

Perspectives de lutte contre les maladies des arbres fruitiers à pépins au moyen de substances naturelles inductrices d'une résistance systémique

Marc Lateur

Département Lutte biologique et Ressources phylogénétiques. Centre de Recherches agronomiques de Gembloux. Ministère des Classes moyennes et de l'Agriculture. Rue de Liroux, 4. B-5030 Gembloux (Belgique).
E-mail : lateur@cragx.fgov.be

Reçu le 21 décembre 2001, accepté 4 avril 2002.

Cette revue bibliographique traite de la problématique que pose l'intense protection des plantes — en particulier contre les maladies — en arboriculture fruitière commerciale de fruits à pépins, et développe les perspectives offertes par la résistance systémique induite qui peut être provoquée par des traitements à l'aide de composés naturels. Les exemples de travaux relatifs à ce sujet concernent deux maladies principales, la tavelure (*Venturia inaequalis*) et le feu bactérien (*Erwinia amylovora*). De nombreux facteurs limitent encore l'utilisation de tels composés, notamment leur efficacité partielle. De plus, de nombreux travaux restent à développer afin d'améliorer la formulation mais aussi pour déterminer les doses et les meilleurs moments d'application. Enfin, ce type de produits pose des problèmes au niveau de leur agrégation car ils doivent suivre les mêmes procédures que les produits phytopharmaceutiques classiques. Toutefois cette nouvelle voie présente des propriétés intéressantes : 1. la possibilité d'utiliser des substances élicitrices d'origine naturelle, des composés relativement simples, non coûteux et non toxiques ; 2. la polyvalence et le large spectre d'action ; 3. l'action de type multi-sites, non spécifique et donc durable ; 4. l'effet systémique et persistant dans les plantes et enfin, 5. la possibilité de lutter contre des maladies bactériennes ou même contre certaines maladies virales pour lesquelles on ne dispose que de peu de moyens de protection. Les multiples avantages connus et encore à découvrir ouvrent des perspectives pour une approche globale de lutte contre les maladies des arbres fruitiers à pépins.

Mots-clés. Pommier, production intégrée, production biologique, résistance systémique acquise, composés phénoliques, *Venturia inaequalis*.

Natural compounds used as elicitors of systemic induced resistance offer new prospects to control pome fruit tree diseases. This review presents a new way of plant protection for pome fruit tree diseases as a potential response to the very high use of pesticides in commercial production with the view to reduce their negative side-effects on environment and human health. Work is focused on examples of use of elicitors from natural origin which induce systemic resistance for controlling two important diseases as apple scab (*Venturia inaequalis*) and fire blight (*Erwinia amylovora*). Many factors limit today their practical use: their efficacy is only partial and in interaction with plants and environment; much work has to be done to improve the formulation and to determine doses and rates of application, the right phenologic application times, and finally they are often submitted to the normal high standards of Plant Protection Products Regulations which are long, very expensive and not adapted to compounds which can have a very complex composition. In other hands, this new way of plant protection presents many potential advantages: 1. using relatively simple, not expensive, non toxic natural compounds with a good image; 2. polyvalent and broad field of action; 3. non-specific and multi-side action which offer a good durability of action; 4. systemic action in the plants during a relative long period of time and 5. the possibility to control difficult bacterial diseases and more surprisingly viral diseases. The multiple advantages presented offer valuable prospects for a better friend-environmentally way to control pome fruit diseases in the next future.

Keywords. Pome fruit trees, integrated production system, organic farming, systemic acquired resistance (SAR), phenolic compounds, *Venturia inaequalis*.

1. INTRODUCTION

L'arboriculture fruitière commerciale de fruits à pépins de nos régions tempérées est en pleine mutation pour faire face aux nombreux défis qu'elle rencontre actuellement. Ceux-ci concernent tout d'abord, les aspects économiques dans un contexte de surproduction structurelle et ensuite, le développement de nouveaux critères de qualité externe et interne, liés aussi à des aspects environnementaux, parmi lesquels la protection phytosanitaire joue un rôle prédominant. En prenant comme référence arbitraire la quantité totale de matières actives des produits phytopharmaceutiques appliqués en moyenne par an et par hectare, on constate que, parmi les principales cultures agricoles, l'arboriculture fruitière est celle qui en utilise le plus. En effet, sa moyenne est de 42 kg alors que la culture des pommes de terre en consomme 23 kg, les betteraves sucrières 4,5 kg, les céréales 3,5 kg et le maïs un peu moins de 2 kg (Anonyme, 1999 ; Anonyme, 2000). En culture fruitière, la part des produits fongicides représente en moyenne 74 % des substances actives appliquées dans le cas des pommes et 60 % dans celui des poires (Anonyme, 1999). La lutte contre les maladies cryptogamiques des arbres fruitiers représente donc le souci majeur des arboriculteurs.

Parmi ces maladies, la tavelure (*Venturia inaequalis* (Cooke) Wint.) constitue la maladie principale du pommier contre laquelle on consacre en moyenne 70 % des traitements fongicides (Aalbers, 1999). Une telle consommation de fongicides résulte d'une part, de nos conditions climatiques particulièrement propices au développement de cette maladie et d'autre part, du fait que les variétés commerciales de pommes cultivées sont très sensibles à cette maladie (Kemp, van Dieren, 1999 ; Lateur, 2000). L'utilisation de fongicides de synthèse très performants mais à action uni-site nécessite aussi la mise en place de stratégies anti-résistance afin de réduire le risque d'apparition de nouvelles souches de tavelure résistantes à ces substances actives (Cremers, 1998).

Depuis des décennies, de très nombreux travaux ont eu pour objectif de trouver des solutions qui permettent de réduire le nombre de traitements fongicides. Parmi celles-ci, le développement de systèmes d'avertissement basés sur des modèles épidémiologiques et phénologiques et la mise au point de fongicides curatifs en constituent les axes principaux (Xu, Butt, 1997 ; Trapman, Polfliet, 1997 ; Huberdeau, Geoffrion, 1998 ; Heijne, 1998 ; Mac Hardy *et al.*, 2001). Dans la pratique, les arboriculteurs qui suivent les cahiers des charges se rapportant aux directives de la lutte intégrée sont abonnés à ces systèmes d'avertissement et appliquent en outre diverses techniques visant à réduire l'inoculum responsable des infections primaires, soit

