#)
- Romanazzi, G.; Mancini, V.; Feliziani, E.; Servili, A.; Endeshaw, S.; Neri, D., 2016. Impact of alternative fungicides on grape downy mildew control and vine growth and development. *Plant Disease*, 100 (4): 739-748. [Texte intégral](#)
- Simon, S.; Brun, L.; Guinaudeau, J.; Sauphanor, B., 2011. Pesticide use in current and innovative apple orchard systems. *Agronomy for Sustainable Development*, 31 (3): 541-555. [Texte intégral](#)
- Union Européenne, 2016. Final Report Summary - CO-FREE (Innovative strategies for copper-free low input and organic farming systems). [Texte intégral](#)

4.2. Stratégies d'acteurs, mise à disposition et acceptabilité des innovations

D. Andrivon

C'est devenu presque un lieu commun que de déclarer que le rythme d'adoption des innovations, en particulier celles conditionnant des changements majeurs de pratiques et/ou de systèmes de production, est généralement lent en agriculture. Même si cette affirmation mérite sans doute d'être au moins nuancée, sinon remise en cause vu le rythme accéléré de développements technologiques dont bénéficie aujourd'hui le secteur agricole (Bellon-Maurel and Huyghe, 2016), il est néanmoins très pertinent de s'intéresser aux conditions dans lesquelles les innovations peuvent arriver sur le marché, puis être éventuellement adoptées par leurs destinataires.

4.2.1. Mise à disposition de solution innovantes et stratégies commerciales des industriels

Une innovation étant, au sens du Manuel d'Oslo (OECD/Eurostat, 2015), 'une invention qui a trouvé un marché', une phase essentielle dans le processus d'innovation est la mise à disposition, par les entreprises qui les commercialisent, du ou des produits ou services correspondants. Dès lors, la question des stratégies d'acteurs industriels dans la mise sur le marché de ces supports d'innovation est essentielle, d'autant plus quand il s'agit de marchés nouveaux, émergents ou de niche, comme c'est le cas aujourd'hui du biocontrôle.

L'industrie actuelle du biocontrôle est constituée essentiellement de deux groupes d'acteurs : des entreprises spécialisées, souvent de petite taille (chiffre d'affaire annuel inférieur à 1-2 M€) et développant un ou quelques produits, et des grands groupes du domaine phytosanitaire, dont le biocontrôle est une des voies de diversification, et qui investissent ce marché le plus souvent par concentration du secteur (rachat des petites entreprises les plus prometteuses). Ce panorama évolue assez rapidement, le marché étant en croissance rapide (IBMA France, 2014).

Une étude réalisée auprès des adhérents d'IBMA France en 2016 répertoriait une soixantaine de projets de recherche et développement en cours (Figure 4-2), avec comme objectif principal la mise sur le marché de 50 nouveaux produits d'ici 2018 (17 pour la vigne, 14 pour les légumes, 9 pour les fruits, 7 pour les céréales, 3 pour les fleurs et 2 pour la betterave ; Figure 4-3 ; Bertrand, 2016 ; Levert, 2016). Si elle ne précise bien sûr pas la nature des produits ou solutions concernées, moins encore leur efficacité observable, ni même l'état actuel d'avancement de ces projets, elle révèle un portefeuille important de 'candidats', et donc un potentiel fort de développement de ce marché. Toutefois, la nature même des produits et les coûts liés aux travaux de recherche et aux obligations réglementaires (protection de la propriété intellectuelle) font que la littérature scientifique disponible aujourd'hui ne peut couvrir les travaux confidentiels (souvent les plus prometteurs) réalisés dans l'industrie du biocontrôle.

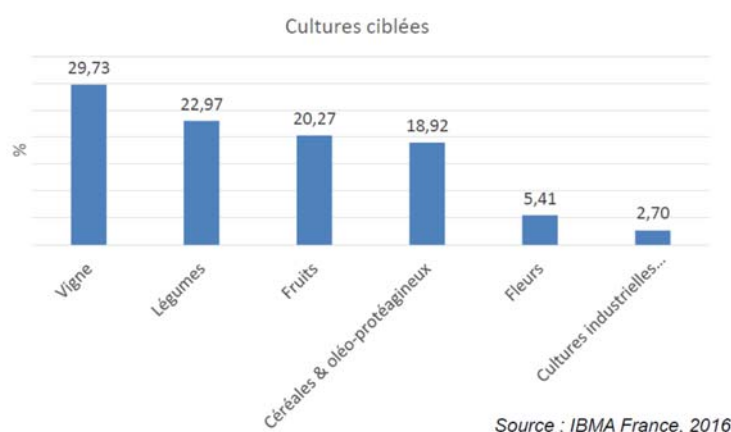


Figure 4-2. Répartition par filières des cibles des 62 projets de Recherche appliquée & Développement expérimental en cours au sein des sociétés membres d'IBMA en France en 2016 (source : Levert, 2016)

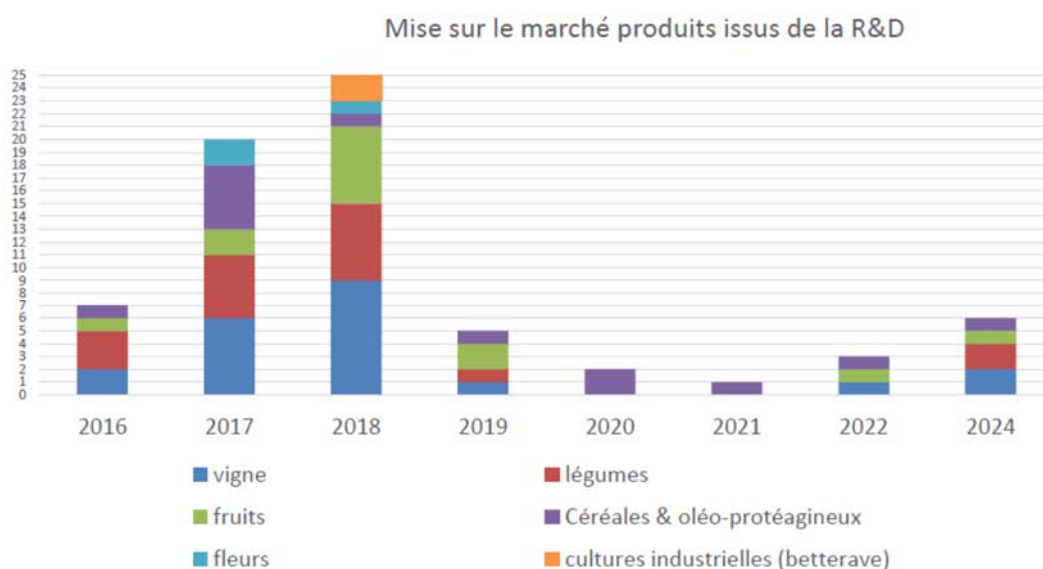


Figure 4-3. Dynamique prévue de mise sur le marché de produits issus de la R&D dans le domaine du biocontrôle par les entreprises françaises du secteur (Source : Levert, 2016)

Il est plausible que les stratégies des différents types d'acteurs industriels concernant la mise en marché de produits de biocontrôle soient sensiblement différentes selon le degré de spécialisation de ces acteurs, mais aussi leur structure et leur surface financière, et qu'elles conditionnent fortement le flux de produits innovants arrivant sur le marché. Il est ainsi possible que ce flux soit fortement dépendant de leurs capacités de R&D et donc de leurs disponibilités financières, en particulier au vu des coûts nécessaires à l'homologation. Deux cas de figures sont alors possibles :

- Soit les petites entreprises présentes sur ce marché cherchent à se positionner sur de nouveaux produits, y compris sur des marchés de niche, mais elles sont, pour ce faire, limitées financièrement dans leur capacité à développer ces nouveaux produits. Se crée alors un hiatus avec les grands groupes de l'agrochimie dont les stratégies reposent sur des valeurs sûres visant des marchés larges alors qu'elles auraient plus de capacités financières pour soutenir la R&D sur des candidats prometteurs mais risqués ;
- Soit les petites entreprises ont des profils de « start up » technologiques, et leur fonction est alors d'explorer intensément de nouveaux produits en lien fort avec les secteurs de la recherche d'amont, puis, une fois les innovations stabilisées, de se faire absorber par de plus grands groupes pour la phase de développement du marché.

La littérature scientifique consultée ne propose pas d'études spécifiques au secteur du biocontrôle et ne permet pas l'analyse détaillée des stratégies industrielles des acteurs concernés et leurs conséquences sur la mise sur le marché de produits nouveaux. Dans ce contexte, il serait intéressant d'examiner la possibilité d'une transposition au cas particulier du biocontrôle des travaux concernant d'autres secteurs de la santé, par exemple le cas des biotechs et medtechs (Lange, 2009; Livi and Jeannerat, 2015), pour éclairer cette question encore mal documentée et qui mériterait sans doute une étude plus spécifique.

4.2.2. Acceptabilité en pratique de solutions ou de systèmes innovants

Un changement plus ou moins profond de pratiques, d'itinéraires culturels voire de système de production (allongement et diversification des rotations ; exploitation de couverts associés...), quelle que soit la qualité de la preuve de son efficacité phytosanitaire, suppose un risque technique, mais aussi économique, que tous les acteurs peuvent ne pas être prêts à courir. Cependant, le cas particulier de la production biologique recèle de nombreux éléments favorables à la diffusion de tels systèmes innovants. Ainsi, Padel (2001) montre que les agriculteurs qui se convertissent à l'AB sont majoritairement des **innovateurs**, donc prêts à prendre des risques et à expérimenter, même en l'absence d'un corpus fourni de références techniques ou agronomiques. Par ailleurs, cet auteur démontre également que l'AB peut être considérée comme une 'software innovation', basée sur l'information et sa diffusion.

Dès lors, 'la disponibilité de l'information est cruciale pour son processus de diffusion, et les difficultés liées à l'accès à l'information sont très souvent citées comme des barrières à la conversion'.

Cependant, d'autres auteurs en sociologie proposent de porter une attention accrue non aux seuls éléments de personnalité des agriculteurs, mais à l'environnement économique, structurel et institutionnel de l'activité agricole en général pour comprendre les choix individuels d'adoption ou non d'une innovation (voir Padel, 2001) pour une discussion de ce point de vue, et Bellon-Maurel and Huyghe (2016) pour une illustration dans le cas des innovations technologiques). Ceci a été bien étudié dans le cas des variétés résistantes, dont les bénéfices sanitaires sont reconnus mais qui restent peu cultivées en pratique (Andrivon, 2009; Vanloqueren and Baret, 2008), et plus récemment dans celui des principes agroécologiques (Dumont *et al.*, 2016). De nouvelles approches méthodologiques, comme la construction et la mise en réseaux de cartes mentales, permettent d'ailleurs maintenant d'analyser sous un jour différent les relations et l'interdépendance des acteurs dans les processus d'innovation (Vanwindekens *et al.*, 2013).

Le cas des cultivars résistants est assez démonstratif des différents points possibles de blocage à la diffusion des innovations, car aboutissant très généralement à une situation de verrouillage technologique (*lock-in*) qui s'oppose à l'adoption de toute modification majeure (Vanloqueren and Baret, 2008). Ces points sont d'au moins quatre natures différentes, jouant parfois de manière concomitante :

- **Des réserves techniques de la part des utilisateurs sur l'efficacité ou la durabilité des solutions proposées.** C'est bien sûr important dans le cas de résistances variétales, dont la valeur agronomique et phytosanitaire dépend directement de ces caractéristiques. Le fait que de nombreux utilisateurs de variétés résistantes les conduisent comme des génotypes sensibles en termes de protection phytosanitaire (Andrivon, 2009) est en effet sans doute révélateur d'un manque de confiance des producteurs dans la capacité de ces variétés à contrôler durablement les attaques parasitaires.

Une des conséquences immédiates de cette constatation est la manière dont les utilisateurs peuvent se saisir des modalités de création et d'évaluation des variétés, que ce soit lors de la définition d'idéotypes variétaux (par exemple Andrivon *et al.*, 2013 ; Tiemens-Hulscher *et al.*, 2012) ou via des opérations de sélection participative ou collaborative (voir Lammerts van Bueren *et al.* 2008 ; Rolland *et al.*, 2017 pour des approches diversifiées en la matière).

- **Des réserves sur les compromis pour l'ensemble des caractères agronomiques et d'utilisation imposés par la résistance.** Beaucoup de variétés résistantes souffrent en effet d'une productivité ou d'une qualité nutritionnelle (ou de présentation) plus faible que les cultivars sensibles de référence (voir par exemple la synthèse récente de Singh *et al.*, 2016 pour une étude de cas détaillée). Il n'y a donc pas d'incitation forte à les utiliser tant que des solutions chimiques sont disponibles pour gérer les contraintes phytosanitaires, en particulier dans le cas de marchés fortement structurés autour de standards variétaux bien établis (fruits et légumes ou viticulture par exemple). Dans ce cas, la réticence à adopter de nouvelles variétés peut également provenir des marchés eux-mêmes, qui éprouvent parfois des difficultés à valoriser la résistance comme un argument de promotion des produits agricoles correspondants. Une étude de cas portant sur deux coopératives engagées dans les démarches agroécologiques montre bien l'écart qu'il peut y avoir entre l'affirmation de l'adoption d'une telle démarche et leur mise en pratique effective... (Dumont *et al.*, 2016).

