



HAL
open science

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DES DEGATS DES BIOAGRESSEURS DU POMMIER

O Lacroix, Isabelle Grechi, Michel Génard, A Ratnadass, Françoise Lescourret

► **To cite this version:**

O Lacroix, Isabelle Grechi, Michel Génard, A Ratnadass, Françoise Lescourret. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DES DEGATS DES BIOAGRESSEURS DU POMMIER. INRAE PSH Avignon. 2021. hal-04321830

HAL Id: hal-04321830

<https://hal.science/hal-04321830>

Submitted on 4 Dec 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Public Domain

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DES DEGATS DES BIOAGRESSEURS DU POMMIER

O. Lacroix¹, I. Grechi², M. Génard¹, A. Ratnadass², F. Lescourret¹

2021

¹ INRAE, UR PSH

² CIRAD, UR HortSys

Ce rapport a été réalisé dans le cadre du projet « ODACE », avec le soutien financier de l'OFB dans le cadre de l'APR « Durabilité des systèmes de productions agricoles alternatifs évitant ou limitant l'utilisation des produits phytopharmaceutiques » lancé dans le cadre du plan Écophyto II+ et co-piloté par les ministères de la transition écologique, de l'agriculture et de l'alimentation, des solidarités et de la santé et de l'enseignement supérieur, de la recherche et de l'innovation.



Table des matières

1	Introduction	3
2	Réduction des fonctions physiologiques du pommier	4
2.1	Réduction du rayonnement photosynthétiquement actif reçu par la plante	4
2.2	Réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active	5
2.3	Réduction de la photosynthèse saturante.....	6
2.4	Réduction de la conductance stomatique maximale	7
2.5	Réduction de la conductance hydraulique	9
2.6	Perturbation du flux de carbone	10
2.7	Vol de carbone et d'azote.....	11
2.8	Réduction du nombre de fruits	12
3	Interaction entre bioagresseurs d'un même groupe fonctionnel.....	14
3.1	Formalisations possibles des interactions entre bioagresseurs	14
3.2	Formalisme choisi dans QualiTree.....	14
4	Discussion.....	15
4.1	Non-sélection de certains bioagresseurs.....	15
4.2	Attribution des bioagresseurs à leur groupe fonctionnel.....	15
4.3	Approche généraliste de la démarche.....	16
5	Conclusion	18
6	Bibliographie	19

1 INTRODUCTION

La pomme est le premier fruit cultivé et exporté en France. La production française de pommes s'élevé à 1 400 000 tonnes en moyenne de 2016 à 2020. Bien qu'en légère baisse en 2021 (-20% par rapport à la moyenne 2016-2020), elle permet l'exportation dans le monde de près de 400 000 tonnes de pommes (en 2020), soit 31% de la production annuelle. La consommation de pommes reste stable en France avec 23 kg/an/hab en 2020 (Agreste - Graph'Agri - Alimentation, 2021). Les vergers de pommiers représentent 22% de la surface des vergers français en 2020. L'indice de fréquence de traitement (IFT) moyen en 2018 pour la pomme s'élevé à 29,5, en baisse par rapport à celui de 2012 (31,9). L'IFT moyen des vergers de pommiers en agriculture biologique est de 18,5, contre 31,5 pour celui des autres vergers de pommiers (Agreste - Graph'Agri - Alimentation, 2021). La majorité des produits utilisés sont des fongicides et bactéricides.

Le but de cette revue bibliographique est de broser le paysage des bioagresseurs majeurs du pommier en France et de leurs dégâts sur les fonctions de production du pommier. Cette revue permet de mettre en lumière les différents dégâts, qui vont de l'altération de l'activité photosynthétique à l'altération directe des fruits. Elle sert également de base pour la modélisation des dégâts des bioagresseurs majeurs du pommier au sein du modèle de culture QualiTree (Lescourret et al., 2011; Rahmati et al., 2018). Les bioagresseurs retenus pour cette revue ont été choisis en raison de leur forte fréquence d'apparition en verger, de l'importance des conséquences économiques de leurs dégâts, et également parce qu'ils font l'objet de préoccupations de la part des arboriculteurs français.

Cette revue bibliographique met tout d'abord en avant les différentes voies d'attaque des bioagresseurs sur le pommier. Cette première partie s'attache à relever les similarités et différences entre dégâts de bioagresseurs afin de les rassembler en groupes fonctionnels qui reflètent des attaques ciblant les mêmes fonctions écophysiological du pommier. Les interactions entre dégâts de bioagresseurs seront étudiées dans la seconde partie de cette revue bibliographique.

Les fonctions écophysiological sur lesquelles agissent les bioagresseurs sont celles décrites au sein du modèle de culture QualiTree. Un nombre restreint de fonctions a été choisi afin de conserver la structure actuelle de QualiTree et de faciliter l'intégration des dégâts des bioagresseurs dans cette structure. Pour chaque fonction, il s'agit de décrire et de localiser l'action des différents bioagresseurs du pommier.