des applications automnales d'urée, soit le broyage des feuilles tombées. Malgré cela, la dernière enquête relative à l'usage des produits phytopharmaceutiques en arboriculture fruitière montre qu'en moyenne il n'y a pas de diminution significative de la quantité de substances actives fongicides appliquée dans ces vergers par rapport aux vergers conventionnels (Anonyme, 1999) alors que les risques de dégâts causés par la tavelure menacent toujours les récoltes (Creemers, 2000). Dans les systèmes de culture en lutte intégrée et, *a fortiori*, en agriculture biologique, la mise en culture commerciale de variétés nettement moins sensibles à la tavelure permettrait une réduction significative de l'usage des fongicides (Merwin *et al.*, 1994). En France, une expérimentation conduite sur une période de cinq ans avec des variétés résistantes à la tavelure a montré qu'il est possible de réaliser une économie de plus de 70 % des traitements fongicides (Parisi *et al.*, 1995). Néanmoins, dans le cas de cultures pérennes, l'introduction de nouvelles variétés dans le circuit commercial est lente et difficile à réaliser et les nouvelles variétés doivent répondre à un ensemble de critères agronomiques et économiques de plus en plus exigeants. De nombreux programmes d'amélioration à travers le monde travaillent à la création de telles variétés (Laurens, 1999) et certains sont particulièrement orientés vers l'utilisation de la résistance polygénique qui, potentiellement, est plus durable mais par contre n'offre qu'une résistance partielle (Lateur *et al.*, 2000a, b). Il est vraisemblable que cette voie offrira des perspectives très intéressantes dans un prochain avenir mais, pour l'instant, d'autres mesures alternatives et complémentaires sont indispensables.

Dans le cas de la culture de poires et de pommes à cidre, le feu bactérien (*Erwinia amylovora* (Berril) Winslow *et al.*) constitue aussi une importante menace. Il s'agit d'une maladie de quarantaine, qui peut entraîner très rapidement la mort d'arbres et l'obligation d'arrachage de vergers. En outre, la profession ne dispose que d'un nombre limité de substances actives, principalement le cuivre et des substances antibiotiques dont l'usage est strictement contrôlé (Paulin, Primault, 1993). Là aussi, à part la mise en place de systèmes d'avertissement (Lecomte *et al.*, 1998) et le développement de travaux d'amélioration (Le Lezec *et al.*, 1991), qui n'ont jusqu'à présent pas abouti à des résultats satisfaisants, la recherche de nouvelles méthodes de lutte est primordiale.

Dans ce contexte, le présent article a pour objectif d'évaluer les perspectives offertes par l'utilisation de substances d'origine naturelle dans la lutte contre ces deux maladies, substances qui présentent la propriété d'induire chez les arbres fruitiers des réactions de résistance systémique.

1. DÉFINITION ET PRINCIPES GÉNÉRAUX DE LA RÉSISTANCE INDUITE

Le phénomène d'induction de la résistance d'une plante, qui se traduit par une augmentation de sa capacité à se défendre contre un large spectre d'agents pathogènes, n'est pas nouveau. Chester avait déjà publié en 1933 une revue bibliographique sur le sujet. La plus ancienne dénomination date de 1966 : Ross a tout d'abord observé que l'inoculation d'une feuille de tomate avec une souche du virus de la mosaïque de la tomate (TMV) avait pour effet d'augmenter la résistance à ce virus des autres feuilles de la même plante mais surtout que ces feuilles devenaient plus résistantes à d'autres agents pathogènes. Le premier phénomène est connu sous l'appellation "prémunition" et le second, il le dénomma "systemic acquired resistance" (SAR) soit en français "résistance systémique acquise" (RSA). D'autres terminologies ont ensuite été proposées telles que la "résistance systémique induite" (RSI), ou "induced systemic resistance" (ISR) et "immunisation". Hammerschmidt *et al.* (2001), dans leur résumé des travaux présentés lors du premier symposium international sur le sujet, concluent tout d'abord que l'appellation "résistance induite" (RI) est celle qui peut s'appliquer de façon générale au phénomène car certains agents ne confèrent qu'une résistance locale et non pas systémique. Ils conviennent aussi que les acronymes "RSI" ou "RSA" peuvent être considérés comme synonymes.

L'induction de la résistance d'une plante consiste à activer des mécanismes de défense naturelle présents dans la plante mais qui sont à l'état latent. La **figure 1** présente schématiquement les mécanismes qui régissent la relation hôte-parasite dans le cas d'une résistance spécifique et ceux qui sont observés lors d'une induction de résistance par le biais d'éliciteurs non spécifiques (Fritig *et al.*, 1996).

Dans le premier cas, ce type de résistance dépend d'une reconnaissance spécifique entre un gène majeur de résistance chez la plante et un gène d'avorulence correspondant chez l'agent pathogène. L'infection par un agent pathogène induit l'activation de mécanismes de défense de la plante et il existe de nombreux exemples de corrélation entre une activation rapide et une forte amplitude des réponses de défense entraînant la résistance. Dans certains cas, on a pu mettre en évidence des éliciteurs spécifiques produits par le gène d'avorulence (Knogge, 1996).

Dans le second cas, les réactions de stimulation de mécanismes de défense de la plante ne sont pas spécifiques. Elles peuvent être induites par une diversité impressionnante d'agents (**Tableau 1**), qui peuvent être des micro-organismes infectieux ou non (champignons, bactéries, virus), des extraits microbiens,

des composés organiques ou minéraux ainsi que certains agents physiques. Tous les résultats confirment que les agents connus pour leur propriété inductrice de la résistance sont actifs alors qu'ils n'ont le plus souvent aucun lien entre eux (Kuc, 2000).

Quelle que soit l'origine de l'activation des mécanismes de résistance, on assiste à une cascade d'événements métaboliques qui résultent de l'interaction avec la plante et dans certains cas cela peut entraîner une réaction rapide mais localisée d'hypersensibilité qui se traduit par la mort rapide de cellules pouvant bloquer l'infection. Par ailleurs, on assiste le plus souvent à d'autres modifications métaboliques qui interviennent dans la défense de la plante et qui sont :

- le renforcement de la barrière mécanique que constitue la paroi pecto-cellulosique par incorporation de polysaccharides (callose), de polymères phénoliques (lignine), de polyesters (subérine), de glycoprotéines riches en hydroxyproline (HRPG), de protéines riches en glycines (GRP) et de protéines riches en proline (PRP) ;
- la stimulation d'enzymes de défense. Parmi celles-ci on peut citer les enzymes de biosynthèse de phytoalexines qui ont des propriétés antimicrobiennes, des enzymes liées à la formation de composés phénoliques, des peroxydases ainsi que des enzymes impliquées dans la biosynthèse de l'éthylène. Certaines enzymes ont également des propriétés de défense directe et sont capables d'hydrolyser la chitine et les polyglucanes, polymères de structure des parois des champignons ; et enfin
- la production de "protéines de défense" et de protéines PR (PR pour "Pathogenesis Related") telles notamment des chitinases, des glucanases et des protéines "thaumatin-like" ; ces protéines sont fortement induites lors de mécanismes de défense mais aussi lors de "stress" au point de représenter dans certains cas, de l'ordre de 1 % de l'ensemble des protéines solubles (Fritig *et al.*, 1996 ; Sticher *et al.*, 1997 ; van Loon, 1997).