Là encore, il existe cependant des moyens efficaces de surmonter ce type de blocage par un travail de fond avec chacun des acteurs tout au long de la chaîne de valeur, comme le démontre un très bel exemple récent concernant la valorisation de variétés de pomme de terre résistantes au mildiou et pouvant être cultivées en AB sans apport de cuivre (Nuijten *et al.*, 2017b).

- **Des conflits de valeurs amenant à récuser non pas les produits eux-mêmes leurs procédés d'obtention.** C'est notamment le cas en AB pour les produits issus de synthèse (ce qui amène le mouvement biologique à refuser l'emploi de phosphites comme alternative au cuivre), mais aussi pour les principes de respect de l'intégrité des plantes (Lammerts van Bueren *et al.*, 2003), qui fonde le refus des techniques de génie génétique, voire d'édition de génome en création variétale (Lammerts van Bueren *et al.*, 2008 ; Nuijten *et al.*, 2017a ; Pacifico and Paris 2016) et limite ainsi le recours aux génotypes résistants dérivant, ou même soupçonnés de provenir, de telles techniques. Cette situation ne peut être levée, et dans certains cas seulement, que par une transparence complète sur les procédés employés et l'origine des variétés proposées.

- Enfin, **des blocages apportés par les systèmes de recherche et de promotion de l'innovation eux-mêmes**. Ainsi, Vanloqueren and Baret (2009) s'attachent à démontrer que les déterminants de l'innovation pour les chercheurs, c'est-à-dire les facteurs qui déterminent leurs choix d'activités de recherche, sont très souvent orientés vers des démarches d'ingénierie technologique au sein des modes de production existants. De ce fait, ils produisent un nombre importants d'innovations techniques, qui ne font chacune que renforcer les lock-in des systèmes pris dans leur ensemble. Cet attachement à améliorer l'efficacité de systèmes existants, c'est-à-dire la concentration quasi exclusive sur le volet efficacité du modèle ESR (Efficacité, Substitution, Rupture) d'innovation proposé par Hill (1985) au détriment des autres modes d'innovation, montre rapidement ses limites, en particulier dans le domaine phytosanitaire (Estevez *et al.*, 2000).

Il en va de même de tous les programmes de développement agricole basés sur une « recette » unique imposée d'en haut. L'analyse des situations sur le terrain montre que ce mode de promotion des innovations, de type 'top down' nie souvent les savoirs et savoir-faire locaux et les réalités économiques et sociales locales et sectorielles plutôt que d'en tirer profit. Il se heurte donc souvent à une réticence forte de la part des populations ou des producteurs qu'il est censé appuyer (Van Damme *et al.*, 2014).

Références bibliographiques citées

- Andrison, D., 2009. Plantes, parasites et pathologistes : de la compréhension des interactions à la gestion durable des résistances. *Cahiers Agricultures*, 18 (6): 486-492. [Texte intégral](#)
- Andrison, D.; Giorgetti, C.; Baranger, A.; Calonnec, A.; Cartolaro, P.; Faivre, R.; Guyader, S.; Lauri, P.E.; Lescourret, F.; Parisi, L.; Ney, B.; Tivoli, B.; Sache, I., 2013. Defining and designing plant architectural ideotypes to control epidemics? *European Journal of Plant Pathology (Special Issue Epidemiology and Canopy Architecture)*, 135 (3): 611-617. [Texte intégral](#)
- Bellon-Maurel, V.; Huyghe, C., 2016. L'innovation technologique dans l'agriculture. *Géoeconomie*, 80: 159-180. [Texte intégral](#)
- Bertrand, C., 2016. Introduction au biocontrôle : constats, prévisions et exigences réglementaires ; le cas particulier des extraits naturels. *Journées Techniques PNPP, Substances naturelles en production végétale*, Paris (France), 2016/04/26-27, 3 p. [Texte intégral](#)
- Dumont, A.M.; Vanloqueren, G.; Stassart, P.M.; Baret, P.V., 2016. Clarifying the socioeconomic dimensions of agroecology: between principles and practices. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 40 (1): 24-47. [Texte intégral](#)
- Estevez, B.; Domon, G.; Lucas, E., 2000. Le modèle ESR (efficacité-substitution-reconceptualisation), un modèle d'analyse pour l'évaluation de l'agriculture durable applicable à l'évaluation de la stratégie phytosanitaire au Québec. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 41: 97-104. [Texte intégral](#)
- Hill, S.B., 1985. Redesigning the food system for sustainability. *Alternatives*, 12: 32-36. [Texte intégral](#)
- IBMA France - International Biocontrol Manufacturers' Association, 2014. Les acteurs du biocontrôle en France, 6 p. [Texte intégral](#)
- Lammerts van Bueren, E.T.; Struik, P.C.; Tiemens-Hulscher, M.; Jacobsen, E., 2003. Concepts of intrinsic value and integrity of plants in organic plant breeding and propagation. *Crop Science*, 43 (6): 1922-1929. [Texte intégral](#)
- Lammerts van Bueren, E.T.; Tiemens-Hulscher, M.; Struik, P.C., 2008. Cisgenesis does not solve the late blight problem of organic potato production: Alternative breeding strategies. *Potato Research*, 51 (1): 89-99. [Texte intégral](#)
- Lange, K., 2009. Institutional embeddedness and the strategic leeway of actors: the case of the German therapeutical biotech industry. *Socio-Economic Review*, 7 (2): 181-207. [Texte intégral](#)
- Lever, A., 2016. Réalités et perspectives du biocontrôle en France. *Colloque Biocontrôle IBMA France*. Paris (France), 2016/01/26, 14 p. [Texte intégral](#)
- Livi, C.; Jeannerat, H., 2015. Born to be sold: Start-ups as products and new territorial life cycles of industrialization. *European Planning Studies*, 23 (10): 1953-1974. [Texte intégral](#)
- Nuijten, E.; de Wit, J.; Janmaat, L.; Schmitt, A.; Tamm, L.; Lammerts van Bueren, E.T., 2017a. Understanding obstacles and opportunities for successful market introduction of crop varieties with resistance against major diseases. *Organic Agriculture*, sous presse. [Texte intégral](#)
- Nuijten, E.; Messmer, M.M.; van Bueren, E.T.L., 2017b. Concepts and strategies of organic plant breeding in light of novel breeding techniques. *Sustainability*, 9 (1): 19. [Texte intégral](#)
- OECD/Eurostat, 2015. Oslo Manual: Guidelines for collecting and interpreting innovation data, 3rd Edition, 162 p.
- Pacifico, D.; Paris, R., 2016. Effect of organic potato farming on human and environmental health and benefits from new plant breeding techniques. Is it only a matter of public acceptance? *Sustainability*, 8 (10): 1054. [Texte intégral](#)
- Padel, S., 2001. Conversion to organic farming: A typical example of the diffusion of an innovation? *Sociologia Ruralis*, 41 (1): 40-61. [Texte intégral](#)
- Rolland, B.; Fontaine, L.; Mailliard, A.; Gardet, O.; Heumez, E.; Walczak, P.; Le Champion, A.; Oury, F.-X., 2017. From selection to cultivation with the support of all stakeholders: the first registration in France of two winter bread wheat varieties after value for cultivation and use evaluation in organic farming systems. *Organic Agriculture*, 7 (1): 73-81. [Texte intégral](#)

- Singh, R.P.; Singh, P.K.; Rutkoski, J.; Hodson, D.P.; He, X.Y.; Jorgensen, L.N.; Hovmoller, M.S.; Huerta-Espino, J., 2016. Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. *Annual Review of Phytopathology*, 54: 303-322. [Texte intégral](#)
- Tiemens-Hulscher, M.; Lammerts van Bueren, E.T.; Hutten, R.C.B., 2012. Potato: Perspectives to breed for an organic crop ideotype. In: Lammerts Van Bueren ET, Myers JR, eds. *Organic Crop Breeding*. Wiley-Blackwell, 227-37. [Texte intégral](#)
- Van Damme, J.; Ansoms, A.; Baret, P.V., 2014. Agricultural innovation from above and from below: Confrontation and integration on Rwanda's Hills. *African Affairs*, 113 (450): 108-127. [Texte intégral](#)
- Vanloqueren, G.; Baret, P.V., 2008. Why are ecological, low-input, multi-resistant wheat cultivars slow to develop commercially? A Belgian agricultural 'lock-in' case study. *Ecological Economics*, 66 (2-3): 436-446. [Texte intégral](#)
- Vanloqueren, G.; Baret, P.V., 2009. How agricultural research systems shape a technological regime that develops genetic engineering but locks out agroecological innovations. *Research Policy*, 38 (6): 971-983. [Texte intégral](#)
- Vanwindekens, F.M.; Stilmant, D.; Baret, P.V., 2013. Development of a broadened cognitive mapping approach for analysing systems of practices in social-ecological systems. *Ecological Modelling*, 250: 352-362. [Texte intégral](#)

4.3. Eléments de conclusion

Un déficit majeur d'expérimentations systèmes pour valider des itinéraires sans cuivre

S'il existe un grand nombre d'essais factoriels testant individuellement des solutions alternatives au cuivre, la littérature ne recèle que très peu d'expérimentation systèmes permettant d'évaluer l'efficacité, mais aussi les performances vis-à-vis d'autres critères (temps de travail, bilan d'énergie, retour économique...) d'itinéraires complets de protection phytosanitaire sans cuivre. Ce déficit d'approches systémiques est dommageable, car le remplacement complet du cuivre impose, comme l'ont montré les études de leviers individuels, une intégration poussée de méthodes chacune à effets partiels, et une optimisation des combinaisons retenues.

Des potentiels de développement important d'innovations...

L'examen de la littérature scientifique comme les enquêtes menées auprès des industriels montre qu'un grand nombre de produits ou préparations candidates pour des applications dans le secteur du biocontrôle sont actuellement à l'étude ou en cours de développement. L'information sur ces travaux de R&D est toutefois trop partielle (confidentialité et protection de la propriété intellectuelle obligent) pour pouvoir disposer d'une vision consolidée du flux effectif de nouveautés (nouveaux principes actifs et nouvelles cibles) que l'on peut espérer voir arriver sur le marché dans les cinq prochaines années.

... mais des champs de recherche à explorer sur les modèles économiques sous-jacents...

Le développement espéré du marché du biocontrôle repose sur des acteurs industriels de taille et de structure variée, mais dont une majorité est constitué d'entreprise de petite taille et aux moyens financiers limités. Ceci pose donc la question de la prise en charge du développement technologique et des stratégies d'acteurs pour la mise sur le marché de produits innovants. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature étudiée de travail économique spécifique au secteur du biocontrôle, et avons donc mobilisé des éléments d'analyse plus génériques, issus de travaux dans d'autres secteurs de l'agriculture ou de la santé. Il serait néanmoins pertinent de conduire des études plus spécifiques, en particulier concernant les modèles économiques des petits industriels du biocontrôle, pour mieux comprendre les freins et leviers à l'innovation dans ce secteur en développement rapide.

... et donc sur les modes de diffusion de l'innovation technologique dans ce secteur

Une fois mises sur le marchés, les solutions nouvelles ne deviennent des innovations qu'une fois adoptées. Le cas des variétés résistantes montre que cette acceptabilité se heurte à de nombreuses difficultés, agronomiques (efficacité et durabilité de la résistance), économiques (lock-in technologique lié à la disponibilité de pesticides, compromis entre résistance et qualité alimentaire ou technologique des produits végétaux), voire liés aux processus de recherche pour l'innovation eux-mêmes (en particulier dans des modèles 'top down' prenant mal en compte les attentes et les savoir faire locaux). Dès lors, une co-conception des modes et procédés innovants avec les destinataires, actuellement peu pratiquée, est sans doute une voie important à explorer pour un changement plus rapide et plus profond des systèmes de protection des plantes.

5. Conclusions générales

Ce travail d'analyse approfondie des acquis scientifiques, mais aussi des manques actuels dans certains domaines, permet de dégager plusieurs conclusions importantes dans une perspective de réduction ou d'abandon des usages phytosanitaires du cuivre. Si les études disponibles privilégient l'agriculture biologique, plus affectée par les restrictions d'utilisation du cuivre et qui recherche donc plus activement des solutions alternatives, les enseignements tirés de cette expertise concernent également les autres formes d'agriculture conventionnelle ou modes de production agricole.

1 - Une masse considérable d'information disponible...

Cette expertise scientifique collective repose sur un corpus bibliographique très fourni : ce sont en effet plusieurs milliers de références du *Web of Science* que les équations de recherche initialement construites et affinées au fur et à mesure avec les différents experts ont permis d'identifier et d'extraire, auxquelles s'ajoute un corpus également conséquent (plusieurs centaines de références) issu de la littérature technique. Le corpus finalement mobilisé dans l'expertise est constitué de plus de 900 références scientifiques et d'environ 70 documents techniques. La recherche, tant académique qu'appliquée, est active pour l'identification et l'évaluation de solutions phytosanitaires alternatives à l'emploi intensif de pesticides conventionnels, dont le cuivre, et les résultats sont ainsi potentiellement transposables à d'autres pesticides ciblant les mêmes pathogènes.

... mais très inégalement répartie entre les champs de recherche et de développement pertinents

Il est très notable de remarquer que l'essentiel des efforts porte sur la caractérisation de leviers ou pratiques individuels (i.e. non intégrés ou combinés dans un système de production). Ces leviers sont ainsi pensés comme des moyens de substitution aux applications chimiques, alors que les travaux de conception, de validation ou d'évaluation multicritère de systèmes de protection intégrée restent très (et certainement trop) peu nombreux. Les travaux se placent donc actuellement beaucoup plus dans une optique de substitution (remplacer du cuivre par un produit ou une pratique unique alternative) que dans une perspective de re-conception des systèmes de production ou de protection.