Les bioagresseurs sont catégorisés en cinq modes d'action (d'après Rabbinge and Bastiaans, 1989 ; (Kropff et al., 1995) :

- i) Voleurs de ressource par la couverture de la surface foliaire ou bien la capture des rayons incidents, de l'eau ou des nutriments (e.g., pathogènes à la surface des feuilles, adventices)
- ii) Modificateur de l'architecture de la plante par destruction des rameaux (e.g., zeuzère mineuse des rameaux)
- iii) Réducteurs du taux d'assimilation via un effet sur l'activité photosynthétique (e.g., oïdium)
- iv) Piqueur-suceur avec la consommation du carbone et de l'azote de la plante (e.g., puceron cendré)
- v) Défoliateurs (e.g. tordeuses de la pelure)

2 REDUCTION DES FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES DU POMMIER

La modélisation des dégâts des bioagresseurs majeurs du pommier au sein du modèle de culture QualiTree nous amène à considérer 8 groupes fonctionnels : Réduction du rayonnement photosynthétiquement actif reçu par la plante (PAR), Réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active (LA), Réduction de la photosynthèse saturante (Pmax), Réduction de la conductance stomatique maximale (gsmax), Réduction de la conductance hydraulique (K), Perturbation du flux de carbone (Fij), Vol de carbone et azote (DN/DC), et Réduction du nombre de fruits (Nf) illustrée en figure 1.