Dans de nombreux cas, on a également observé que la RI a un caractère systémique, d'où l'appellation fréquente de "résistance systémique induite" (RSI). L'acide salicylique joue un rôle clef dans le phénomène de transduction intercellulaire des signaux qui résultent de l'induction (Métraux, 2001). Il est souvent produit localement par la plante aux sites d'infection, il se retrouve également dans la sève élaborée au niveau du phloème et il peut, en outre, jouer le rôle d'éliciteur. D'autres molécules telles l'acide jasmonique (jasmonate), la systémine, l'acide abscissique et l'éthylène peuvent également jouer un rôle important dans ce phénomène de transduction (Sticher *et al.*, 1997).

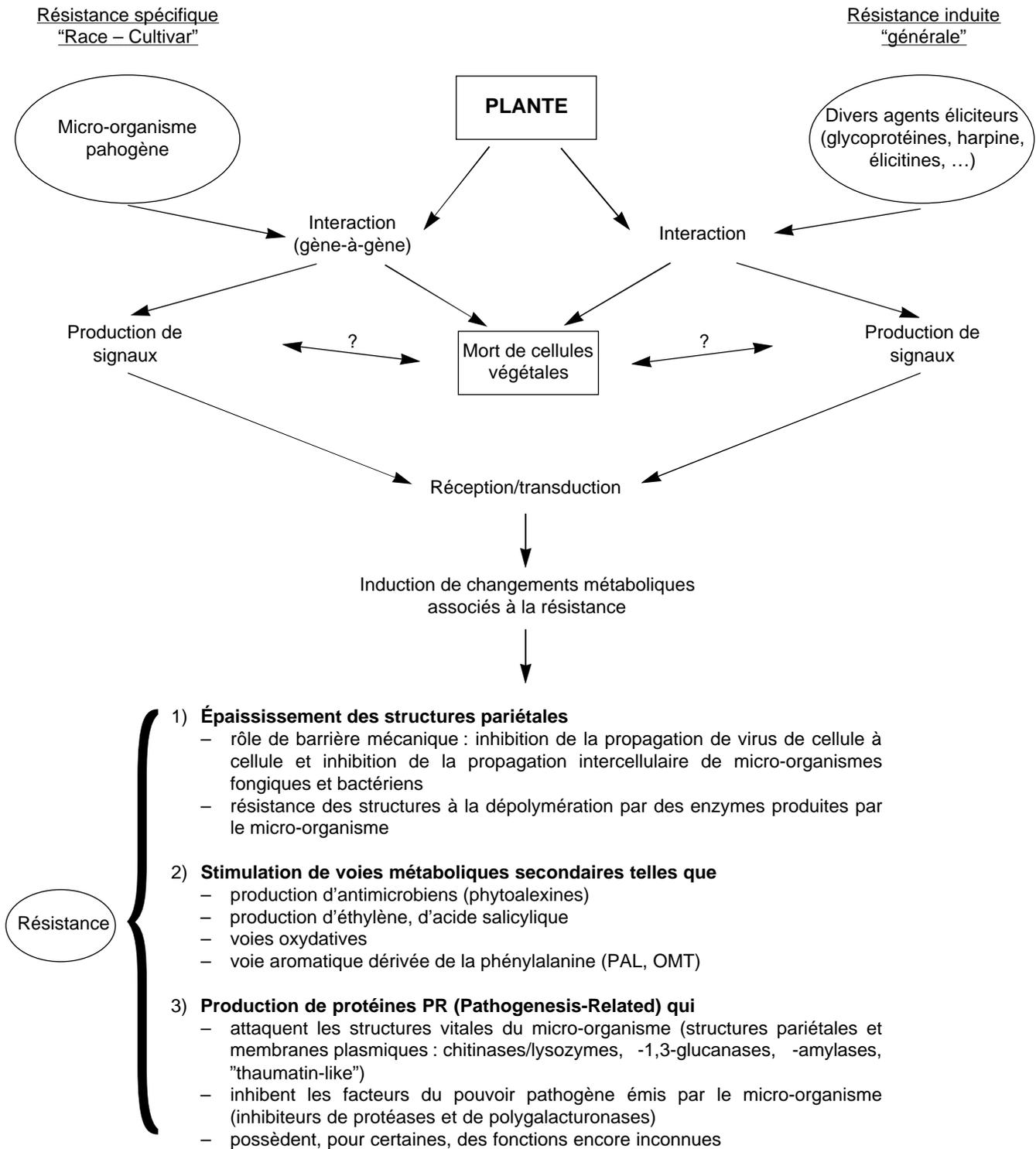


Figure 1. Principes généraux des mécanismes impliqués lors des réactions de défense chez les plantes : résistance spécifique "Race – Cultivar" ou résistance induite "générale" (extrait de Fritig *et al.*, 1996) — *General principles of the mechanisms involved by the defence reactions in plant: specific resistance "race – cultivar" or non specific induced resistance.*

Tableau 1. Principaux agents signalés dans la littérature pour avoir une propriété d'activation de la RI des plantes (d'après Kessmann *et al.*, 1994 ; Lyon *et al.*, 1995 ; Kuc, 2001) — *Main agents with induced resistance effect in plants.*

-
- Champignons, bactéries, virus, nématodes, insectes
 - Fractions de parois cellulaires de champignons et bactéries, extraits de plantes, d'algues, de champignons, de levures, de bactéries et d'insectes (glucanes, chitosanes, poly- ou oligo-saccharides)
 - Phosphate de potassium et de sodium, chlorure de fer et de manganèse, silice, phosphonate de potassium, phoséthyl d'aluminium, acide borique, sulfate de cuivre
 - Glycine, acide glutamique, acides - et -amino-butyrriques, D-phénylalanine, D-alanine et DL-tryptophane
 - Acide salicylique, acides gallique et vanillique
 - Acide D-galacturonique, acides oxalique et polyacrylique
 - Acides oléique, linoléique, linoléique et arachidonique
 - Paraquat, chlorate de soude, oxyde nitrique, prohexadione-calcium
 - Acide 2,6-dichloroisocotinique, acibenzolar-S-méthyl, propenazole
 - Acide jasmonique, éthylène
 - Riboflavine
-

2. MISE EN ÉVIDENCE DE LA RÉSISTANCE INDUITE SUR LES ARBRES FRUITIERS À PÉPINS

Les données de la littérature s'accordant pour constater que tous les cas connus d'activation de la résistance induite chez les arbres fruitiers à pépins ont une action systémique, nous utiliserons dans la suite du texte, la terminologie "résistance systémique induite" (RSI).

2.1. Plantes fruitières ligneuses diverses

La plupart des travaux de recherche relatifs à la RSI ont été appliqués à des dicotylées non ligneuses (tabac, *Arabidopsis*, tomate, pomme de terre, concombre, melon) ou à des monocotylées (maïs, froment, orge et riz) (Sticher *et al.*, 1997). Ce n'est que très récemment que divers auteurs se sont intéressés aux plantes fruitières ligneuses incluant en premier lieu la vigne (Cohen *et al.*, 1999 ; Reuveni *et al.*, 2001), le nashi (Ishii *et al.*, 1999) et le kiwi (Reglinski *et al.*, 2001).