2 - Des solutions isolées à effets partiels...

Cette expertise a été l'occasion d'établir un inventaire complet des alternatives disponibles dans des stratégies de substitution au cuivre, et de rassembler les données existantes concernant leur niveau d'efficacité observé. Elle souligne le potentiel, mais aussi les limites actuelles de ces alternatives, qui peuvent être regroupées en trois grands types.

A) Les méthodes à action directe sur l'organisme pathogène lui-même, telles que :

- L'emploi **d'agents microbiens de biocontrôle**. Ces microorganismes, objets de nombreux travaux de recherche, peuvent agir directement sur les agents pathogènes, par antagonisme, hyperparasitisme ou compétition écologique. Outre leur effet direct, certains ont également la propriété de stimuler les défenses des plantes. Du fait de leurs caractéristiques particulières (organismes vivants), leur déploiement est plus complexe que l'application de molécules chimiques, ce qui peut entraver leur adoption et favoriser la variabilité de leur efficacité au champ. Les travaux récents s'attachent donc à déterminer les conditions optimales d'utilisation de ces produits et à identifier des souches à fort potentiel par une exploration des microbiotes complets présents au voisinage des plantes ou organes à protéger.

L'utilisation phytosanitaire de ces produits à base de microorganismes nécessite par ailleurs un processus long et coûteux de mise sur le marché. Il existe actuellement peu de produits homologués contre les agents pathogènes ciblés par le cuivre, et les souches ou espèces encore au stade de la recherche d'amont sont très loin de couvrir les manques et les besoins. Il y a donc encore peu de pistes réellement sérieuses et avérées pour remplacer le cuivre par des agents microbiens de biocontrôle.

- L'utilisation de **préparations ou d'extraits naturels à activité biocide** fait également l'objet de nombreux travaux. De composition souvent complexe, ces préparations ont souvent, outre leur activité biocide, une action de stimulation des défenses des plantes (cas de beaucoup d'huiles essentielles). Leur forte activité antimicrobienne en conditions contrôlées en fait des candidats sérieux pour se substituer au cuivre, mais leur formulation reste difficile. De même, certains effets indésirables sur les produits récoltés, et des interrogations sur le statut de certaines préparations vis-à-vis des cahiers des charges de l'AB rendent leur emploi parfois problématique.

B) L'utilisation des capacités de résistance des plantes elles-mêmes, que ces résistances soient constitutives ou induites après infection ou stimulation exogène :

- Des **variétés résistantes**, issues de programmes de création variétale ciblés et exploitant les ressources génétiques de l'espèce cultivée ou d'espèces apparentées, sont disponibles et efficaces vis-à-vis de beaucoup des maladies ciblées par le cuivre, y compris celles qui représentent actuellement une forte proportion des emplois de pesticides cupriques (mildiou de la pomme de terre, mildiou de la vigne, tavelure du pommier...). Ces variétés présentent soit des résistances complètes, à déterminisme génétique souvent simple et se traduisant par une absence complète de symptômes ou par de petites nécroses localisées aux points d'infection (réactions hypersensibles), soit des résistances partielles (ou quantitatives), à déterminisme génétique le plus souvent complexe (nombreux *loci* ou QTL) et causant un ralentissement ou une diminution plutôt qu'une absence de développement épidémique.

Malgré cette disponibilité de matériel végétal résistant, son usage en pratique reste souvent marginal. Quatre réserves principales émises par les utilisateurs expliquent cette situation apparemment paradoxale : 1) des incertitudes sur **le niveau d'efficacité et de durabilité de ces résistances au champ**, en particulier pour les résistances quantitatives, et même si ces caractéristiques peuvent être renforcées par une complexification des constructions génétiques à l'échelle des plantes individuelles (pyramidage de gènes ou de QTL dans un même génotype) ou des peuplements végétaux (associations de variétés ou d'espèces dans une même parcelle) ; 2) des **préoccupations sur les performances de certaines variétés résistantes vis-à-vis d'autres critères agronomiques** (rendement, précocité) **ou d'utilisation** (qualité gustative, valeur alimentaire) ; 3) de possibles **conflits de valeurs sur l'origine et les modes de sélection des génotypes résistants**, notamment (mais pas uniquement) en AB concernant l'emploi des outils du génie génétique (transformation génétique, édition du génome), qui limitent de fait l'utilisation de variétés dérivant, ou même soupçonnées de dériver, de la mobilisation de ces technologies dans le processus d'obtention ; et 4) des **interrogations sur l'opportunité de changer de types variétaux alors que des solutions autres que la résistance variétale permettent de gérer l'état sanitaire des cultures** (en particulier les pesticides, y compris le cuivre), en particulier dans le cas de productions pour lesquelles le choix variétal est imposé par des systèmes de qualité (type AOP). Ce verrouillage socio-technique (*lock-in*) est observable non seulement dans les systèmes productifs de nos pays, mais aussi dans les agricultures en développement, comme l'ont montré plusieurs études récentes.

- Les **stimulateurs de défense des plantes** (SDP) font actuellement l'objet de recherches très actives. De très nombreux produits ou molécules possédant une activité biologique avérée en conditions de laboratoire ont ainsi été identifiés. Beaucoup d'entre eux (phosphites, extraits de microorganismes...) semblent avoir un mode d'action multiple, avec à la fois des effets d'induction de défense et des effets biocides (cas en particulier des phosphites) ou perturbateurs directs. Si ces molécules semblent souvent très actives en conditions confinées et contrôlées de laboratoire, le transfert de cette activité au champ s'avère en général très problématique, avec des protections conférées faibles ou très aléatoires/irrégulières. Cela peut provenir de difficultés de formulation (les produits doivent pouvoir pénétrer la plante pour y être biodisponibles et perçus), de positionnement (un stimulateur de défense doit forcément être appliqué en amont de l'infection, alors que beaucoup de biocides sont plus efficaces lorsqu'ils sont appliqués en présence du parasite visé lui-même), de rémanence d'action, voire de méthodologie d'évaluation. Or ces problématiques restent peu étudiées, l'essentiel des travaux étant

actuellement dédié à la recherche de molécules ou de produits à efficacité démontrable au laboratoire. Notons enfin que, comme pour d'autres produits de biocontrôle, tous les SDP ne sont pas utilisables en agriculture biologique : c'est en particulier le cas des phosphites.

- Les méthodes basées sur l'**homéopathie** ou l'**isothérapie** semblent d'une efficacité très discutable, et ne constituent sans doute pas une alternative crédible aux autres possibilités. Elles ne font d'ailleurs l'objet que de très rares publications scientifiques et techniques, et très peu de données scientifiquement évaluables sont actuellement disponibles les concernant.

C) La mise en œuvre de pratiques agronomiques...

- ... **pour lutter contre les infections primaires**. Plusieurs **techniques physiques** permettent de limiter la survie de l'inoculum résiduel dans les parcelles (élimination des résidus de culture infectés, gestion des repousses...), d'empêcher son accès aux organes productifs (enfouissement, bâchage, sélection sanitaire des semences et plants) ou de limiter la germination de l'inoculum et la contamination des organes végétaux (bâches anti-pluie). Elles s'avèrent très efficaces, mais sont souvent contraignantes pour le producteur. Ainsi, par exemple, les bâches de protection des arbres fruitiers contre la pluie sont assez coûteuses (même si ce coût peut être atténué lorsqu'elles sont couplées à des filets anti-grêle et/ou anti-insectes, déjà largement utilisés), et peuvent être endommagées par des forts coups de vent.
- ... **pour lutter contre les contaminations secondaires et limiter le développement épidémique**. La **diversification spatiale et temporelle des variétés** dans les parcelles (associations de variétés ou d'espèces pour freiner les infections secondaires), et l'**organisation des paysages** (mosaïques paysagères, successions culturales), visent la gestion des infections secondaires. Elles sont importantes pour beaucoup de maladies épidémiques à grand rayon de dispersion.

... mais encore insuffisamment intégrées au sein de systèmes intégrés de protection des plantes

Si les évaluations de nouveaux produits ou préparations foisonnent actuellement, force est de constater que très peu d'outils d'accompagnement et de pilotage spécifiques sont aujourd'hui développés ou en cours de développement. C'est le cas pour la mise au point d'outils d'aide à la décision (OAD) spécifiquement dédiés au biocontrôle (*cf. supra*), mais aussi pour l'évaluation de la réponse des génotypes végétaux à ces nouvelles préparations.

Par ailleurs, le niveau très partiel d'efficacité de la plupart de ces leviers impose de les insérer dans des stratégies intégrées de protection phytosanitaire, et non pas de les utiliser comme éléments isolés, individuellement substituables aux applications cupriques. Or il n'existe encore aujourd'hui que très peu de références et données scientifiquement évaluables sur des systèmes intégrés (y compris à dimension paysagère, comme l'agroforesterie). Enfin, faute de disposer de modèles paramétrés de manière adéquate et suffisamment précise, la conception et l'évaluation de tels systèmes restent difficiles.

3 - Se passer du cuivre : des marges de manœuvres considérables

► Une forte réduction des dosages de cuivre est possible, sans autre ajustement.

Ainsi, un grand nombre d'études sur des pathosystèmes très variés (mildious de la pomme de terre ou de la vigne, tavelure du pommier...) montrent qu'une diminution de moitié, voire plus, des quantités appliquées, le plus souvent en conservant une cadence d'applications identique mais en réduisant fortement les doses à chaque passage, permet dans la plupart des cas une efficacité identique ou très comparable à celle obtenue avec une utilisation à pleines doses. Ainsi, une protection très satisfaisante vis-à-vis de ces parasites peut être fournie par l'emploi de 1,5 kg de cuivre métal par ha et par an, contre 3 kg dans les programmes « standard » et 6 dans les dispositions réglementaires, à condition toutefois que la pression de maladie reste limitée. De ce fait, une réduction significative de la quantité de cuivre autorisée ne se traduirait en général pas par une impasse phytosanitaire ou une mise en péril des productions, sauf en cas de très forte pression de maladie.

► Des systèmes expérimentaux sans cuivre sont efficaces...

Quelques expérimentations pilotes, en particulier dans le cadre de projets européens comme Blight Mop, RepCo ou Co-Free, ont permis de montrer que des systèmes complexes, associant plusieurs leviers (résistance variétale, SDP, pratiques agronomiques comme les associations végétales, prophylaxie...) peuvent présenter, en conditions de station expérimentale voire (beaucoup plus rarement) d'exploitations agricoles, des efficacités de contrôle des maladies équivalentes à celle d'un programme de protection classique basé sur le cuivre. Le succès de ce type de conduite alternative semble toutefois moins difficile à atteindre et à répéter en cultures annuelles qu'en productions pérennes (arbres fruitiers, vigne), et là où il existe peu d'obstacles à l'emploi de résistances variétales (donc hors AOP par exemple). Il faut néanmoins noter que les efficacités observées sont très variables, et que les conclusions ci-dessus restent préliminaires, faute d'un échantillonnage suffisamment étendu de cas d'étude.

... mais leur efficacité dépend fortement des composantes de ces systèmes...

Les expérimentations mentionnées plus haut montrent que la résistance variétale est indispensable à l'efficacité de tout système de protection sans cuivre. Elle peut d'ailleurs s'accompagner de stratégies d'utilisation permettant soit de renforcer son efficacité, soit de protéger sa durabilité (associations variétales et associations d'espèces, mosaïques paysagères...). Elle se trouve utilement renforcée par des mesures prophylactiques visant soit à éliminer l'inoculum résidant dans les parcelles (ramassage ou broyage des débris végétaux infectés), soit à empêcher l'accès de cet inoculum aux organes sensibles (bâches), soit à diminuer la germination de cet inoculum. En revanche, la gestion de la fertilisation (forme ou quantité), comme le recours à des préparations biodynamiques ou isothérapeutiques, se sont montrées généralement peu efficaces.

... et leur généralisation ou extension suppose des efforts tout au long des filières

De tels systèmes, qui introduisent potentiellement des niveaux majeurs de rupture, requièrent pour être adoptés un ajustement important tout au long des filières (débouchés pour les cultures orphelines insérées dans les successions ; réseaux d'approvisionnement ; valorisation des produits issus d'itinéraires techniques sans cuivre...). Certaines démarches intéressantes, comme le développement de « clubs variétaux » pour promouvoir diverses variétés résistantes, mériteraient sans doute une attention plus soutenue.

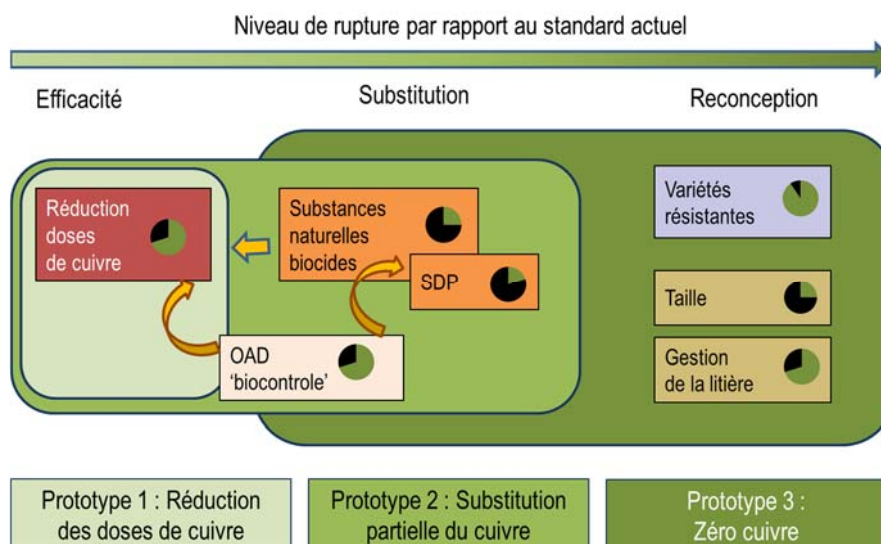
► Des prototypes à imaginer... et à tester ?