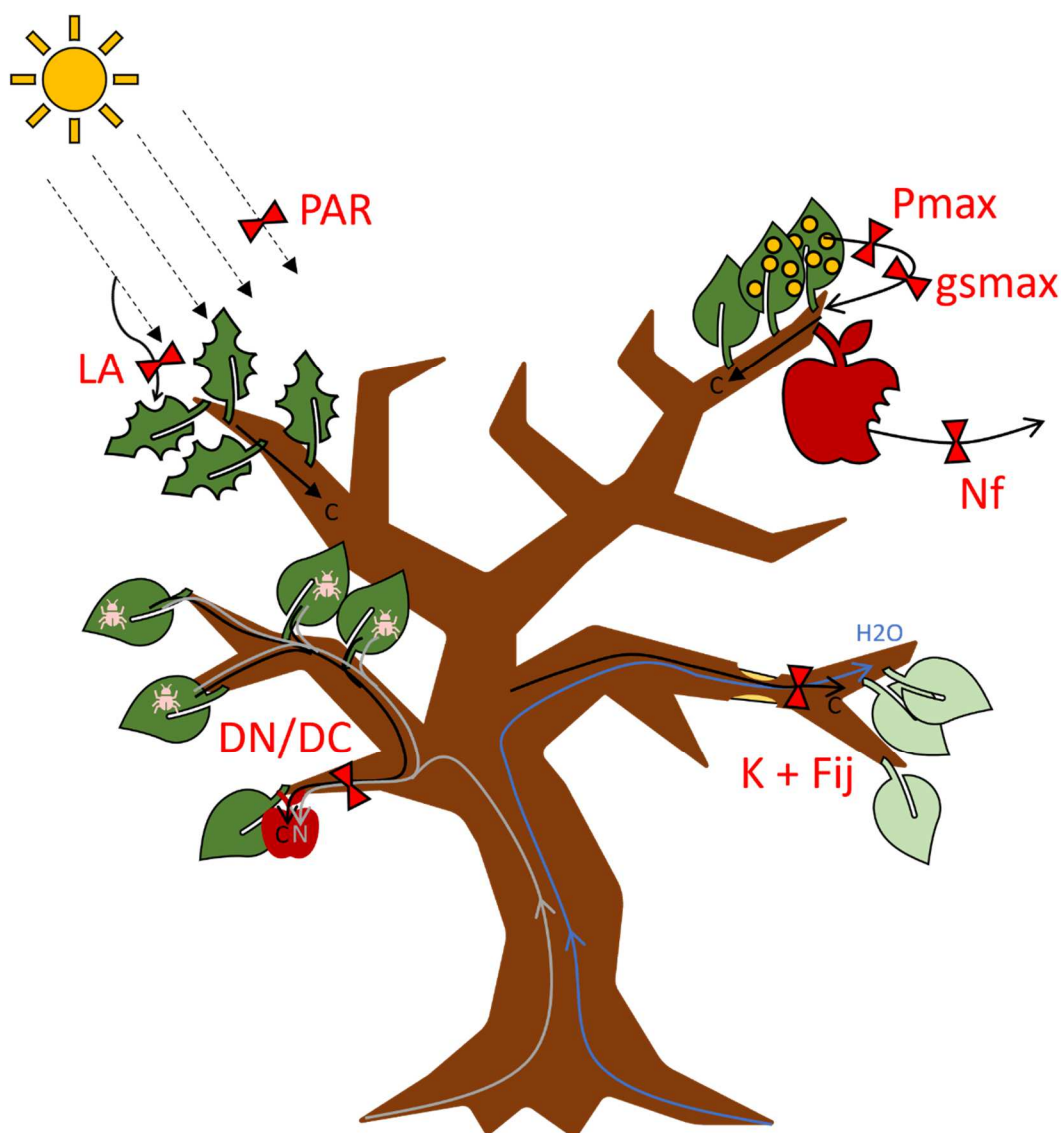


Figure 1 : Groupes fonctionnels des bioagresseurs du pommier. Réduction du rayonnement photosynthétiquement actif reçu par la plante (PAR), Réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active (LA), Réduction de la photosynthèse saturante (Pmax), Réduction de la conductance stomatique maximale (gsmax), Réduction de la conductance hydraulique (K), Perturbation du flux de carbone (Fij), Vol de carbone et azote (DN/DC), et Réduction du nombre de fruits (Nf).

2.1 REDUCTION DU RAYONNEMENT PHOTOSYNTHETIQUEMENT ACTIF REÇU PAR LA PLANTE

2.1.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

La baisse d'activité photosynthétique peut être due à de nombreux facteurs tels que la baisse du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) reçu par la feuille, la baisse des échanges gazeux par des conditions climatiques défavorables (Section 2.4), la destruction ou la perturbation des chloroplastes (Section 2.3). L'interception du PAR par la plante se fait par ses feuilles, ainsi tout obstacle sur le trajet « source lumineuse – feuille » diminue la quantité de photons reçue par unité de surface par seconde. Une baisse du PAR ne signifie pas forcément une baisse d'activité photosynthétique si la durée d'exposition des feuilles est allongée et si la photosynthèse saturante est atteinte avec un plus faible PAR. En effet, de nombreuses plantes ne sont pas capables de tirer profit du maximum de lumière transmise et ont donc une photosynthèse saturante atteinte pour un PAR plus faible que le maximum journalier. L'obstacle à l'origine de la baisse de PAR reçu par la plante peut être issu de la plante avec un port induisant de nombreuses ombres portées sur les feuilles des rameaux inférieurs ou bien être un élément extérieur à la plante tel qu'un bioagresseur.

2.1.2 VOLEUR DE RAYONNEMENT PHOTOSYNTHETIQUEMENT ACTIF

Le vol de ressource lumineuse par un bioagresseur va dépendre de son étalement sur la feuille mais également de son opacité. Les bioagresseurs à l'origine du vol du PAR pour la plante sont assimilables à des caches plus ou moins opaques selon leur nature et leur développement, provoquant des ombres à la surface de la feuille. Ces ombres réduisent alors la transmission des photons à la feuille.

La **fumagine** est un complexe de champignons qui se développe sur le miellat produit par de nombreux insectes. Ce miellat est produit par les insectes qui se nourrissent de la sève pour satisfaire leurs besoins en azote et qui rejettent le sucre en excès. Sur pommier, le puceron cendré est le bioagresseur qui rejette le plus de miellat, recouvrant ainsi de nombreuses feuilles de ce miellat sucré, propice au développement de la fumagine. La fumagine est composée de mycélium noir très caractéristique. Elle n'est pas complètement opaque mais est capable d'intercepter jusqu'à 60% du PAR (Insausti et al., 2015). La fumagine est uniquement superficielle et ne colonise pas les tissus de la plante (Hughes, 1976; Tedders and Smith, 1976). L'obstruction à la lumière est donc uniquement physique (Insausti et al., 2015). Insausti et al. (2015) n'ont pas observé de différence de photosynthèse sur oranger avec ou sans fumagine car la photosynthèse saturante était atteinte, cependant ils ont noté une accumulation de la chlorophylle au sein des feuilles touchées. Smith and Tedders (1980) ont démontré que la fumagine sur les feuilles de pécan agissait comme un filtre qui capte une partie du PAR, quelle que soit la longueur d'onde (comprise entre 400 et 700nm), qui peut atteindre 50%.

2.2 REDUCTION DE LA SURFACE FOLIAIRE PHOTOSYNTHETIQUEMENT ACTIVE

2.2.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

La surface foliaire photosynthétiquement active est la surface réelle des feuilles qui réalisent la photosynthèse. Une feuille enroulée conservera une même surface et un même poids mais la surface permettant la photosynthèse sera réduite car la prise de lumière sera inférieure à celle d'une feuille plane. L'enroulement des feuilles peut être considéré comme un phénomène de réponse face à un stress biotique ou abiotique. Par exemple, un stress hydrique provoquant l'enroulement des feuilles, diminue la transpiration des feuilles, qui diminue à son tour leur activité photosynthétique (Premachandra et al., 1993; Kadioglu and Terzi, 2007). Les blessures sur feuille détruisent quant à elles directement la surface foliaire, elles vont donc également impacter la surface foliaire photosynthétiquement active, réduisant alors l'activité photosynthétique de la plante.