2.2. Les pommiers

Acide salicylique. Alors que la problématique de la lutte contre la tavelure du pommier est très importante, on ne trouve paradoxalement que très peu de

publications qui traitent de l'utilisation de la RSI comme alternative potentielle. Kuc *et al.* (1959) ont publié des résultats montrant qu'une augmentation de la résistance de plants de pommiers à la tavelure peut être induite par certains acides organiques. Ortega *et al.* (1998a) semblent être parmi les premiers à avoir montré l'intérêt de ce mode de lutte original appliqué à la tavelure du pommier. Il apparaît qu'en conditions contrôlées, l'application de l'acide 3,5-dichlorosalicylique (ADCS), une molécule naturellement présente dans les plantes, est légèrement plus efficace que le méthyl 2,6-dichloroisocotinate (DCINA). L'efficacité moyenne obtenue après traitement exogène à l'ADCS s'élève à 56 % (min 29 %, max 72 %) sur des feuilles de la variété "Golden Delicious" — très sensible à la tavelure — inoculées avec un mélange de souches de tavelure, sept jours après le traitement. Par ailleurs, le mélange d'un éliciteur tel l'ADCS avec un fongicide de synthèse (flusiazole), exprime une efficacité supérieure à l'effet de chacun des produits appliqué séparément, ce qui démontre un effet de synergie.

L'action de la RSI sur le développement de l'infection par la tavelure à partir de conidies, a pu être suivie au microscope électronique et montre que le premier stade visible d'une action de la RSI se situe bien après la germination, précisément au niveau du développement des stromes primaires sous la cuticule, qui est fortement ralenti, ce qui entraîne une diminution d'environ 60 % de la surface foliaire sporulante (Ortega *et al.*, 1998b). Ce type d'inhibition, qui s'opère après pénétration, ressemble quelque peu à l'action du gène *Vf*, bien que dans ce cas la sporulation n'ait pas lieu (Chevalier *et al.*, 1991).

Oligosaccharides d'origine naturelle. Une autre molécule d'origine naturelle présente dans des algues marines (*Laminaria digitata*) fait l'objet de travaux similaires. Il s'agit de la laminarine, connue sous le numéro code "GL 32" de la firme Goëmar qui a demandé son agrégation en France comme stimulant de la RSI en culture du froment (Klarzynski *et al.*, 2000) où elle semble donner satisfaction lorsqu'elle est utilisée en complément de traitements fongicides classiques. La laminarine est un oligosaccharide de la classe des bêta-glucanes, dont le poids moléculaire est de 4000 à 5000 Dalton. Elle n'est donc vraisemblablement pas transloquée en tant que telle dans la plante. Elle est non toxique, son action est de type RSI et elle présente une durée d'efficacité de l'ordre de plusieurs semaines après traitement (Joubert *et al.*, 1998).

Des essais réalisés en conditions contrôlées sur des semis de "Golden Delicious" ont montré qu'il est possible d'obtenir une moyenne de 77 % d'efficacité contre la tavelure (Creemers, 2001) alors qu'en conditions naturelles, les essais effectués sur les pommiers

adultes montrent que l'efficacité descend à environ 50 %. Les meilleurs résultats ont été obtenus quand l'inoculation avait lieu 14 jours après le traitement. Il est à noter toutefois que la sévérité des attaques sur les fruits était réduite. Des essais préliminaires du même type ont été menés dans notre Département afin d'évaluer l'efficacité d'un autre extrait d'algues ("IRF84") proposé par la firme Samabiol. Ces essais ont montré, en conditions contrôlées, une réduction d'infection de l'ordre de 60 % par rapport au témoin eau, ce qui a permis, dans ce cas, de limiter la surface moyenne des lésions à 6,5 % de la surface foliaire totale (Jamar, com. pers.)

Trichoderma harzianum. *T. harzianum* est un des agents de lutte biologique les plus connus, dont les mécanismes d'action sont complexes et qui a aussi des propriétés de RSI (Harman, 2000). Marinez *et al.* (1999) ont étudié sur melon, en collaboration avec l'Université de Montpellier, l'activation de la RSI entraînée par des enzymes cellulolytiques (cellulases) produites par le *T. harzianum*. Le suivi de la cinétique de l'activité peroxydasique et chitinasique après traitement montre clairement que l'action élicitrice de ces cellulases est de type RSI. La pulvérisation de cette formulation induit une résistance systémique qui persiste durant une quinzaine de jours et qui s'est révélée active en serre sur diverses plantes telles le concombre, la tomate, la vigne et le melon où, dans le cas de la lutte contre *Fusarium oxysporum*, un taux moyen de 60 % d'efficacité a été obtenu par rapport au témoin (Marinez *et al.*, 1999).

Des résultats d'essais préliminaires réalisés dans notre laboratoire, sur semis de pommiers, montrent également des effets de résistance partielle induite vis-à-vis de la tavelure (Jamar, com. pers.).

Harpine. Il s'agit d'une protéine produite par la bactérie *Erwinia amylovora*, agent du feu bactérien, dont la synthèse résulte de l'activité d'un gène du groupe "hrp". Deux nouvelles harpines, codées par des gènes appartenant à ce même groupe, viennent d'être mises en évidence par Kim et Bauer (1999).

Leur propriété de stimulation de la RSI a été découverte par hasard (Wei, 1996). La harpine est actuellement développée par une société commerciale américaine qui a réussi à insérer les gènes "hrp" dans une souche affaiblie d'*Escherichia coli* (K-12) afin de produire la protéine en fermenteur de façon industrielle. Elle est commercialisée en tant qu'activateur des défenses naturelles des plantes aux États-Unis où elle est agréée pour des cultures telles le coton, les citrus, le froment, les tomates, les concombres, le riz, les fraises, les poivrons, le tabac et pour la lutte contre une série de maladies cryptogamiques, bactériennes et mêmes virales.

Des travaux récents ont montré qu'elle peut présenter une efficacité partielle comme moyen de protection vis-à-vis du feu bactérien du pommier (Momol *et al.*, 1999) et des travaux sont en cours pour évaluer son utilisation pour lutter contre la tavelure du pommier. À l'heure actuelle, on dispose d'informations diffusées, en grande partie, par une firme commerciale tandis que les publications scientifiques sont extrêmement rares ; il est de ce fait difficile d'évaluer l'objectivité des informations.