Les éléments collectés dans les différentes parties de cette expertise permettent de se livrer à un exercice, purement intellectuel à ce stade, de construction de prototypes de systèmes de protection, en regard d'objectifs spécifiques à atteindre : par exemple, s'en tenir à une simple substitution de produits cupriques sans modifier les autres éléments du système, viser une efficacité maximale sans utilisation de cuivre, voire (pourquoi pas ?) inventer des systèmes efficaces et durables sans recours au cuivre. Nous avons tenté cet exercice pour les trois pathosystèmes sur lesquels le plus de références sont disponibles.

Pour construire ces prototypes, nous avons adopté la démarche suivante : i) disposer le long d'un gradient de rupture par rapport aux pratiques actuelles les leviers disponibles en culture (efficacité ou substitution) ou potentiellement utilisables sur la base de travaux de laboratoire ou d'expérimentations préliminaires (reconception), en indiquant pour chacun leur efficacité individuelle attendue par rapport à une absence totale d'intervention (témoin non traité) ; ii) spécifier les objectifs visés, en dessinant pour chaque pathosystème trois scénarios d'ambition croissante par rapport à l'élimination du cuivre, et iii) identifier les combinaisons intégrables pour approcher au mieux les exigences de ces objectifs. Faute d'éléments concrets, nous n'avons pris en compte ni les coûts qu'engendrerait la mise en œuvre de chacun de ces prototypes, ni leurs conséquences pour la gestion des autres éléments du complexe parasite.

• Cas 1 : Mildiou de la vigne

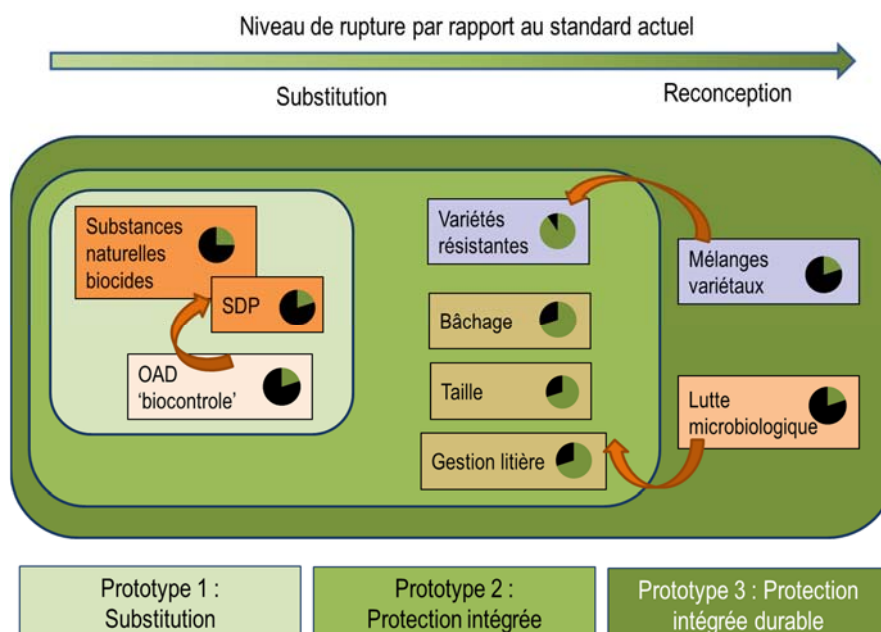
Il s'agit sans doute de la situation la plus délicate des trois envisagées, du fait de la disponibilité d'un assez faible nombre de leviers alternatifs, dont certains (cépages résistants par exemple) sont aussi difficiles à introduire rapidement, et plus encore à généraliser, au sein des systèmes.



Le premier prototype envisagé vise donc une protection à faible ou très faible utilisation de cuivre. Il repose pour l'essentiel sur une réduction directe des doses de cuivre, avec l'appui d'outils d'aide à la décision (OAD type Mildium) pour choisir au mieux les doses et dates d'intervention. La réduction d'emploi du cuivre pourra être renforcée par l'apport de SDP ou de préparations biocides, qui pourront se substituer à certains des traitements au cuivre (prototype 2, substitution partielle). Enfin, l'objectif d'une protection totalement exempte de cuivre devra impérativement mobiliser, outre les solutions de biocontrôle du prototype précédent, l'emploi de cépages résistants, mais aussi des interventions à visée prophylactique, comme l'élimination des litières infectées par ramassage ou enfouissement, ce que très peu de producteurs semblent faire aujourd'hui.

• Cas 2 : Tavelure du pommier

Il s'agit là, *a contrario*, du cas pour lequel le plus grand nombre de leviers sont disponibles. C'est pourquoi tous les prototypes ont été construits en excluant tout recours au cuivre.



Le premier prototype correspond à un verger de variété sensible à la tavelure mais à fort intérêt commercial, dans lequel l'objectif est simplement de substituer aux traitements cupriques des produits de type biocontrôle (SDP ou biocides) positionnés à l'aide d'un OAD spécifique. Chacun de ces leviers ne procurant qu'une efficacité individuelle

limitée, il est probable qu'un tel système serait peu satisfaisant en termes d'efficacité de protection, sauf en situation récurrente de très faible pression de maladie.

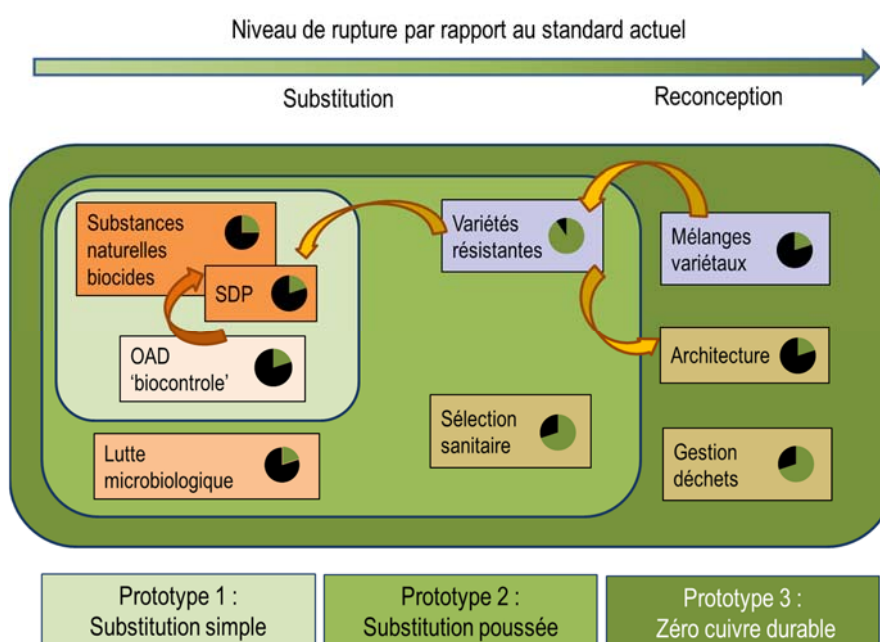
Le second prototype vise à une efficacité maximale sans cuivre. Il associe donc aux solutions employées dans le scénario précédent l'addition d'un ensemble de pratiques prophylactiques permettant de limiter fortement la pression d'inoculum dans la parcelle : bâchage, retrait de la litière sur l'inter-rang et enfouissement de la litière sur le rang pour limiter les émissions primaires d'ascospores, mode de conduite des arbres favorisant une forme aérée, qui limite les durées d'humectation des organes et la croissance estivale des pousses pour supprimer la présence de jeunes feuilles sensibles permettant la multiplication de l'inoculum secondaire. Deux variantes de ce prototype sont envisageables en fonction du niveau de sensibilité de la variété :

- pour des variétés sensibles ou assez sensibles à la tavelure (y compris les variétés initialement à résistance complète « Vf » dans les zones où celle-ci est contournée par le pathogène), l'utilisation de protection physique apparaît indispensable (bâches anti-pluie) ;
- pour des variétés à résistance partielle à la tavelure (ou variétés à résistance complète « Vf » dans les zones indemnes de souches virulentes), les protections physiques (coûteuses et contraignantes) ne sont pas nécessaires, sauf pour éventuellement gérer d'autres pathogènes (maladies de conservation par exemple).

Enfin, un troisième scénario (efficacité durable) vise à renforcer les points potentiellement critiques du prototype précédent, à savoir le risque de contournement des résistances variétales (*via* des mélanges variétaux sur le rang) et celui d'apports exogènes d'inoculum, *via* une lutte microbiologique par hyperparasitisme.

• Cas 3 : Mildiou de la pomme de terre

Comme dans le cas précédent, tous les prototypes ont été construits en excluant tout recours au cuivre.



Dans le premier prototype, l'objectif est simplement de substituer aux traitements cupriques des produits de type biocontrôle (SDP ou biocides) positionnés à l'aide d'un OAD spécifique. Comme vis-à-vis de la tavelure, l'efficacité individuelle limitée de chaque solution individuelle rendrait probablement un tel prototype insuffisant en termes d'efficacité, en particulier dans des environnements climatiquement très favorables au parasite. Un niveau plus important de substitution, faisant en particulier appel aux variétés les plus résistantes du catalogue variétal et à une sélection sanitaire rigoureuse, en particulier des plants autoproduits sans certification, devrait pallier ce manque d'efficacité, mais reste vulnérable à la fragilité de la plupart des résistances variétales très efficaces. Dès lors, un scénario 'zéro cuivre durable' renforçant cette résistance par d'autres mécanismes (architecture défavorable à l'infection, mélanges variétaux, réduction supplémentaire de la pression parasitaire par une gestion efficace des tas de déchets à proximité des parcelles) devrait idéalement être mis en place.

4 - Plusieurs domaines insuffisamment explorés en recherche, mais cruciaux dans une perspective d'élimination complète du cuivre

Comme explicité au paragraphe précédent, imaginer un futur phytosanitaire sans cuivre supposera le plus souvent un réaménagement de fond des systèmes de protection, et plus largement de production végétale. Or l'analyse fournie par le présent rapport montre que trois grands champs de recherche, indispensables à cette re-conception des systèmes, sont aujourd'hui très insuffisamment investis par les communautés scientifiques spécialisées.

Le premier est d'ordre phytopathologique. Il concerne i) le **développement d'outils de pilotage spécifiques aux méthodes alternatives** (par exemple des Outils d'Aide à la Décision adaptés aux spécificités d'action des stimulateurs de défense des plantes (SDP) ou des agents de lutte microbiologique), ii) **la prise en compte non plus de bioagresseurs uniques, mais de complexes de bioagresseurs d'une même culture** dans des stratégies de protection intégrée, et iii) **l'évaluation de la durabilité des leviers alternatifs et/ou des stratégies les incluant**.

Le deuxième domaine de recherche méritant un investissement supplémentaire relève de l'agronomie systémique. Cela inclut en particulier le développement de **méthodes et outils de conception de systèmes de protection innovants avec peu ou pas de recours aux pesticides de synthèse et cupriques** (règles d'assemblage des leviers techniques pour les choix stratégiques, règles de décision pour les interventions tactiques), mais aussi **d'évaluation de long terme de tels systèmes intégrés**. Quelques travaux pionniers ont commencé à explorer ces questions, par exemple au sein des réseaux DEPHY, mais ils restent rares et cantonnés à des cas relativement spécifiques (essentiellement des cultures pérennes ou des plantes industrielles de grande culture, très peu les cultures maraîchères ou spécialisées). L'application de ces démarches aux cas de systèmes sans cuivre reste donc largement à entreprendre.

Enfin, le troisième domaine encore insuffisamment exploré se situe dans le champ des sciences économiques, plus particulièrement dans le domaine de l'analyse des stratégies industrielles déployées en amont de l'agriculture. Il s'agit de **l'analyse de l'impact sur la disponibilité et la diffusion des innovations des stratégies industrielles, en fonction des structures de marché** (marché de masse ou marché de niche) **et du poids des acteurs industriels concernés** (grands groupes de l'agrochimie *versus* micro-entreprises ou start-up). On peut en effet émettre l'hypothèse que la surface financière très limitée des start-up, qui se lancent sur le marché des produits de biocontrôle en favorisant en général l'exploitation de ressources issues de la recherche publique et donc non protégeables, restreint fortement à la fois leurs capacité de R&D et de marketing, et les cantonne à une homologation *a minima* (par exemple comme « biostimulant », c'est-à-dire « fertilisant », plutôt que comme produits de protection des plantes) et à la distribution essentiellement de produits déjà éprouvés. *A contrario*, les grands groupes de la chimie phytosanitaire, entrés plus ou moins récemment sur le marché du biocontrôle *via* le rachat de start-up ou de PME spécialisées, pourraient avoir des stratégies plus globales et des moyens financiers plus étendus pour assurer le développement et la promotion de ces solutions. Il serait donc très pertinent que des économistes et des sociologues de l'innovation se penchent activement sur cette question, pour voir si ces hypothèses peuvent être confirmées tant théoriquement qu'empiriquement dans le cas du biocontrôle, ou si d'autres facteurs plus importants sont en action.