2.2.2 REDUCTEURS DE LA SURFACE FOLIAIRE PHOTOSYNTHETIQUEMENT ACTIVE

La réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active peut se faire de plusieurs manières à la suite de l'infestation/infection du pommier par un ou plusieurs bioagresseurs. On peut définir deux impacts sur les feuilles : l'enroulement et la destruction. L'enroulement de la feuille est provoqué par de nombreux bioagresseurs lors de leur nutrition sur l'arbre (e.g., la cécidomyie (*Dasineura mali* Kieffer) qui provoque l'enroulement des feuilles en modifiant la structure des feuilles, leur donnant un aspect gaufré). Il favorise leur survie par une protection physique contre les agressions extérieures et une mise à disposition de nourriture. La destruction de la surface foliaire peut se faire par la simple consommation de la feuille par le bioagresseur (e.g.,

la noctuelle *Orthosia gothica* Linnaeus) ou bien par la chute ou la sénescence de la feuille à la suite de l'attaque du bioagresseur. La réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active s'accompagne alors d'une baisse de la photosynthèse pour chaque pousse feuillée attaquée au prorata de la surface « perdue ». Cependant Nabyt et al. (2009) ont démontré que la consommation de la feuille par des herbivores provoquait des pertes de photosynthèse plus importantes que celles dues à une simple perte de surface foliaire. En effet, la consommation de la surface foliaire provoque notamment l'interruption des vaisseaux xylémiens et phloémiens, ce qui augmente la transpiration de la feuille tout en diminuant l'activité du photosystème II.

Le **puceron cendré** (*Dysaphis plantaginea* Passerini), lors de sa nutrition, injecte sa salive qui provoque la déformation et l'enroulement des feuilles du pommier (Miles, 1989; Qubbaj et al., 2005; Dedryver et al., 2010). Cet enroulement des feuilles contribue à la diminution de l'activité photosynthétique par une baisse de surface foliaire photosynthétiquement active (Durand, 2007; Brevalle, 2008). L'enroulement des feuilles se fait selon l'axe longitudinal de la feuille (Forrest and Dixon, 1975) permettant une protection physique du puceron de son environnement tout en lui permettant de continuer sa consommation de sève. Forrest et Dixon (1975) observent que la quasi-totalité des feuilles de la pousse feuillée infestée par le puceron cendré présente des enroulements, plus ou moins marqués. L'enroulement se déroule dans les 24h suivant l'infestation. Chez la pomme de terre, le puceron (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas) provoque des symptômes d'enroulement des feuilles mais le phénomène semble dépendant de la pression en pucerons : une faible population ne provoquera que très peu d'enroulements de feuilles, tandis qu'une forte pression en pucerons déclenchera systématiquement des enroulements (Gibson, 1974). Gibson et al. (1976) observent une perte de 20% de la surface foliaire par enroulement des feuilles de pomme de terre à la suite de l'attaque du puceron *M. euphorbiae*.

Les **tordeuses de la pelure** (*Pandemis heparana* Denis & Schiffermüller, *Adoxophyes orana* Fischer von Rösslerstamm, *Archips rosana* Linnaeus) sont responsables de la criblure des fruits. Les cavités et broderies sont dues à la consommation de l'épiderme du fruit par les larves. Il n'est pas possible de distinguer les dégâts des tordeuses de la pelure entre elles. Les dégâts sur feuilles sont concentrés sur les pousses terminales. On observe des fils de soie reliant les organes infestés entre eux. Les dégâts peuvent être importants sur pommier par la multiplication des générations (parfois trois par an). *A. rosana* provoque l'enroulement des feuilles au printemps puis les consomme. La consommation superficielle de l'épiderme des feuilles est concentrée sur la face inférieure de la feuille (Ephytia Pomme - Principaux symptômes, 2016). Bien que les tordeuses de la pelure soient responsables de la dépréciation de la surface foliaire des feuilles du pommier, leurs dégâts restent négligeables et sans conséquences pour la production ou bien la mise en réserve des pommiers (Tordeuses de la pelure, 2010).

2.3 REDUCTION DE LA PHOTOSYNTHESE SATURANTE

2.3.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

L'activité photosynthétique est calculée dans QualiTree au moyen du PAR reçu, de la température de la feuille, de la surface photosynthétiquement active de la feuille et de la photosynthèse saturante. On comprend donc que l'activité photosynthétique puisse être perturbée par le recouvrement des feuilles, la perte de surface foliaire photosynthétiquement active ou bien par la perturbation intrinsèque des structures permettant la photosynthèse.