3. DISCUSSION

Ces quelques exemples appliqués aux arbres fruitiers illustrent les principales propriétés qui caractérisent tant les agents éliciteurs (AE) que la résistance systémique induite (RSI) :

- les AE ne présentent pas d'activité antimicrobienne directe, ils agissent par l'intermédiaire de l'activation de mécanismes de défense naturelle des plantes qui se trouvent à l'état latent ;
- les divers mécanismes d'action induits agissent de façon non spécifique en augmentant la résistance de la plante face à un large spectre d'agents pathogènes : il s'agit très vraisemblablement d'une résistance durable ;
- leur action est systémique ; Sticher *et al.* (1997) signalent qu'on a constaté qu'elle se transmet par la greffe mais pas par la semence ;
- l'expression complète de la RSI exige un certain délai après induction ;
- la RSI est prolongée dans le temps (souvent plusieurs semaines) ;
- elle est partielle mais dépend des conditions de culture (plus efficace en conditions contrôlées qu'en plein air).

Il semble par ailleurs que les réactions de défense qui sont induites dans la plante ont un coût énergétique, ce qui pourrait avoir des conséquences sur d'autres réactions métaboliques et donc sur le rendement (Heil, 2001).

Malgré le fait qu'en Belgique, à notre connaissance, aucun produit de ce type ne soit actuellement agréé pour la lutte contre la tavelure ou le feu bactérien, l'aperçu des propriétés complexes de la RSI ouvre un large champ d'applications potentielles pour lutter contre ces maladies. Néanmoins, des travaux de recherche fondamentale sont nécessaires pour résoudre une série de questions qui restent en suspens. Il apparaît notamment assez paradoxal que des mécanismes biochimiques de défense, mis en action suite à une interaction spécifique hôte-pathogène de type "race-cultivar", se retrouvent également activés dans le cas de la RSI alors que les agents éliciteurs sont tellement divers et non spécifiques. Ceci pose la

question de savoir quels signaux et quels récepteurs sont effectivement impliqués dans ce type de résistance (Kuc, 2000). On connaît en effet certaines voies métaboliques responsables de la résistance induite et systémique mais dans beaucoup de cas, on ignore encore les mécanismes responsables des effets observés (van Loon *et al.*, 1998 ; Ellingboe, 2001).

On peut constater que les travaux de recherche visant à définir le type de résistance ainsi que le mode d'expression de celle-ci, sont comparables à ceux qui tentent de mieux comprendre l'expression de la résistance induite qui est complexe et s'apparente aux mécanismes connus de la résistance polygénique (Hammerschmidt *et al.*, 2001 ; Tuzum, 2001).

Du point de vue pratique, de nombreux facteurs restent encore à définir tels que les doses optimales de substances actives à utiliser ainsi que les moments d'application qui dépendent du stade phénologique de la plante, du délai de réponse, de la durée des effets de la RSI et enfin, des conditions épidémiologiques du parasite. Des travaux en vue d'optimiser la formulation des produits, en faisant intervenir des réducteurs de tension superficielle ou des liants, sont indispensables pour leur commercialisation. Il faut encore signaler la problématique de la procédure d'agrégation de tels produits qui n'est pas simple étant donné d'une part, leurs effets variables et d'autre part, dans le cas de composés d'origine naturelle, leur mélange avec d'autres molécules complexes (Godson *et al.*, 1999 ; Neale, 2000). Cette situation explique aussi que dans certains cas, ce type de produits se fait plus facilement agréer dans la catégorie des fertilisants foliaires.

D'autre part, le caractère partiel et variable de l'action de certaines substances actives en fonction de facteurs environnementaux et physiologiques pose le problème de la place à leur réserver dans les stratégies conventionnelles de lutte. Elles peuvent, dans un premier temps, s'inscrire en tant qu'agents complémentaires de la lutte chimique et peuvent jouer leur rôle dans le cadre d'une stratégie d'anti-résistance aux fongicides (Ortega *et al.*, 1998a ; Creemers, 2001). Il est aussi possible de les utiliser en synergie avec des fongicides conventionnels, ce qui permettrait éventuellement de réduire les doses de fongicides utilisées. Par ailleurs, Creemers (2001) envisage de positionner ce type de produits à des moments où les risques d'infection sont plus faibles, notamment en fin de période de projection des ascospores de tavelure.

La plupart des éliciteurs connus et d'origine naturelle sont des molécules simples qui se retrouvent soit dans des plantes, soit dans des algues ou encore sont extraites de crustacés (chitosane) et ne montrent, *a priori*, pas un profil susceptible de présenter des dangers. Au niveau éco-toxicologique, ils ne semblent pas non plus poser de problème. De plus, grâce à leur

biodégradabilité et aux très faibles doses auxquelles ils sont appliqués, les risques de résidus sont très faibles (Lyon *et al.*, 1995). Ces éliciteurs, outre leur usage potentiel dans des schémas fongicides conventionnels déjà mentionnés, semblent particulièrement indiqués dans le cas de la production intégrée mais surtout dans le cadre de l'agriculture biologique qui manque cruellement de substances fongicides, ce qui limite son extension (Trapman, 1999). À moyen terme, l'usage des composés dérivés du cuivre sera sans doute réduit et finalement supprimé (Lateur *et al.*, 2001).

La question de savoir si les plantes traitées avec des éliciteurs auraient des répercussions sur la santé provient du fait que la RSI provoque l'activation d'une série de réactions biochimiques qui aboutissent à la synthèse de nouvelles molécules organiques. Lyon et Newton (1997) discutent de cette question et conviennent qu'on ne connaît pas l'effet des protéines PR sur la santé humaine mais que celles-ci sont des protéines assez banales que l'on retrouve dans toutes les plantes et qui sont naturellement présentes sans l'action d'éliciteurs. Le problème ne semble pas non plus se poser pour les autres substances qui apparaissent suite à la RSI, celles-ci sont des composés simples, sans risque potentiel, également naturellement présents dans les plantes et rien n'indique qu'ils seraient produits à une concentration telle qu'ils en deviennent toxiques.

Il est connu que des composés phénoliques jouent un rôle important chez les plantes dans le phénomène de résistance aux maladies (Nicholson, Hammerschmidt, 1992) et dans le cas du pommier, plusieurs travaux mettent en évidence l'action de flavonoïdes, et en particulier certains flavane-3-ols, lors des mécanismes de résistance vis-à-vis de la tavelure (Treutter, Feucht, 1990 ; Mayr *et al.*, 1997 ; Rademacher *et al.*, 1999). Holowezak *et al.* (1962) avaient déjà montré que l'augmentation de la résistance à la tavelure de semis de pommiers, suite à une injection de phénylalanine (Kuc *et al.*, 1959), était due à la conversion de cet acide aminé en composés phénoliques tels la phloridzine, la phlorétine et l'acide phlorétique. Les flavonoïdes possèdent notamment des caractéristiques intéressantes pour la santé humaine telles des activités anti-cancéreuses, anti-virales, anti-inflammatoires et enfin cardio-protectrices (Wang *et al.*, 1996 ; King, Young, 1999 ; Ebehardt *et al.*, 2000). La production de pommiers traités à l'aide d'éliciteurs de RSI serait donc légèrement plus riche en ces composés et pourrait donc apporter une plus value diététique (Treutter, 2000).