5 - Des enseignements à tirer depuis et vers les systèmes dits « conventionnels »

Les opportunités et freins au développement des méthodes et systèmes alternatifs à l'utilisation du cuivre en agriculture biologique sont identiques à celles et ceux relatifs aux alternatives aux pesticides de synthèse dans les autres formes d'agriculture, et les solutions analysées ici sont le plus souvent les mêmes (variétés résistantes, biocontrôle, utilisation accrue de la prophylaxie sanitaire...). Les questions posées sont également identiques, concernant le niveau de rupture dans les systèmes de protection phytosanitaire, les possibilités et difficultés d'assemblage de leviers techniques à efficacité partielle ou transitoire au sein d'itinéraires intégrés de protection des cultures, mais aussi les conséquences sur l'organisation des activités et des filières, l'acceptabilité des innovations ou la capacité à surmonter les verrouillages socio-techniques. C'est pourquoi agriculture biologique et autres formes d'agriculture auraient des bénéfices mutuels à tirer d'approches plus concertées de recherche sur ces différents thèmes, quitte à en transposer ensuite les résultats génériques aux spécificité de chaque système de production.

Annexe. Présentation et analyse bibliométrique du corpus du rapport d'expertise

A.-S. Grenier, V. Decognet

L'ESCO est basée sur l'analyse critique des publications scientifiques internationales référencées dans les bases de données internationales afin de produire une synthèse des connaissances scientifiques certifiées.

La littérature citée dans le présent rapport, et qui étaye les conclusions de l'expertise, est issue d'un travail de sélection des références pertinentes par les experts, à partir de corpus bibliographiques constitués spécifiquement pour chaque thématique de l'ESCO sur la base de règles communes à tous les experts.

Deux documentalistes de l'INRA, Anne-Sophie Grenier (INRA Rennes) et Véronique Decognet (INRA Avignon) ont apporté leur appui à cette ESCo. Leur contribution a consisté à :

- apporter des informations pour la qualification des experts,
- travailler sur les équations de recherche bibliographique et fournir les corpus bibliographiques aux experts,
- formaliser les listes de références bibliographiques des différents chapitres,
- analyser le corpus bibliographique cité dans le rapport d'expertise.

1. Appui à la qualification des experts

L'expertise est conduite par un collectif scientifique constitué d'experts dans les thématiques afférentes à l'ESCO. Pour identifier ces experts, les documentalistes ont recherché les auteurs travaillant sur le sujet dans deux bases de données bibliographiques internationales (Web of Science™ Core collection (WoS) et CAB®) sur la période 1975-2015. Les équations de recherche ont été établies à partir de mots-clés fournis par le pilote scientifique de l'ESCO (Didier Andrivon) et progressivement améliorées à travers un processus itératif d'échanges entre les documentalistes et Didier Andrivon.

La langue française étant un critère nécessaire pour la qualification des experts, seuls les auteurs travaillant au sein d'institutions francophones ont été retenus. Les documentalistes ont alors établi une liste des principaux auteurs et fourni divers indicateurs (nombre de publications, discipline de l'auteur définie par des mots-clés, profil ResearchGate) au pilote de l'ESCO.

2. Constitution des corpus documentaires des experts

2.1. Stratégie générale de constitution des corpus

La constitution des corpus ne vise pas à l'exhaustivité mais à la pertinence des références par rapport au sujet. Les descripteurs utilisés pour les requêtes dans le WoS et les CAB, lors de l'étape de qualification des experts, ont généré des corpus avec un volume trop important de références. Aussi, lors de la première réunion plénière de l'ESCO en avril 2016, il a été décidé de :

- se focaliser sur la période de publication 2000-2016,
- restreindre les corpus aux publications relatives aux cultures bénéficiant aujourd'hui de l'homologation d'au moins un produit contenant du cuivre (traitements aériens ou de semences). La liste de ces cultures a été établie à partir du site, E-Phy (<https://ephy.anses.fr>)⁵.

Les corpus documentaires ont été construits à partir de requêtes uniquement dans le WoS, l'INRA n'ayant pas renouvelé son abonnement aux CAB abstract en 2016. L'interrogation du WoS a porté sur le champ "Topic", correspondant à une recherche simultanée dans les mots du titre, du résumé, des mots-clés des auteurs et des *Keywords Plus* (mots-clés générés automatiquement par le WoS à partir des titres des références bibliographiques des articles).

La constitution des corpus documentaires s'est déroulée en deux étapes :

⁵ ANSES - Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation. E-phy : Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages, des matières fertilisantes et des supports de culture autorisés en France. <https://ephy.anses.fr>

- en limitant les corpus aux *reviews*, dans un premier temps, pour disposer de corpus d'une taille raisonnable et identifier les publications faisant référence sur le périmètre de l'ESCO,
- en élargissant ensuite la requête à tous les types de documents inclus dans le WoS (articles primaires, *reviews*, chapitres d'ouvrages, actes de congrès). A ce niveau, les corpus générés présentaient un volume de références trop important et, de plus, des références jugées non pertinentes par les experts. En effet, la recherche sur le champ "Topic" du WoS engendre des résultats parasites dus au fait que certaines publications ne comportent les termes des équations de recherche que dans le champ *Keyword plus*. Ces références ont alors été éliminées des corpus à l'aide du logiciel Sphinx (voir section 3.3).

Les références bibliographiques correspondant à chaque domaine de l'expertise ont été exportées dans les formats compatibles avec les logiciels de gestion documentaire EndNote®, Zotero ou Mendeley. Ainsi, chaque expert a pu disposer d'une base spécifique à sa thématique.

2.2. Equations de recherche

Une équation de recherche a été établie pour chacune des thématiques couvertes par l'ESCO à partir de mots-clés fournis par les experts et progressivement améliorée à travers des échanges réitérés entre les documentalistes et les experts. A chaque étape, la validité des corpus est testée à l'aide de publications de référence fournies par les experts.

De plus, une équation "cultures" est construite sur la base des cultures bénéficiant aujourd'hui de l'homologation d'au moins un produit contenant du cuivre (traitements aériens ou de semences) (source : <https://ephy.anses.fr/>, site consulté en avril 2016).

L'équation spécifique à chaque thématique de l'expertise est couplée à l'équation "cultures" pour constituer les corpus de *reviews* spécifiques à chaque expert. Pour l'étape de constitution des corpus composés de tous les types de documents référencés dans le WoS, la requête comporte un niveau de crible supplémentaire. La recherche est alors restreinte à une liste de pathogènes établie par les experts. Cet affinage a été réalisé pour les différentes thématiques de l'ESCO, excepté celle relative à "Conduite des couverts - Systèmes de culture".

• Conduite des couverts - Systèmes de culture

TS=((copper* OR Cu) AND ("organic farm*" OR "organic agricultur*" OR "organic culture*" OR "sustainable agricultur*" OR "organic practice*" OR "sustainable management*")) OR ((sanitation* OR "cultivar mixture*" OR "anti-rain sheet*") AND (bacteri* OR fungus OR fungi OR fungal OR fungicide* OR oomycete*))

• SDP

TS=("activation of defen?e mechanism*" OR "application of natural substance*" OR "beneficial organism*" OR "bacterial antagonist*" OR "bio-fumigant*" OR "biofumigant*" OR "biofumigation*" OR "bio-fumigation*" OR "biofungicide*" OR "biopesticide*" OR "bioprotective agent*" OR "bioprotector effect*" OR "defen?e hormone*" OR "eliciting induced resistance*" OR "green leaf volatile*" OR "volatile organic compound*" OR "induce defen?e reaction*" OR "induced plant disease resistance*" OR "induced resistance*" OR "induced systemic resistance*" OR "induction of resistance*" OR "integrated pest management*" OR "microbial control*" OR "mycoparasitic fung*" OR "natural control*" OR "plant resistance inducer*" OR "plant defen?e inducer*" OR "soil suppressiveness" OR "systemic acquired resistance*" OR "plant defen?e activator*" OR "plant defen?e elicitor*" OR (priming AND "plant defen?e*") OR "priming of plant defen?e*")

OR

TS=((resistan* OR control*) AND ("Bion 50 WG" OR benzothiadiazole OR "acibenzolar-S-Methyl" OR Isotianil OR "Isonicotinic acid" OR "Salicylic acid" OR "Jasmonic acid" OR Laminarin OR Chitosan OR oligosaccharid*))

• Agents de biocontrôle

TS(("biological control*" OR biocontrol*) AND (bacteri* OR fungi OR fungus OR oomycete*))

• Biocides

TS=((("plant extract*" OR "natural extract*" OR "microbial extract*" OR "wood extract*" OR "metabolite extract*" OR "botanical" OR "natural product*" OR "mineral" OR "natural compound*" OR "antifungal compound*" OR "antibacterial compound*") AND (antifungal OR antibacterial OR biocide* OR control* OR pesticide* OR biopesticide*)) AND ("crop protection" OR pathogen* OR "integrated management" OR "disease management"))

• Résistances variétales

TS(("genetic resistan*" OR "resistance gene*" OR "cultivar resistan*" OR "resistant cultivar*" OR "partial resistan*" OR "quantitative resistan*" OR "qualitative resistan*" OR "total resistan*" OR "disease resistan*" OR "quantitative disease resistan*" OR "qualitative disease resistan*" OR QTL OR QTLs OR "quantitative trait loci") AND (efficac* OR efficienc* OR protect* OR durability OR durable OR "disease management" OR "disease control*" OR erosion OR breakdown OR overcom*))

• Pathogènes

TS=("downy mildew" OR "plasmopara viticola" OR "european canker" OR "nectria galligena" OR alternaria OR "peach leaf curl" OR "peach leaf roll" OR taphrina OR "apple scab" OR "venturia inaequalis" OR "fire blight" OR "bacterial disease" OR "bacterial diseases" OR

Phytophthora OR Bremia OR Monilia OR Monilinia OR "late blight" OR Pseudomonas OR Xanthomonas OR Coryneum OR Fusicoccum OR "sooty blotch" OR "fly speck" OR "black rot" OR rust)

- **Cultures**

TS=(beet OR Beets OR "Beta vulgaris" OR Chard OR Chards OR Cabbage OR Cabbages OR Kohlrabi OR Cauliflower OR Cauliflowers OR Turnip OR Turnips OR Broccoli OR Broccolis OR "Brassica oleracea" OR "Brassica rapa" OR Artichoke OR Artichokes OR "Cynara cardunculus" OR "Cynara syriaca" OR "Cynara scolymus" OR "Cynara sibthorpiana" OR Cardoon OR Cardoons OR Carrot OR Carrots OR Daucus OR ((Potato OR Potatoes OR "Solanum tuberosum") NOT ("sweet potato" OR "sweet potatoes")) OR Tomato OR Tomatoes OR "Lycopersicon esculentum" OR "Lycopersicon lycopersicum" OR "Solanum lycopersicum" OR Melon OR Melons OR "Cucumis melo" OR Endive* OR "Cichorium endivia" OR Chicory OR Chicories OR Lettuce OR Lettuces OR "Lactuca sativa" OR Salad OR Salads OR "Allium cepa" OR Onion OR Onions OR "Allium porrum" OR Leek OR Leeks OR "Apium graveolens" OR Celery OR Fragaria OR Strawberries OR Strawberry OR Actinidia OR Kiwi OR Kiwis OR Kiwifruit OR Kiwifruits OR Pyrus OR Pear OR Pears OR Apple OR Apples OR "Malus domestica" OR "Malus x domestica" OR "Malus pumila" OR Kumquat OR Kumquats OR "Fortunella japonica" OR Citrus OR Lemon OR Lemons OR Pomelo OR Pomelos OR Pommelo OR Pommelos OR Pummelo OR Pummelos OR Mandarin OR Mandarins OR Tangerine OR Tangerines OR Clementine OR Clementines OR Grapefruit OR Grapefruits OR Citrange OR Citranges OR "Citroncirus webberi" OR ((Orange OR Oranges) NOT "methyl orange") OR Prunus OR "Prune fruit" OR "Prune fruits" OR "Prune tree" OR "Prune trees" OR Plum OR Plums OR Peach OR Peaches OR Nectarine OR Nectarines OR Cherries OR Cherry OR Amygdalus OR Almond OR Almonds OR Apricot OR Apricots OR Armeniaca OR Corylus OR Walnut OR Walnuts OR Nut OR Nuts OR Hazelnut* OR Hazel OR Hazels OR Olive OR Olives OR Olea OR "Humulus lupulus" OR Hop OR Grape OR Grapes OR Grapevine OR Grapevines OR "Vitis vinifera" OR ((seed OR seeds) AND ("secale cereale" OR triticum* OR wheat OR rye)))

3. Bases de données et outils d'analyse

3.1. Analyses

Les analyses sont conduites sur des nombres variables de références selon les outils et logiciels d'analyse (Tableau 1). Sur les 992 références citées dans le rapport d'expertise, 884 correspondent à des articles à comité de lecture (articles, *reviews*, articles de congrès ISHS) dont 878 sont indexées dans le WoS. Cette base de données fournit entre autres des indicateurs sur les revues de publication, les WoS categories, les institutions des auteurs. Son utilisation permet aussi de disposer de références normalisées qui peuvent être exportées dans le logiciel Sphinx pour identifier les principaux pathogènes et espèces végétales cités dans les références bibliographiques du rapport d'expertise. Les notoriétés des revues ayant publié les articles cités dans le rapport sont analysées seulement pour 841 des 878 articles à comité de lecture, car elles ne sont disponibles que pour les années 1994 à 2016. De même, les tops de citations sont calculés pour seulement 579 articles car cet indicateur n'a été développé qu'à partir de 2008.