2.3.2 REDUCTEURS DE LA PHOTOSYNTHESE SATURANTE

La baisse d'activité synthétique via la réduction de la photosynthèse saturante limite la quantité de glucides produits et disponibles pour la plante, entraînant alors une baisse de rendement pour l'année en cours mais également des perturbations dans la croissance de l'arbre, qui auront des répercussions les années suivantes.

Les **acariens rouges** (*Panonychus ulmi* Koch) n'entraînent pas uniquement la baisse de conductance stomatique des feuilles (Section 2.4) mais également une baisse de l'activité photosynthétique (Hall and Ferree, 1975; Ferree and Hall, 1980; Hare and Youngman, 1987; Welter et al., 1989; Candolfi et al., 1992, 1993). Cette baisse d'activité photosynthétique est due aux blessures provoquées par la nutrition des individus sur la feuille. Ces blessures

occasionnent la destruction des chloroplastes, ce qui entraîne une baisse des chlorophylles a et b au sein de la feuille (Wedding et al., 1958; Van de Vrie et al., 1972; Plourde et al., 1983; Campbell and Marini, 1990; Rilling and Daring, 1990; Nachman and Zemek, 2002). Cette baisse de chlorophylle réduit l'activité photosynthétique par défaut d'absorption de la lumière. La récupération du taux de chlorophylle n'a pas été observée sur les feuilles impactées par les acariens, les blessures sont donc irréversibles sur pommier (Van de Vrie et al., 1972). La même réduction de la chlorophylle sur pommier a été observée pour l'acarien *Tetranychus urticae* Koch (Landeros et al., 2004). L'utilisation des « acariens-jours » (« mite-days ») est donc justifiée pour quantifier l'impact des acariens, puisqu'ici on considère l'accumulation des jours où les acariens sont présents sur feuille. Plus on observe de jours où les acariens sont présents sur feuille, plus la chlorophylle au sein des feuilles diminue, menant à une baisse d'activité photosynthétique (Landeros et al., 2004) qui réduit la croissance de l'arbre (Van de Vrie et al., 1972). La baisse d'activité photosynthétique est faible avant l'apparition des symptômes de chlorose sur feuille (Avery, 1964). Cette baisse d'activité photosynthétique est aggravée par la baisse de concentration en azote foliaire des pousses feuillées infestées, l'azote étant redistribué au sein des pousses intactes (Klopfenstein and Holdsworth, 1978; Sadras and Wilson, 1997). Une baisse en azote foliaire agit en effet comme facteur limitant pour la production de chlorophylle, la fabrication de membranes chloroplastiques, ainsi que la production d'enzymes des voies de carboxylation et des étapes métaboliques (Deroche, 1983).

L'impact le plus fort de l'**oïdium** (causé par *Podosphaera leucotricha* Ellis & Everhart) sur le pommier est la baisse de l'activité photosynthétique. Cette baisse s'explique par la destruction et la perturbation des chloroplastes des feuilles du pommier via le développement de l'haustorium de l'oïdium au sein de l'épiderme (Marine et al., 2010). La réduction de l'activité photosynthétique est due à une baisse de rendement du photosystème II au sein des chloroplastes causée par la réduction de la concentration en chlorophylle (Toma et al., 2003; Mandal et al., 2009). Sur plantain (*Plantago lanceolata* Linnaeus), l'infestation des feuilles par l'oïdium (*Peronospora plantaginis* Underwood) a réduit la concentration totale en chlorophylle de plus d'un tiers et près de deux tiers dans les cas de chlorose légère et de chlorose sévère, respectivement (Mandal et al., 2009). Il s'agit bien d'une perturbation des structures photosynthétiques et non pas de l'obstruction de la feuille par le mycélium. En effet, lorsqu'on nettoie les feuilles afin de supprimer le mycélium à leur surface, l'activité photosynthétique reste bien inférieure à celle de feuilles saines (Ellis et al., 1981). Allen (1942) a observé une augmentation de l'activité photosynthétique de la feuille de blé par mole de chlorophylle dans les premiers jours suivant une forte infestation par l'oïdium (*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* Marchal), puis après une semaine une baisse de l'activité photosynthétique par mole de chlorophylle a été observée. Dans le cas d'une faible infestation, l'activité photosynthétique par mole de chlorophylle chez le blé baisse en même temps que la concentration en chlorophylle des feuilles (Allen, 1942). Les feuilles ont également tendance à s'enrouler et à se déformer en raison du développement du mycélium ; ceci contribue à la réduction de l'activité photosynthétique (Strickland et al., 2020).