L'interaction cultivar-réaction de la RSI est un aspect qui mériterait d'être mieux étudié. Aucune étude sur ce sujet n'a jusqu'à présent été publiée ; généralement le matériel expérimental utilisé est constitué de la variété "Golden Delicious" connue

pour sa grande sensibilité à la tavelure. Il est important de pouvoir mettre en évidence que par l'intermédiaire de la RSI, il est possible d'augmenter la résistance de variétés commerciales très sensibles mais d'autre part, on peut supposer qu'en partant de variétés possédant déjà une résistance partielle à la tavelure, les résultats de la RSI n'en seraient qu'améliorés. La combinaison de ces facteurs pourrait ainsi contribuer à réduire de façon substantielle la dépendance vis-à-vis des traitements fongicides. La RSI pourrait aussi être envisagée dans le cadre d'une stratégie visant à étendre la durabilité de gènes majeurs en stimulant des gènes de résistance résiduelle. Elle pourrait donc s'appliquer dans le cas des nouvelles variétés de pommes porteuses du gène *Vf* qui a été contourné récemment par deux nouvelles races de tavelure (Bénaouf, Parisi, 2000).

Lors d'une étude de trois systèmes hôte-parasite qui font intervenir la résistance polygénique, Tuzum (2001) montre qu'il y a un certain parallélisme entre les mécanismes biochimiques de défense de la plante présents dans ces systèmes et ceux régulièrement observés lors d'une activation de la RSI. La vitesse de réaction des mécanismes de défense induits par la RSI, l'efficacité de ceux-ci ou encore d'autres facteurs pourraient faire partie des composantes de la résistance polygénique. Reglinski *et al.* (1994) démontrent — dans le cas de cultivars d'orge — qu'il y a une interaction cultivars-éliciteurs au niveau de la réponse de RSI et préconisent, dès lors, d'intégrer ce caractère dans des programmes d'amélioration.

4. CONCLUSIONS

Dans le cadre d'une prise de conscience grandissante d'une tranche de plus en plus importante des consommateurs vis-à-vis des problèmes d'environnement et des risques entraînés par une protection des plantes trop intensive, l'arboriculture fruitière vit depuis une quinzaine d'années une profonde mutation. Elle se trouve contrainte de faire appel à des moyens de lutte biologique contre certains insectes devenus résistants à des insecticides à large spectre d'action utilisés de façon aveugle. Les techniques culturales appliquant les cahiers des charges de la lutte intégrée (mélange de lutte chimique raisonnée et de lutte biologique), d'abord marginales, se sont implantées dans de nombreux pays pour finalement faire place aux concepts de la production intégrée. Ceux-ci intègrent des aspects phytotechniques plus respectueux de l'environnement. Par ailleurs, ces cinq dernières années, la demande de produits issus de l'agriculture biologique ne cesse de progresser (Willeboer, 2001). Parallèlement, les législations en matière d'agrément de produits phytopharmaceutiques sont de plus en plus sévères et de nombreuses poli-

tiques nationales et européennes sont en place en vue de réduire de façon significative l'usage des intrants et en particulier celui des fongicides (Gullino, Knijpers, 1994 ; Goldenman, Wattiez, 2001). Dans ce contexte, on comprend aisément que l'industrie phytopharmaceutique porte de plus en plus d'attention à des produits dont l'image est plus proche de la nature tels des produits de synthèse mais dérivés de molécules naturelles (ex. : les strobilurines), des molécules d'origine naturelle, des bio-pesticides (qui n'occupent globalement qu'environ 1 % du marché) et des produits éliciteurs de RSI (Crombie, 1999 ; Lucas, 1999 ; Isman, 2000 ; Copping, Menn, 2000).

Les systèmes de production doivent constamment s'adapter aux nouvelles contraintes rencontrées afin d'équilibrer judicieusement l'équation complexe qui tient compte à la fois d'aspects économiques et environnementaux, et de la société dans son ensemble. Seule une approche globale du système s'inscrit dans la philosophie d'une agriculture durable. Dans ce cadre, il apparaît que les anciennes oppositions, souvent philosophiques, entre les différents moyens de lutte chimique, intégrée ou biologique n'ont plus de raison d'être et qu'il s'agit plutôt d'y rechercher les complémentarités. La RSI s'inscrit pleinement dans cette approche qui de plus, est dotée d'une bonne image de marque, exploitée par les firmes commerciales, qui la désignent soit sous le vocable "vaccination" soit sous celui de "stimulateur de défenses naturelles". Il faut toutefois signaler qu'il n'est pas aisé d'obtenir des résultats de travaux scientifiques concernant certains produits commerciaux. Dans ce contexte, il est nécessaire que des institutions du service public développent également compétences et recherches dans ce nouveau domaine afin de pouvoir garantir l'objectivité des résultats.

Malgré l'action souvent partielle, variable et uniquement préventive de la RSI, mais aussi malgré le fait que de nombreux travaux de recherche et développement soient encore nécessaires avant de pouvoir l'appliquer en arboriculture fruitière, la RSI présente néanmoins de nombreux avantages tels :

- la possibilité d'utiliser des substances élicitrices d'origine naturelle, des composés relativement simples, non coûteux et non toxiques ;
- la polyvalence et le large spectre d'action ;
- l'action de type multi-sites, non spécifique et donc durable ;
- l'effet systémique et persistant dans les plantes ;
- la possibilité de lutter contre des maladies bactériennes ou même contre certaines maladies virales pour lesquelles on ne dispose que de peu de moyens de protection.

Les avantages connus et encore à découvrir de la RSI offrent donc de nouvelles perspectives dans une

approche globale de lutte contre les maladies des arbres fruitiers à pépins.

Remerciements

Nos vifs remerciements vont à Mme A. Chandelier ainsi qu'à MM. M. Cavelier et H. Magein pour la lecture critique du manuscrit.