Tableau 1. Nombre de références analysées par type d'analyse

Nombre de références analysées	Analyses
992 références citées par les experts	Nombre de références par chapitre et par année (Figures 1 et 3) Typologie des références (Tableau 2, Figure 2) Principaux auteurs des références (Tableaux 3 et 4)
878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS (articles primaires, reviews, articles de congrès ISHS)	Nombre de références par année (Figure 3) Répartition géographique des auteurs des publications (Figures 4, 5 et 6) Principales revues à comité de lecture et WoS categories de ces revues (Figure 7 et Tableau 5) Espèces végétales et pathogènes cités (Figures 10 et 11)
841 articles à comité de lecture référencés dans le WoS	Notoriétés des revues de publications (Figure 8)
579 articles à comité de lecture référencés dans le WoS	Tops des citations (Figure 9)

3.2. Bases bibliographiques scientifiques

- **Web of Science™ Core collection**. Produite par Clarivate Analytics, c'est "la" base de données bibliographiques internationale de référence au niveau scientifique. Les domaines couverts représentent toutes les disciplines en sciences biophysiques et en sciences sociales.
- **CAB Abstracts**. Produite par CABI Publishing (Commonwealth Agricultural Bureaux), cette base est spécialisée dans les thématiques "Agriculture" au sens large (dont santé, alimentation humaine, et économie et sociologie rurales).

3.3. Outils et logiciels d'analyse

- **Logiciel Sphinx** (logiciel d'enquête et d'analyse des données) :
 - le logiciel Sphinx a été utilisé pour cribler les corpus fournis aux experts, constitués de tous les types de documents. Il a permis d'éliminer les références n'ayant les termes des équations de recherche que dans le champ *Keywords plus*. Pour cette étape, des dictionnaires d'expression sont constitués en utilisant les termes des équations de recherche (voir section 2.2). En appliquant ces dictionnaires dans le logiciel Sphinx sur une variable constituée de la fusion des champs titre, résumé et mots-clés, seules les références qui comportent les termes de ces dictionnaires sont conservées.
 - l'analyse textuelle pour identifier les principaux pathogènes et espèces végétales cités dans le rapport d'expertise a été réalisée également à l'aide de ce logiciel. A l'aide de dictionnaires d'expression appliqués sur une variable constituée de la fusion des champs titre, résumé et mots-clés, il est possible d'identifier les principaux pathosystèmes des publications citées par les experts. Ces dictionnaires sont construits à partir des équations de recherche "pathogènes" et "cultures" (voir section 2.2)
- **NORIA** : les notoriétés des revues de publication et les tops de citations ont été analysés à l'aide de l'application NORIA (NOtorietés des Revues et Indicateurs d'Articles, <https://intranet.noria.inra.fr>) développée par l'INRA, selon la méthodologie conçue et mise en œuvre par le CREBI (Centre de Ressources et d'Expertise en Bibliométrie de l'INRA). Les notoriétés sont calculées grâce à une analyse statistique permettant de normaliser les données des facteurs d'impact des *Journal Citation Reports®* annuels de Clarivate Analytics (JCR®) et leur distribution au sein de chaque discipline (WoS category). Les notoriétés sont attribuées en utilisant une méthode basée sur la distribution par quartiles (ou box-plots) : notoriétés "excellente", "correcte", "acceptable" et "médiocre". Dans chaque WoS category, si le facteur d'impact de certaines revues dépasse la valeur $Q75 + (1,5 \times IQR)$, où IQR est l'intervalle interquartile ($Q75 - Q25$), ces revues sont alors considérées de notoriété "exceptionnelle" (distribution hors norme comparativement à la distribution des facteurs d'impact au sein de la catégorie thématique).
- **Cartes et données 6 © Articque** : ce logiciel de cartographie statistique (version starter) a été utilisé pour représenter l'origine géographique des auteurs des références bibliographiques citées dans le rapport d'expertise.

4. Analyse du corpus bibliographique mobilisé

4.1. Répartition des références bibliographiques par chapitre

Au total, 992 références ont été citées dans le rapport d'expertise. Trois chapitres sont majoritairement représentés en termes de références : *Résistances variétales*, *Agents de biocontrôle* et *SDP*, avec respectivement 397, 180 et 153 références (Figure 1). Ce résultat est cohérent avec les volumes respectifs des corpus bibliographiques fournis aux différents experts. Les références citées sont généralement spécifiques à chaque chapitre. Cependant, certains chapitres partagent de nombreuses références, par exemple les chapitres *Conduite des couverts* et *Résistances variétales* qui ont 19 références communes. Cette particularité est également observée pour d'autres chapitres mais dans une moindre mesure (9 références en commun entre les chapitres *Systèmes de culture* et *Résistances variétales*, 8 entre *SDP* et *Agents de biocontrôle*, 7 entre *Systèmes de culture* et *Conduite de culture*). La référence la plus citée dans le rapport d'expertise est mentionnée dans quatre chapitres, *Agents de biocontrôle*, *Biocides*, *SDP* et *Systèmes de culture* : Dagostin S. *et al.*, 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Protection*, 30 : 776-788.

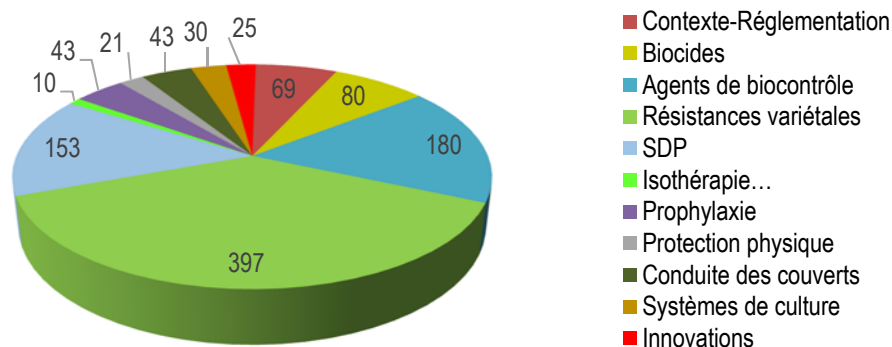


Figure 1. Nombre de références citées par chapitre de l'expertise

4.2. Typologie des références bibliographiques

Les experts se sont référés principalement à des documents scientifiques (91%), mais aussi à des documents techniques (6%), et plus faiblement à des communications à des congrès/séminaires (2%) (Tableau 2, Figure 2). Pour les 904 documents scientifiques, 884 correspondent à des articles à comité de lecture (articles primaires, *reviews*, articles de congrès ISHS). 878 articles sur ces 884 sont référencés dans le WoS. Les experts se sont également appuyés sur 4 textes réglementaires et sur trois bases de données de référence en ligne (e-phy, pesticide database et la liste des produits phytosanitaires autorisés en agriculture biologique sur cultures maraîchères et fraise)⁶.

Les articles, publiés dans des revues avec ou sans comité de lecture, sont majoritairement représentés (environ 92% des références). On observe une surreprésentation des articles publiés dans des revues à comité de lecture (articles primaires, reviews, articles de congrès ISHS), avec plus de 89% des références. Ce résultat est tout à fait en adéquation avec la définition de l'exercice d'expertise scientifique et avec la base de données bibliographiques utilisée pour extraire les corpus fournis aux experts, à savoir le WoS qui référence la littérature scientifique mondiale.

Tableau 2. Typologie des 992 documents cités dans le rapport d'expertise

Typologie des documents	Nombre de références
Documents scientifiques	904
Articles dans des journaux à comité de lecture	773
Reviews dans des journaux à comité de lecture	43
Actes de congrès ISHS (<i>Acta horticulturae</i>) ¹	68
Ouvrages	4
Chapitres d'ouvrages	13
Thèses	2
Page web	1
Documents techniques	61
Articles dans des journaux sans comité de lecture	27
Ouvrages	11
Rapports techniques	18
Pages web	3
Document d'orientation politique	1
Fiche technique d'un produit	1
Communications à des congrès, séminaires	20
Réglementations - Databases online	7

¹ Les communications à des congrès organisés par l'ISHS (*International society for horticultural science*) publiées dans *Acta horticulturae* n'ont pas été intégrées dans la catégorie congrès/séminaires mais dans la catégorie document scientifique car cette revue est à comité de lecture (source : [site de l'ISHS](#))⁷

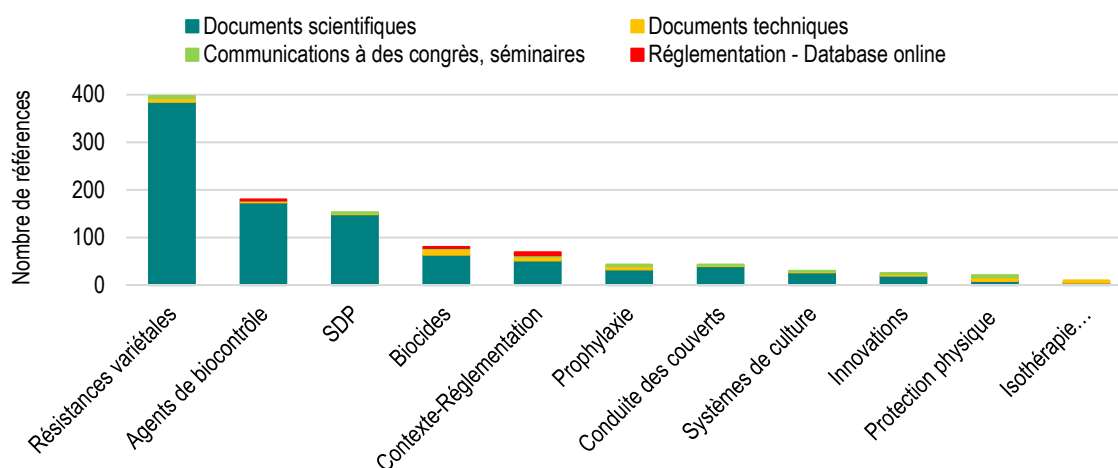


Figure 2. Nombre de références pour chacun des chapitres du rapport d'expertise classifiées par type de document selon la typologie définie dans le Tableau 2

⁶ - Union Européenne, 2016. Pesticides database. [Page Web](#). GRAB - Groupe de recherche en agriculture biologique, 2014. Liste des produits phytosanitaires autorisés en agriculture biologique sur cultures maraîchères et fraise. [Texte intégral](#)

⁷ *Acta Horticulturae*, ISHS (*International society for horticultural science*). [Page web](#)

4.3. Répartition temporelle des références bibliographiques

Les années de publication des 992 références citées dans le rapport d'expertise s'étendent de 1951 à 2018. La Figure 3 montre que les experts ont cité majoritairement des documents publiés à partir de 2000, soit plus de 93% des références. Les années de publication les plus représentées sont 2013, 2014 et 2015 avec 28% de références du rapport d'expertise pour ces trois années. Ces différentes observations sont cohérentes avec les corpus fournis aux experts puisqu'il avait été décidé de les restreindre à la période de publication 2000-2016, lors de la première réunion plénière de l'ESCO.

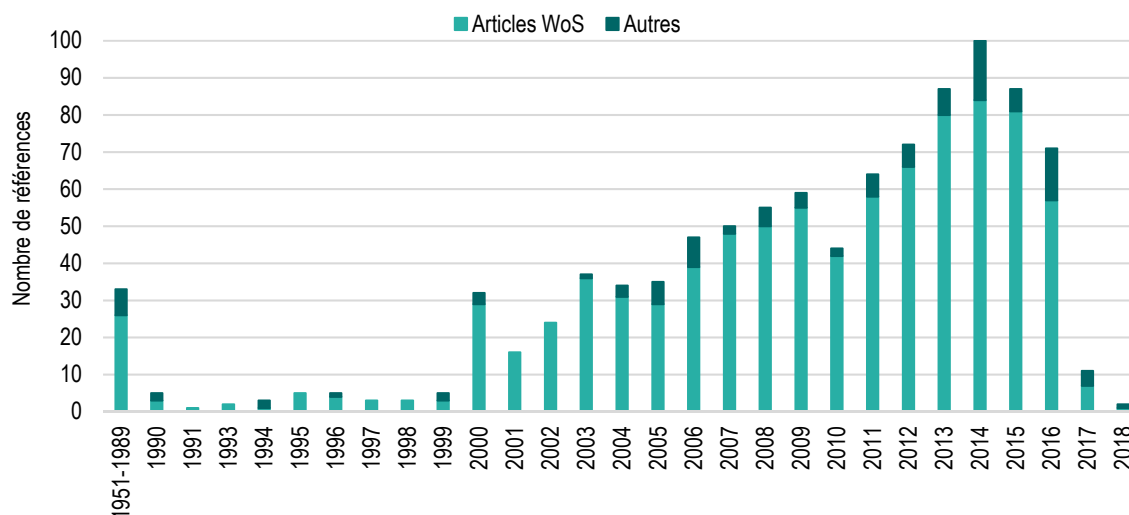


Figure 3. Couverture temporelle des 992 références citées dans le rapport d'expertise (dont 878 articles référencés dans le WoS, voir section 4.2)

4.4. Origine géographique et tutelle des auteurs des références bibliographiques

Parmi les experts de l'ESCO, Laurent Brun et Didier Andrivon sont les auteurs les plus cités dans le rapport, avec respectivement 13 et 11 documents (Tableau 3).