2.4 REDUCTION DE LA CONDUCTANCE STOMATIQUE MAXIMALE

2.4.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

La variation de la conductance stomatique permet au pommier de réguler et d'adapter son potentiel hydrique aux conditions abiotiques et biotiques. Au sein du modèle de culture QualiTree, la conductance stomatique est calculée pour chaque pousse feuillée et permet l'ajustement local du potentiel hydrique pour un rameau donné de l'architecture de l'arbre décrite. Cette conduction stomatique diminue par exemple lors d'épisodes de sécheresse, ce qui va avoir pour conséquence de réduire la transpiration des pousses feuillées. Cependant, par des échanges gazeux diminués, l'activité photosynthétique est également diminuée conduisant alors à une croissance des organes faible voire nulle.

2.4.2 REDUCTEURS DE LA CONDUCTANCE STOMATIQUE

Une attaque de bioagresseur peut venir perturber la conductance stomatique des pousses feuillées, de manière locale ou générale. Les causes d'une baisse de conductance stomatique par un bioagresseur peuvent être multiples. Une réduction de conductance stomatique localisée sur une feuille peut être due à une simple blessure

lors de la nutrition d'un insecte, à la consommation des nutriments présents au sein des cellules de l'épiderme qui provoque alors un stress ou bien encore à l'infestation de l'arbre par un pathogène au niveau du tronc ou d'une charpentière, qui provoque une perturbation de l'expression des gènes de l'ouverture stomatique des feuilles. L'effet d'une réduction de la conductance stomatique par un bioagresseur est similaire à celle d'un stress hydrique. La pousse feuillée touchée réduit son activité photosynthétique et la croissance de la zone impactée est réduite. On estime que la baisse de conductance stomatique due à l'attaque d'un bioagresseur peut mener jusqu'à une perte de 14% du rendement (Sances et al., 1981).

Les **acariens rouges** sont responsables de la chlorose des feuilles et d'une baisse en quantité et en qualité de fruits produits (Klopfenstein and Holdsworth, 1978; Sances et al., 1981). Les acariens sont responsables de 3% des pertes de rendement sur pommier (Van de Vrie et al., 1972). Cette baisse s'explique par les piqûres de nutrition des acariens sur feuilles et la blessure des structures des cellules du mésophylle, qui entraîne une baisse de conductance stomatique (Youngman et al., 1986; Hare and Youngman, 1987; Welter et al., 1989; Mobley and Marini, 1990; Candolfi et al., 1992, 1993). La nutrition des acariens se fait sur les sacs vacuolaires des cellules. Ceci peut entraîner la chute des feuilles et l'augmentation des gibbérellines et la baisse d'auxines (sauf AIA) au sein des pousses feuillées touchées. La mauvaise répartition des hormones de croissance de la plante au sein des feuilles peut être responsable d'une baisse d'efficacité de la conductance stomatique (Avery and Lacey, 1968). Les acariens abîment la surface foliaire protectrice puis atteignent les cellules de garde provoquant alors une perte en eau (Boulanger, 1958). La perturbation de la répartition des hormones de croissance au sein des feuilles est due à l'injection de substances toxiques lors de la nutrition de l'acarien (Leigh and Hyer, 1963; Avery and Briggs, 1968). L'effet des piqûres de nutrition des acariens serait alors double : mécanique par la blessure et chimique par la perturbation des processus physiologiques d'équilibre osmotique des cellules stomatiques.

L'agent pathogène de l'**oïdium** du pommier (*P. leucotricha*) est un champignon ascomycète ; il produit des conidies qui, dispersées par le vent, lui permettent d'infester de nouveaux organes (Marine et al., 2010). Le champignon produit également des spores sexuelles (ascospores) qui lui permettent de survivre en hiver mais ne permettent pas l'infection primaire, à cause de leur retard de germination par rapport aux conidies déjà présentes au sein des bourgeons (Lauri et al., 2011). L'infection par l'oïdium se caractérise par le développement d'un feutrage blanc à la surface des pousses feuillées. Le développement du mycélium n'est pas uniquement superficiel comme dans le cas de la fumagine mais il atteint plus en profondeur les cellules de l'épiderme, à l'aide d'*haustoria* qui lui permettent de puiser les nutriments nécessaires à son développement en étant directement en contact avec les cellules de l'épiderme (Marine et al., 2010). Le recouvrement de la feuille par l'oïdium peut atteindre 94%, réduisant alors grandement les échanges gazeux de la feuille. Le développement de l'haustorium perturbe les structures des échanges gazeux et conduit à la réduction de la conductance stomatique, se traduisant par une baisse de l'activité photosynthétique à l'origine de la baisse de rendement du pommier (Ellis et al., 1981). Les jeunes feuilles sont plus sujettes à l'infection par l'oïdium entre 3 et 6 jours, puis sont « immunisées » au-delà de 14 à 17 jours (Bulletin de santé du végétal Ecophyto, 2021). Le stade le plus sensible est le stade C3 pour l'infection primaire et les stades E à F2 pour l'infection secondaire (Lauri et al., 2011; Strickland et al., 2020; Bulletin de santé du végétal Ecophyto, 2021). L'intensité de l'infection, qui peut être estimée par la surface foliaire affectée, dépend grandement de la variété de pommier considérée (Combe et al., 2013). La baisse de la conductance stomatique s'explique par la réduction de l'espace intercellulaire et l'obstruction des tissus conducteurs et des stomates (Ellis et al., 1981). L'effet de réduction de la conductance stomatique est faible par rapport à celle provoquée par les acariens. Chez d'autres espèces, la réduction de la conductance stomatique est non significative par rapport aux pousses feuillées saines. Lakso et al. (1982) n'observent pas de baisse de conductance stomatique sur vigne à la suite de l'infection par l'oïdium (causé par *Uncinula necator* Schweinitz), seule la Water Use Efficiency est affectée. Ils expliquent cette différence avec le pommier par des stomates non obstrués par l'oïdium. Pap et al. (2014) observent quant à eux une forte baisse de transpiration sur chêne, avec la perte de 75% de la transpiration sur les sujets les plus infectés par l'oïdium (causé par *Erysiphe alphitoides* Griffon & Maublanc).