Bibliographie

- Aalbers P. (1999). Besparen fungiciden mogelijk zonder toename schurft. *Fruitteelt* **8**, p. 1–13.
- Anonyme (1999). Het gebruik van gewasbeschermingsmiddelen bij de productie van pitfruit. *Belg. Fruitrev.* **7**, p. 10–25.
- Anonyme (2000). Commentaires sur les statistiques relatives à l'évolution des quantités de matières actives utilisées en agriculture durant la période 1992–98. *J. UPA-UDEF* (10 février), p. 13.
- Bénaouf G., Parisi L. (2000). Genetics of host-pathogen relationships between *Venturia inaequalis* races 6 and 7 and *Malus* species. *Phytopathology* **90** (3), p. 236–242.
- Chester K. (1933). The problem of acquired physiological immunity in plants. *Q. Rev. Biol.* **8**, p. 129–154, 275–324.
- Chevalier M., Lespinasse Y., Renaudin S. (1991). A microscopic study of the different classes of symptoms coded by the *Vf* gene in apple for resistance to scab (*Venturia inaequalis*). *Plant Pathol.* **40**, p. 249–256.
- Cohen Y., Reuveni M., Baider A. (1999). Local and systemic activity of BABA (DL-3-aminobutyric acid) against *Plasmopara viticola* in grapevines. *Eur. J. Plant Pathol.* **105**, p. 351–361.
- Copping LG., Menn JJ. (2000). Biopesticides: a review of their action, applications and efficacy. *Pest Manage. Sci.* **56**, p. 651–676.
- Creemers P. (1998). Un nouveau défi pour une lutte rationnelle contre la tavelure : la flexibilité. *Fruit Belg.* **472**, p. 57–63.
- Creemers P. (2000). 2000 : terug een jaar met schurftproblemen. *Fruitteelt Nieuws* **18**, p. 25–28.
- Creemers P. (2001). Alternative control methods of fungal diseases: induced resistance with natural products and biological control of post-harvest diseases with yeasts. *Colloque européen Pomme. Protection biologique et alternative pomme : verger - conservation*, Paris : CTIFL, p. 25–34.
- Crombie L. (1999). Review - Natural products chemistry and its part in the defence against insects and fungi in agriculture. *Pestic. Sci.* **55**, p. 761–774.
- Ebehardt MV., Lee CY., Liu RH. (2000). Antioxidant activity of fresh apples. *Nature* **405**, p. 903–904.
- Elingboe A. (2001). Plant-pathogen interactions: genetic and comparative analyses. *Eur. J. Plant Pathol.* **107**, p. 79–84.
- Fritig B., Heitz T., Stintzi A., Kauffmann S., Pellegrini L., Saindrenan P., Geoffroy P., Legrand M. (1996). Mécanismes moléculaires de défense des plantes vis-à-vis de micro-organismes pathogènes : détermination, signaux et régulation. In *Maladies des arbres fruitiers et résistance variétale - 10^e Colloque sur les recherches fruitières*. Angers, France : CTIFL, INRA, p. 15–29.
- Godson T., Winfield EJ., Davis R. (1999). Registration of mixed formulations of pesticides. *Pestic. Sci.* **55**, p. 189–192.
- Goldenman G., Wattiez C. (2001). A campaign for pesticide use reduction in Europe. *Pestic. News* **51**, p. 10–11.
- Gullino ML., Kuijpers LAM. (1994). Social and political implications of managing plant diseases with restricted fungicides in Europe. *Annu. Rev. Phytopathol.* **32**, p. 559–579.
- Hammerschmidt R., Métraux JP., van Loon LC. (2001). Inducing resistance: a summary of papers presented at the First International Symposium on induced resistance to plant diseases, Corfu, May 2000. *Eur. J. Plant Pathol.* **107**, p. 1–6.
- Harman GE. (2000). Myths and dogmas of biocontrol - Changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzianum* T-22. *Plant Dis.* **84** (4), p. 377–393.
- Heijne B. (1998). Bestrijdingsmogelijkheden voor schurft op een rijtje. *Fruitteelt* **1**, p. 12–14.
- Heil M. (2001). The ecological concept of costs of induced systemic resistance (ISR). *Eur. J. Plant Pathol.* **107**, p. 137–146.
- Holowezak J., Kuc J., Williams EB. (1962). Metabolism of DL- and L-phenylalanine in *Malus* related to susceptibility and resistance to *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* **52**, p. 699–703.
- Huberdeau D., Geoffrion R. (1998). Prévoir les attaques de tavelure : des premières recherches aux réseaux d'observation actuels. Cas du Maine-et-Loire. *Phytoma* **509**, p. 40–45.
- Ishii H., Tomita Y., Horio T., Narusaka Y., Nakazawa Y., Nishimura K., Iwamoto S. (1999). Induced resistance of acibenzolar-S-methyl (CGA245704) to cucumber and Japanese pear diseases. *Eur. J. Plant Pathol.* **105**, p. 77–85.
- Isman M. (2000). Plant essential oils for pest and disease management. *Crop Prot.* **19**, p. 603–608.
- Joubert JM., Yvin YC., Barchietto T., Seng JM., Plesse B., Klarzynski O., Kopp M., Fritig B., Kloareg B. (1998). A 1-3 glucan, specific to a marine alga, stimulates plant defence reactions and induces broad range resistance against pathogens. *Proc. Brighton Conf., Pests & Dis.*, p. 441–448.
- Kemp H., van Dieren MCA. (1998). Screening of apple cultivars and selections for susceptibility to the fungal diseases scab, mildew and canker. In *Proc. Eucarpia Symp. on fruit breeding and genetics. Acta Hort.* **484**, p. 499–505.