Plus de 3 500 auteurs sont rattachés aux 992 références citées dans le rapport d'expertise. Le classement des auteurs les plus cités dans le rapport (au moins 10 documents mentionnés par auteur) reste quasi inchangé que l'on considère la totalité des 992 documents ou seulement les 878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS (Tableau 4). La seule différence observée porte sur les auteurs Laurent Brun et Luciana Parisi qui ont à la fois des articles à comité de lecture cités, et des articles sans comité de lecture et des communications à des colloques. Andrea Patocchi (*Agroscope Research Station, Suisse*) est l'auteur le plus cité, avec 24 publications dans le rapport d'expertise.

Tableau 3. Nombre de références citées dans le rapport de l'ESCO, avec un des experts ou le pilote scientifique mentionné en auteur

Experts de l'ESCO	Thématiques de l'ESCO	Nombre de références
Brun, Laurent	Conduite des couverts	13
Andrivon, Didier	Pilote scientifique	11
Montarry, Josselin	Résistances variétales	6
Tamm, Lucius	Agronomie et protection des plantes en AB	6
Daire, Xavier	SDP	4
Gary, Christian	Conduite des couverts	3
Bertrand, Cédric	Biocides	3
Nicot, Philippe	Agents de biocontrôle	2
Fabre, Frédéric	Résistances variétales	1
Bardin, Marc	Agents de biocontrôle	1
Reignault, Philippe	SDP	0

Tableau 4. Principaux auteurs des documents cités dans le rapport d'expertise.
Leur tutelle (affiliation la plus récente) est précisée dans le tableau ainsi que le(s) chapitre(s) où ils sont cités majoritairement.
Le pathosystème a été déduit du titre de leurs publications.

Auteurs	Nombre de références ¹		Tutelle	Chapitre du rapport d'expertise	Pathosystème
	Wos ¹	Autres ²			
Patocchi, A.	24	0	Agroscope Research Station, Suisse	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Durel, C. E.	21	0	INRA, France	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Gessler, C.	19	0	Agroscope Research Station, Suisse	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Parisi, L.	17	2	INRA, France	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Jones, J. B.	17	0	Université de Floride, USA	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Kellerhals, M.	17	0	ETH, Suisse	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Tartarini, S.	17	0	Université de Bologne, Italie	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Bus, V. G. M.	14	0	New Zealand Institute for Crop and Food Research, Nouvelle Zélande	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Visser, R. G. F.	15	0	Wageningen university & Research center, Pays-Bas	Résistances variétales	<i>Phytophthora</i> / pomme de terre
Brun, L.	7	6	INRA, France	Conduite des couverts - Prophylaxie Systèmes de culture	<i>Venturia</i> / fruits
Kamoun, S.	13	0	Sainsbury Laboratory, Royaume-Uni	Résistance	<i>Phytophthora</i> / pomme de terre
Pertot, I.	12	0	Research & innovation center Fdn Edmund Mach, Italie	Agents de biocontrôle	<i>Plasmopara</i> / vigne
Andrion, D.	11	0	INRA, France	Résistances variétales	<i>Phytophthora</i> / pomme de terre
Jacobsen, E.	11	0	Wageningen university & Research center, Pays-Bas	Résistances variétales	<i>Phytophthora</i> / pomme de terre
Le Cam, B.	11	0	Université d'Angers, France	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits
Shen, Q. R.	11	0	Université de Nanjing, République de Chine	Agents de biocontrôle	<i>Ralstonia</i> / tomate
Vleeshouwers, V.	10	0	Wageningen university & Research center, Pays-Bas	Résistances variétales	<i>Phytophthora</i> / pomme de terre
Caffier, V.	10	0	INRA, France	Résistances variétales	<i>Venturia</i> / fruits

¹ 992 documents cités dans le rapport d'expertise, dont 878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS

² Autres documents : articles sans comité de lecture, communications à des colloques... (voir Tableau 2)

Les auteurs sont majoritairement originaires de pays européens (646 publications), d'Amérique du Nord (225 publications dont 188 pour les USA), d'Asie (148 publications dont 69 pour la République populaire de Chine) et d'Amérique du Sud (90 publications dont 40 pour le Brésil) (Figures 4 et 5). Au sein de l'Europe, les auteurs affiliés à une adresse française sont prépondérants (149 articles), suivis d'auteurs italiens, hollandais, allemands, anglais et suisses (de 74 à 56 publications pour chacun de ces pays) (Figure 6). Les auteurs issus des autres pays européens sont plus faiblement représentés (de 1 à 30 références). Au niveau institutionnel, l'INRA est l'institution la plus représentée (128 publications), devant l'USDA (52 publications) et l'université de Wageningen & Research center (51 publications) (Figures 5 et 6).

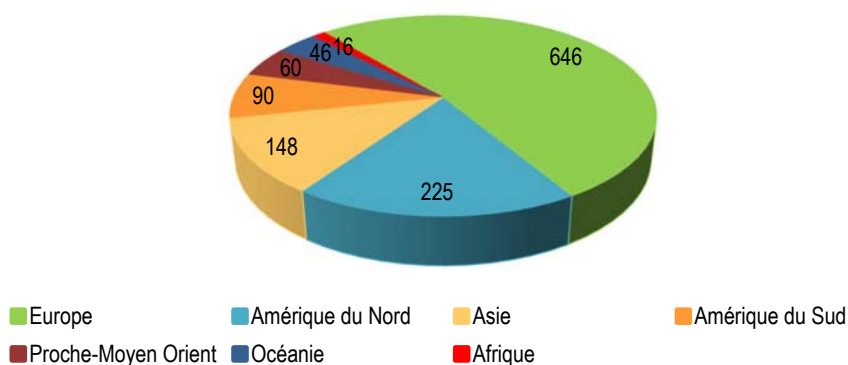
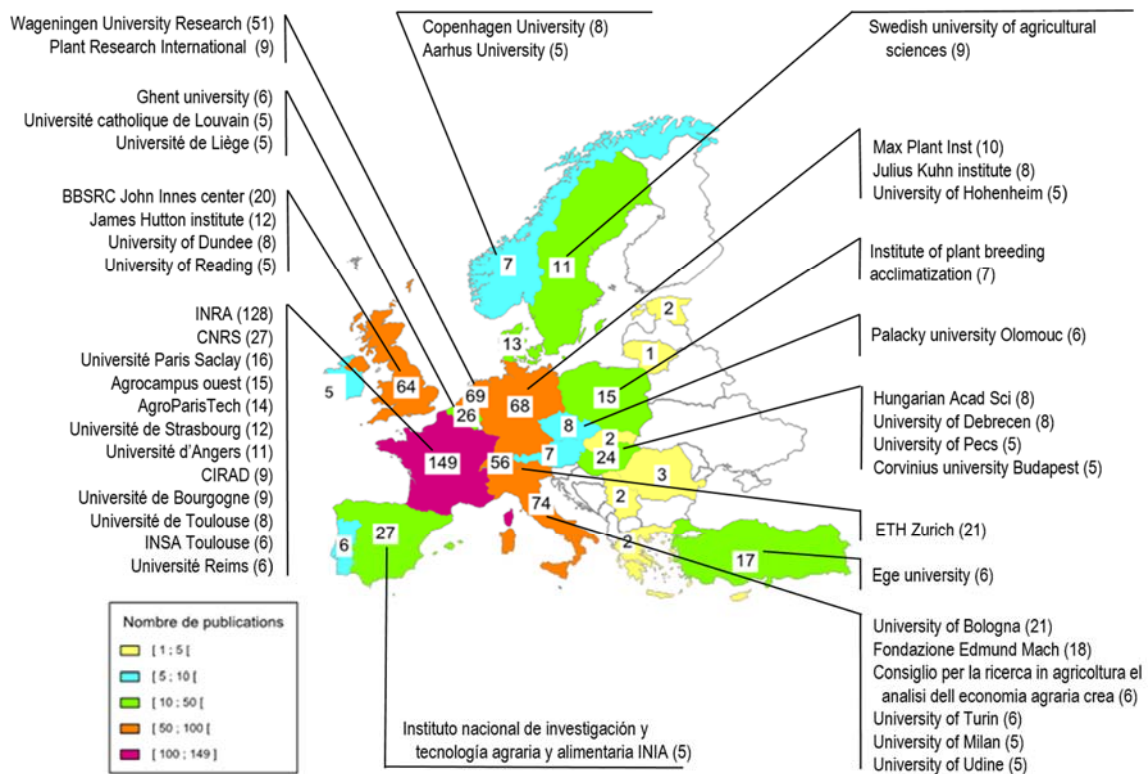
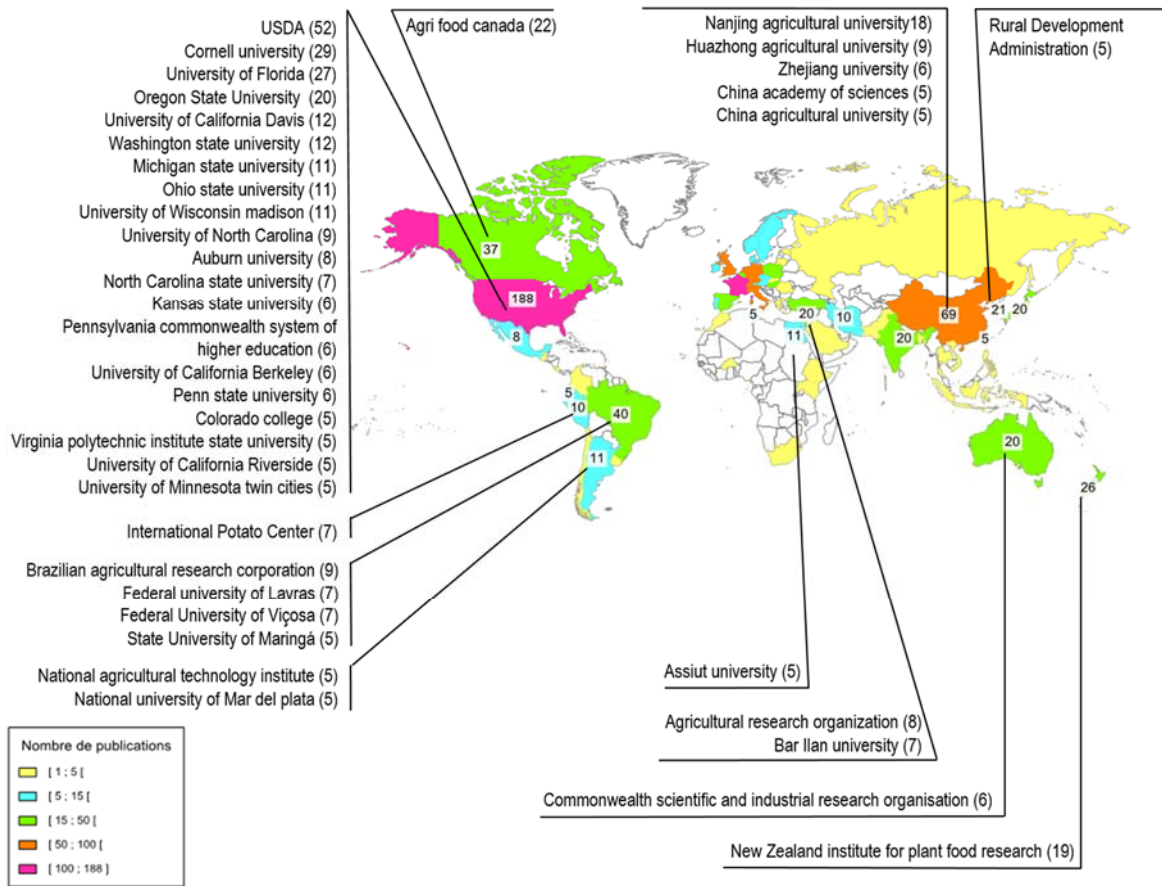


Figure 4. Nombre de références par continent déterminé à partir de l'origine géographique des auteurs des 878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS



Figures 5 et 6. Répartition mondiale et européenne des auteurs des 878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS. Seules les institutions ayant au moins 5 publications citées sont indiquées sur les cartes créées par le logiciel Cartes et données - © Artique.

4.5. Revues de publications

27 références correspondent à des articles publiés dans 20 revues techniques sans comité de lecture, telles que *Phytoma – La défense des végétaux*, *Infos Cifil*, *l'arboriculture fruitière*, *revue des œnologues*... La revue la plus citée est *Phytoma – La défense des végétaux*, avec 3 publications.

878 références se rapportent à des articles à comité de lecture (articles, *reviews*, articles de congrès ISHS) publiés dans 245 revues différentes, avec un nombre de publications par revue allant de 1 à 68 (Figure 7). La revue *Acta horticulturae* est majoritairement représentée avec 68 publications. Cette revue publie des communications à des congrès organisés par l'ISHS (*International society for horticultural science*). Les autres revues à comité de lecture dominantes sont des revues généralistes en phytopathologie (*Phytopathology*, *European journal of plant pathology*, *Plant disease*, *Plant pathology*...) ou plus spécialisées, par exemple sur la protection des cultures (*Biological control*, *Crop protection*, *Pest management science*...) ou sur une espèce végétale (*Potato research*, *American journal of potato research*) (Figure 7). Les 878 articles sont publiés dans des revues classées majoritairement dans les WoS categories *Plant sciences* et *Agronomy* (Tableau 5).