2.5 REDUCTION DE LA CONDUCTANCE HYDRAULIQUE

2.5.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

La conductance hydraulique des rameaux, charpentières et tronc de l'arbre est calculée au sein de QualiTree à partir des diamètres et de la longueur des rameaux considérés. Une baisse de la conductance hydraulique peut conduire à l'arrêt de la croissance du rameau touché dans un premier temps, puis à l'arrêt de la photosynthèse des pousses feuillées dans le cas où le flux d'eau n'est plus suffisant pour pallier la réduction de conductance hydraulique du rameau. La baisse du potentiel hydrique du rameau entraîne une forte demande en carbone pour pallier l'arrêt de l'activité photosynthétique. Lorsque la fourniture en carbone n'est plus suffisante, le rameau puise dans sa masse sèche structurale. QualiTree indique alors que le rameau est en mort partielle.

2.5.2 REDUCTEURS DE LA CONDUCTANCE HYDRAULIQUE

La réduction de la conductance hydraulique par l'attaque d'un bioagresseur peut se faire par plusieurs voies en fonction de la biologie du bioagresseur. Dans le cas des pathogènes, la baisse de la conductance peut intervenir par l'obstruction des vaisseaux du xylème par des composés toxiques synthétisés par le pathogène lors de l'infestation/infection. Ces pathogènes sont nommés fléaux vasculaires (« Vascular wilts ») par Oliva et al. (2014). D'autres pathogènes provoquent des bourrelets de cicatrisation, ceinturant les rameaux et détruisant les vaisseaux du phloème et du xylème, réduisant alors leur conductance hydraulique. Ces pathogènes sont des nécrotrophes qui profitent de la mort des cellules provoquée par la défense de l'arbre. D'autres bioagresseurs tels que les pucerons provoquent des dégâts similaires aux nécrotrophes par déformation des vaisseaux du xylème et phloème. Certains bioagresseurs consomment eux directement le bois, provoquant la destruction des vaisseaux du xylème. Le campagnol se nourrit sur le bas du tronc et les racines du pommier, provoquant alors l'écorçage du collet et des racines qui peut mener à la mort sur jeune pommier.