- Kessmann H., Staub T., Hofmann C., Maetzke T., Herzog J. (1994). Induction of systemic acquired disease resistance in plants by chemicals. *Annu. Rev. Phytopathol.* **32**, p. 439–459.
- Kim JF., Bauer DW. (1999). Secreted enigmatic proteins of *Erwinia amylovora* - For good and evil. *Acta Hort.* **489**, p. 371–374.
- King A., Young G. (1999). Characteristics and occurrence of phenolic phytochemicals. *J. Am. Diet. Assoc.* **99** (2), p. 213–218.
- Klarzynski O., Fritig B., Joubert JM., Yvin JC., Kloareg B. (2000). Stimulation naturelle des défenses des plantes par la laminarine : exemple de protection chez le blé. In *Sixième Conférence internationale sur les maladies des plantes, Tours*. Paris : AAFP, p. 681–688.
- Knogge W. (1996). Molecular basis of specificity in host/fungus interactions. *Eur. J. Plant Pathol.* **102**, p. 807–816.
- Kuc J., Barnes E., Daftsios A., Williams E. (1959). The effect of amino acids on susceptibility of apple varieties to scab. *Phytopathology* **49**, p. 313–315.
- Kuc J. (2000). Development and future direction of induced systemic resistance in plants. *Crop Prot.* **19**, p. 859–861.
- Kuc J. (2001). Concept and direction of induced systemic resistance in plants and its application. *Eur. J. Plant Pathol.* **107**, p. 7–12.
- Lateur M. (2000). Fruit tree genetic resources and integrated fruit production. In Proc. of Int. Conf. on integrated fruit production. *Acta Hort.* **525**, p. 317–323.
- Lateur M., Lefrancq B., Lespinasse Y., Parisi L., Pinet Cl., Laurens F., Durel CE. (2000a). D.A.R.E. : un projet européen sur la résistance durable du pommier à la tavelure et à l'oïdium. *Fruit Belg.* **488**, p. 189–195.
- Lateur M., Lefrancq B., Wagemans C. (2000b). Influence of scab inoculum concentration in an apple breeding programme focused on quantitative resistance. In Proc. of Eucarpia Symp. on fruit breeding and genetics, Dresden. *Acta Hort.* **538**, p. 249–255.
- Lateur M., Lefrancq B., Jamar L., Villette I., Rondia A. (2001). La résistance aux maladies, clé de la culture du pommier en production intégrée et en agriculture biologique. *Fruit Belg.* **494**, p. 181–189.
- Laurens F. (1999). Review of the current apple breeding programmes in the world: objectives for scion cultivar improvement. In Proc. Eucarpia Symp. on fruit breeding and genetics. *Acta Hort.* **484**, p. 163–170.
- Lecomte P., Paulin JP., Billing E. (1998). Fire Blight risk assessment during bloom in an experimental orchard using BIS (Billing's Integrated System). *Eur. J. Plant Pathol.* **104**, p. 667–675.
- Le Lezec M., Bautrais P., Beloin A. (1991). L'amélioration du poirier pour la résistance au feu bactérien. *Arboric. Fruitière* **440**, p. 29–37.
- Lucas JA. (1999). Plant immunisation: from myth to SAR. *Pestic. Sci.* **55**, p. 193–196.
- Lyon GD., Reglinski T., Newton AC. (1995). Novel disease control compounds: the potential to “immunize” plants against infection. *Plant Pathol.* **44**, p. 407–427.
- Lyon GD., Newton AC. (1997). Do resistance elicitors offer new opportunities in integrated disease control strategies? *Plant Pathol.* **46**, p. 636–641.
- Martinez C., Besnard O., Baccou JC. (1999). Stimulation des défenses naturelles des plantes. *Phytoma* **521**, p. 16–19.
- Mayr U., Michalek S., Treutter D., Feucht W. (1997). Phenolic compounds of apple and their relationship to scab resistance. *J. Phytopathol.* **145** (2-3), p. 69–75.
- Mac Hardy WE., Gadoury DM., Gessler C. (2001). Parasitic and biological fitness of *Venturia inaequalis*: relationship to disease management strategies. *Plant Dis.* **85**, p. 1037–1051.
- Merwin IA., Cooley DR., Berkett LP. (1994). Scab-resistant apples for the Northeastern United States: New prospects and old problems. *Plant Dis.* **78**, p. 4–10.
- Métraux JP. (2001). Systemic acquired resistance and salicylic acid: current of knowledge. *Eur. J. Plant Pathol.* **107**, p. 13–18.
- Momol MT., Norelli JL., Aldwinkle HS. (1999). Evaluation of biological control agents, systemic acquired resistance inducers and bactericides for the control of fire blight on apple blossom. *Acta Hort.* **489**, p. 591–595.
- Neale M. (2000). The regulation of natural products as crop protection agents. *Pest Manage. Sci.* **56**, p. 677–680.
- Nicholson RL., Hammerschmidt R. (1992). Phenolic compounds and their role in disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* **30**, p. 369–389.
- Ortega F., Steiner U., Dehne HW. (1998a). Induced resistance: a tool for fungicide resistance. *Pestic. Sci.* **53** (2), p. 193–196.
- Ortega F., Steiner U., Dehne HW. (1998b). Induced resistance to apple scab: Microscopic studies on the infection cycle of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. *J. Phytopathol.* **146** (8–9), p. 399–405.
- Parisi L., Orts R., Rivenez-Damboise MO., Lefeuvre M., Lagarde MP. (1995). Protection intégrée du verger de pommiers de l'an 2000. Tavelure et oïdium : variétés résistantes et lutte raisonnée. *Arboric. Fruitière* **486**, p. 25–29.
- Paulin JP., Primault J. (1993). *Feu bactérien et culture du pommier à cidre*. INRA. Sées, France : Comité des fruits à cidre et des productions cidricoles, 60 p.
- Rademacher W., Speakman JB., Römmelt S., Treutter D. (1999). Induction of resistance against bacterial and fungal pathogens in apple by prohexadione - Ca. *Phytopathology* **89**, S63.
- Reglinski T., Lyon GD., Newton AC. (1994). Induction of resistance mechanisms in barley by yeast-derived elicitors. *Ann. Appl. Biol.* **124**, p. 509–517.
- Reglinski T., Whitaker G., Cooney JM., Taylor JT., Poole PR., Roberts PB., Kim KK. (2001). Systemic acquired resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in kiwifruit vines. *Physiol. Molecul. Plant Pathol.* **58** (3), p. 111–118.

- Reuveni M., Zahavi T., Cohen Y. (2001). Controlling downy Mildew (*Plasmopara viticola*) in field-grown grapevine with beta-aminobutyric acid (BABA). *Phytoparasitica* **29** (2), p. 125–133.
- Ross AF. (1966). Systemic effects of local lesion formation. In Beemster ABR., Dijkstra J. (Eds). *Viruses of plants*. Amsterdam: North-Holland Publishing, p. 127–150.
- Sticher L., Mauch-Mani B., Métraux JP. (1997). Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* **35**, p. 235–270.
- Trapman M. (1999). Schurftbestrijding, “back to the roots”. *Fruitteelt* **10**, p. 10–11.
- Trapman M., Polfliet M. (1997). Management of primary infections of Apple-scab with the simulation program RIMpro: review of four years field trials. In Proc. of the 4th workshop on integrated control of pome fruit diseases. *Bull. OILB-SROP* **20** (9), p. 241–250.
- Treutter D., Feucht W. (1990). The pattern of flavan-3-ols in relation to scab resistance of apple cultivars. *J. Hort. Sci.* **65**, p. 511–517.
- Treutter D. (2000). Induced resistance in plant pathology - Consequences for the quality of plant foodstuffs ? *J. Appl. Bot.* **74** (1–2), p. 1–4.
- Tuzum S. (2001). The relationship between pathogen induced systemic resistance (ISR) and multigenic (horizontal) resistance in plants. *Eur. J. Plant Pathol.* **107**, p. 85–93.
- van Loon LC. (1997). Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins. *Eur. J. Plant Pathol.* **103**, p. 753–765.
- van Loon LC., Bakker PAHM., Pieterse CM. (1998). Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.* **36**, p. 453–483.
- Wang H., Cao G., Prior R. (1996). Total antioxidant capacity of fruits. *J. Agric. Food Chem.* **44**, p. 701–705.
- Wei ZM., Beer SV. (1996). Harpin from *Erwinia amylovora* induces plant resistance. VII International workshop on fire blight. *Acta Hort.* **411**, p. 223–225
- Willeboer P. (2001). Trendwatcher voorspelt groeiende vraag naar bio-fruit. *Fruitteelt* **7**, p. 14–15.
- Xu XM., Butt DJ. (1997). A description of AdemTM – a PC-based disease warning system for apple. Proc. of the 4th Workshop on Integrated Control of Pome Fruit Diseases. *Bull. OILB-SROP* **20** (9), p. 251–260.

(75 réf.)