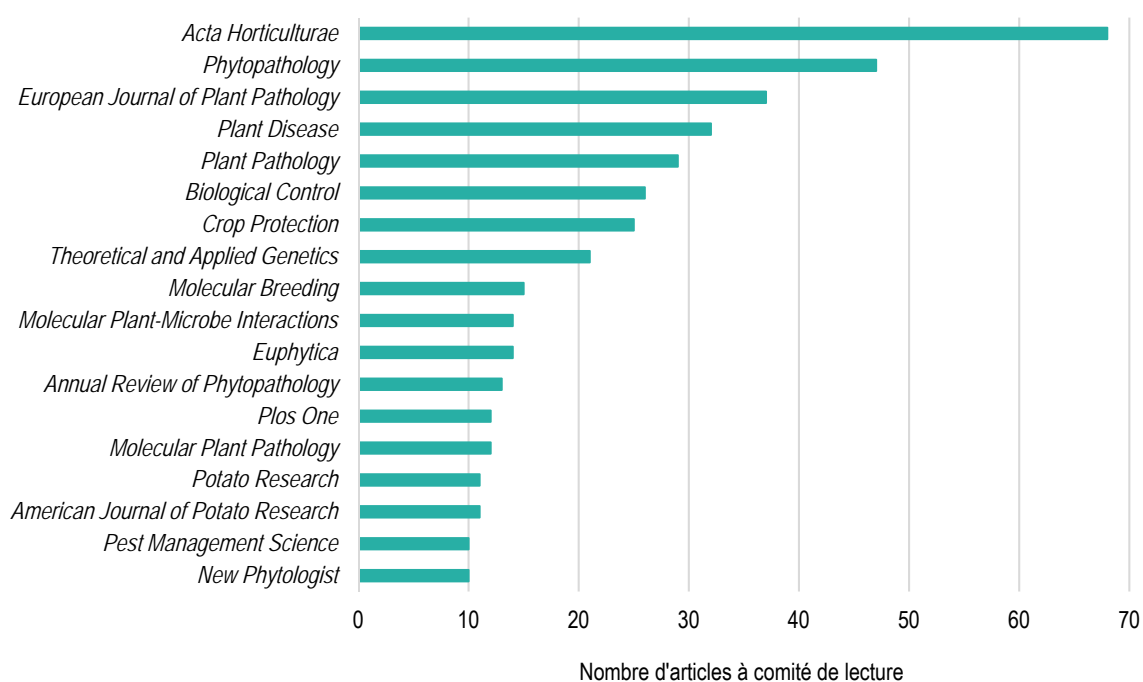


Figure 7. Principales revues à comité de lecture ayant publié les 878 articles référencés dans le WoS

Web of Science categories	Nombre d'articles
Plant sciences	442
Agronomy	273
Horticulture	203
Biotechnology applied microbiology	121
Genetics heredity	73
Entomology	51
Agriculture multidisciplinary	50
Microbiology	49
Biochemistry molecular biology	36
Food science technology	32
Environmental sciences	27
Multidisciplinary sciences	27
Chemistry applied	13
Green sustainable science technology	13
Forestry	12
Ecology	11

Tableau 5. WoS categories des revues à comité de lecture ayant publié au moins 10 articles des 878 articles référencés dans le WoS

La répartition des notoriétés des revues des articles à comité de lecture (analyse sur 841 références, voir section 3.1) est très variable selon les années (Figure 8). 49% des articles ont été publiés dans des revues de notoriété exceptionnelle ou excellente quelle que soit l'année de publication. Les taux de citations des articles dans la littérature scientifique mondiale ont été analysés pour 579 articles (voir section 3.1), dans le champ disciplinaire de leur revue et pour leur année de publication (Figure 9). Trois publications du rapport d'expertise se distinguent par leur taux remarquable de citation dans leur champ disciplinaire, une appartenant aux 0,01% de publications les plus citées, et deux aux 0,1% de publications les plus citées.

- **Top 0,01%**

Boller, T.; Felix, G., 2009. A renaissance of elicitors: Perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology*, 60: 379-406. [Texte intégral](#)

- **Top 0,1%**

Bondarenko, O.; Juganson, K.; Ivask, A.; Kasemets, K.; Mortimer, M.; Kahru, A., 2013. Toxicity of ag, cuo and zno nanoparticles to selected environmentally relevant test organisms and mammalian cells *in vitro*. A critical review. *Archives of Toxicology*, 87 (7): 1181-1200. [Texte intégral](#)

Kamoun, S.; et al., 2015. The top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 16 (4): 413-434. [Texte intégral](#)

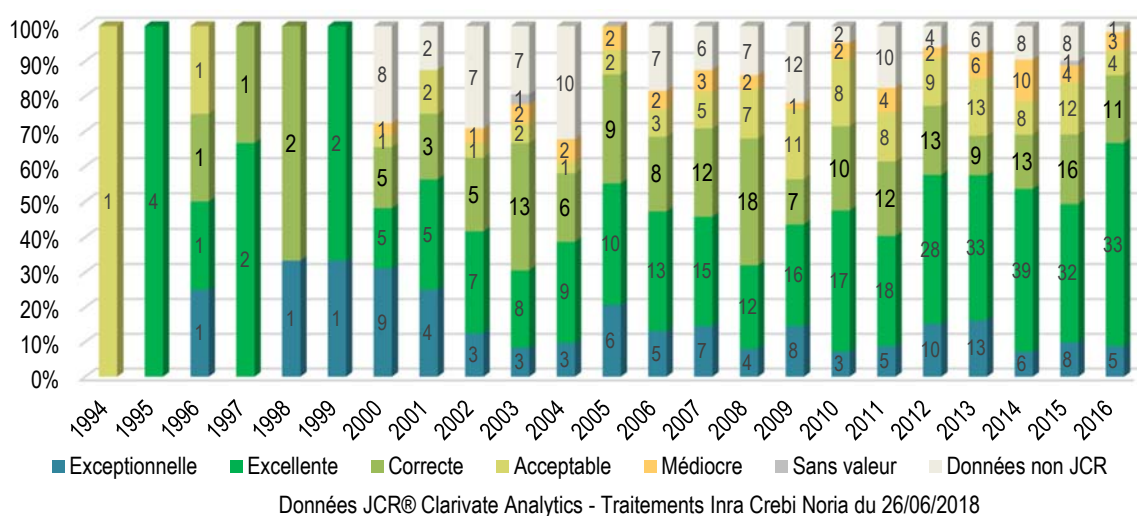


Figure 8. Notoriétés des revues des articles à comité de lecture (analyse sur 841 références, voir section 3.1). Les valeurs sont exprimées par année en pourcentage et en nombre de publications. L'intitulé "Données non JCR" correspond aux revues absentes du JCR®. Les notoriétés ne sont pas calculées pour les WoS categories regroupant moins de 10 revues (intitulé "Sans valeur").

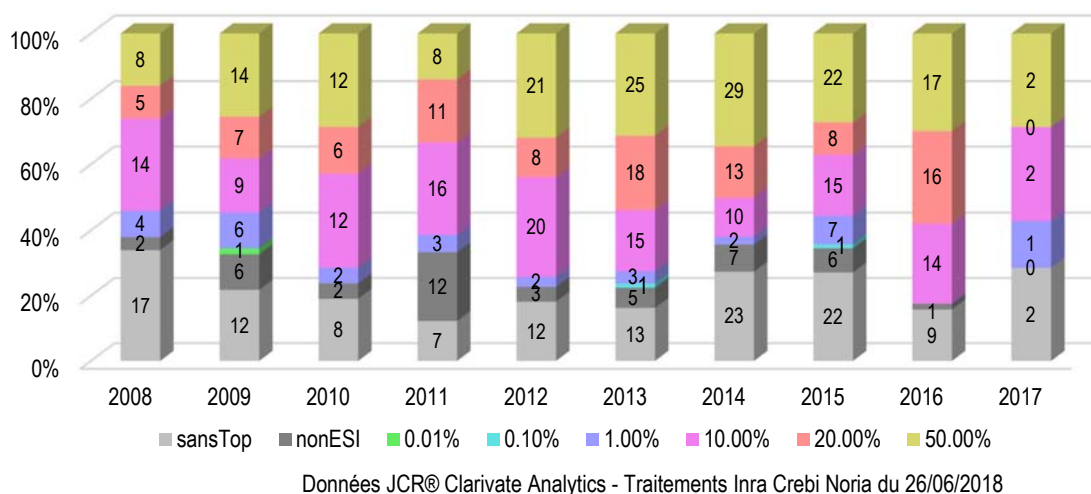


Figure 9. Tops de citations des articles à comité de lecture dans le champ disciplinaire de leur revue et pour leur année de publication (analyse sur 579 références, voir section 3.1).

Les intitulés "non ESI" et "sans Top" correspondent respectivement aux revues absentes de la base des ESISM (Essential science indicators) et aux revues dont le nombre de citations ne permet pas de classer celles-ci dans un des 6 tops de l'ESI.

4.6. Espèces végétales et pathogènes mentionnés dans les références bibliographiques

Les agents pathogènes les plus cités sont *Phytophthora infestans* (123 publications), *Venturia inaequalis* (100 publications), *Erwinia amylovora* (73 publications) et *Plasmopara viticola* (52 publications) (Figure 10). La pomme, la pomme de terre et la tomate sont les espèces végétales majoritairement représentées dans les publications citées par les experts (respectivement 172, 161 et 159 publications ; Figure 11).

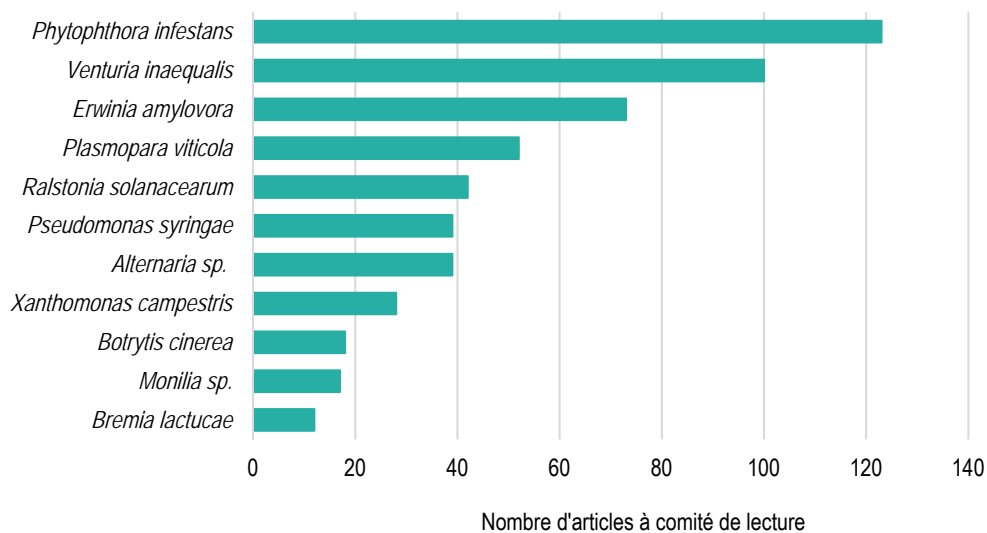


Figure 10. Principaux pathogènes nommés dans les 878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS

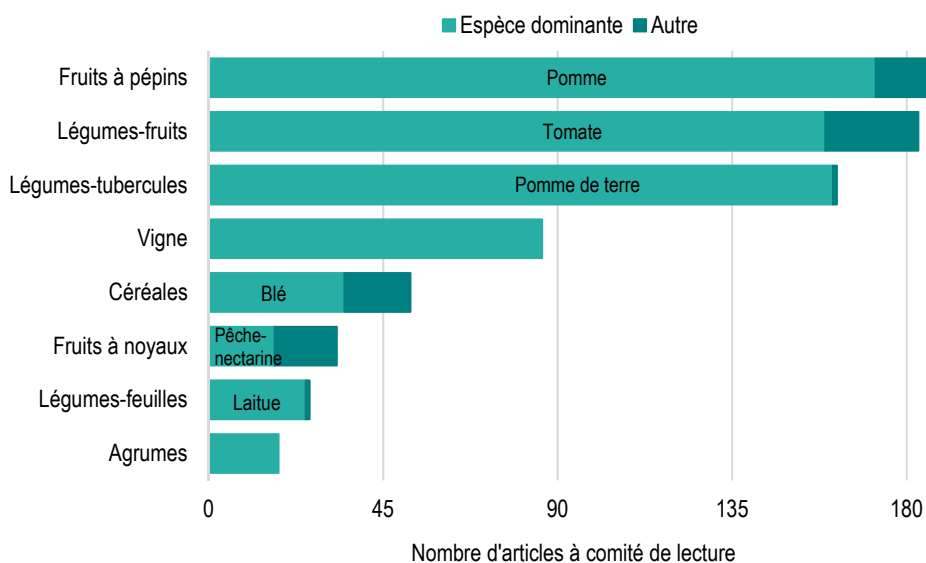


Figure 11. Principales familles de fruits et légumes mentionnés dans les 878 articles à comité de lecture référencés dans le WoS
Pour chaque famille, l'espèce végétale majoritaire est indiquée dans la figure.



Délégation à l'Expertise, à la Prospective et aux Etudes
147, rue de l'Université
75338 Paris Cedex 07
France

Tél. : + 33 1 42 75 94 90
Fax : + 33 1 42 75 91 72
www.inra.fr