Le **puceron lanigère** (*Eriosoma lanigerum* Hausmann) est un ravageur du pommier responsable de la formation de galles puis de chancres sur les rameaux et racines des pommiers. Ce ravageur n'engendre pas de dégâts sur feuilles (Jaloux, 2016). Les dégâts sur rameaux et racines engendrent des baisses de vigueur (Brown et al., 1991). Des dégâts directs sur fruits ont été occasionnellement observés par l'installation des insectes au sein de la pomme (Essig, 1942). Ce puceron hiverne sur collets et racines, puis à partir du printemps, se développe et multiplie pour effectuer jusqu'à 14 générations. Ce puceron est facilement identifiable avec sa couverture de cire laineuse blanchâtre. Sa particularité est la puissance de son rostre qui lui permet de se nourrir profondément au sein du rameau et de venir perturber les cellules du phloème et du xylème. La formation des galles se fait par hypertrophie et hyperplasie des cellules qui remplacent les cellules normales du xylème (Staniland, 1924; Jeanneau, 1968). La formation de la galle, aussi nommée tumeur, est induite par la salive du puceron (Staniland, 1924; Miles, 1999). L'intensité de l'action pathogène est établie selon un gradient concentrique depuis le point d'inoculation de la salive. Dès le 3^{ème} jour suivant l'inoculation, on constate l'hypertrophie des cellules du liber secondaire et de l'assise génératrice libéro-ligneuse (Jeanneau, 1968). Après cinq jours, l'hyperplasie de ces dernières cellules se réalise, entraînant dans le même temps l'arrêt de la lignification des cellules du xylème; seule une assise de bois secondaire d'aspect cellulosique anormal est alors conservée (Jeanneau, 1968). Les jours suivants, l'hypertrophie et l'hyperplasie de ces cellules se poursuivent et donnent un aspect ovoïde à la tumeur par l'intensification du phénomène d'hypertrophie au sein des cellules centrales. A la suite de la formation de la tumeur, Jeanneau (1968) observe une délignification des cellules du xylème et non plus un arrêt de la lignification uniquement. La tumorigénèse du parenchyme vasculaire et du parenchyme médullaire surviennent plus tardivement. Cette tumeur provoque la baisse de conductance vasculaire du rameau et des racines. La taille de la galle et la baisse de conductance ne sont pas corrélées (Brown et al., 1991). La baisse de la conductivité axiale de l'eau au niveau du dégât au sein des rameaux et racines provoque une baisse de croissance observée par Brown et al. (1995). Certaines variétés (e.g., « Reine des reinettes ») sont plus sensibles au puceron lanigère que d'autres variétés (e.g., « Golden ») (Dedryver and Turpeau-Ait Ighil, 2011). L'éclatement des tissus à la suite des galles peut être la porte ouverte à d'autres ravageurs secondaires tels que le chancre à nectria.

Neonectria ditissima Tulasne & C. Tulasne) est un agent pathogène de chancre sur tronc, charpentières et rameaux (Weber and Børve, 2021). Le **chancre à nectria** est la deuxième maladie la plus néfaste économiquement pour les vergers. La perte de rendement qu'il provoque peut atteindre 30% en production biologique (Bardeni et al., 2018), notamment dans des conditions humides (Cooke, 1999). Les voies d'entrée du pathogène sont préférentiellement les blessures de taille et les cicatrices de chute de feuilles (Amponsah et al., 2015; Weber and Børve, 2021). Les nécroses brunes du chancre s'observent dès le début du printemps pour ensuite évoluer en une lésion chancreuse creusée au sein du bois qui « épluche » l'écorce. On observe un bourrelet en périphérie de la zone infestée, dû à la cicatrisation des tissus impactés. Cette lésion chancreuse conduit à la destruction des cellules du phloème, ce qui peut provoquer le ceinturage du tronc qui mène à la mort sur de jeunes arbres, ou bien le dessèchement des charpentières ou rameaux. L'observation des symptômes extérieurs est très simple en raison de l'aspect du chancre au niveau de la plaie: on y observe des périthèces rouge vif facilement identifiables (Weber, 2014). Cependant, l'infection par le chancre à nectria est également plus profonde au sein des vaisseaux du xylème; elle prend alors une forme de pourriture brune (Weber, 2014). Cette détérioration des vaisseaux du xylème entraîne une baisse de conductance des rameaux touchés. Oliva et al. (2014) qualifient ce pathogène de nécrotrophe par sa capacité à se nourrir uniquement des cellules du bois en décomposition que le pommier sacrifie. Mais le chancre, par la destruction des cellules du xylème, altère également les tissus vasculaires et peut donc être qualifié de Vascular Wilt (Oliva et al., 2014). L'obstruction des vaisseaux du xylème peut conduire à une perte de 95% de la conductance hydraulique (Chang et al., 1991). Certaines variétés sont plus sensibles que d'autres au chancre à nectria (Weber, 2014).

Le **feu bactérien** est une maladie dont l'agent pathogène est la bactérie *Erwinia amylovora* Burrill qui compte parmi les plus dangereuses en vergers. Elle est inscrite au sein de la liste des parasites de quarantaine en Europe (Alert List 2). Elle fait donc l'objet d'une lutte obligatoire en France et toute infection en verger doit être déclarée. Les dégâts s'observent sur fleurs, pousses, fruits, rameaux, charpentières et tronc (Brisset, 2016). Un symptôme très caractéristique des infections sur pousses feuillées, rameaux et charpentières est le dessèchement de l'organe, s'assimilant alors à des dégâts de chancre. L'obstruction des tissus du xylème par le développement de la bactérie au sein des vaisseaux induit des réductions de la conductance hydraulique. Selon Vanneste (2000), ce ne sont pas tant des obstacles qui obstruent les vaisseaux mais plutôt les vaisseaux eux-mêmes qui sont détériorés, avec une décomposition des cellules du parenchyme. Le développement de la bactérie au sein des vaisseaux du xylème est facilement reconnaissable par sa couleur rouge (Billing, 2011) mais également par la nécrose des tissus ceinturant les rameaux, charpentières et tronc qui ne conduisent plus l'eau normalement (Eastgate, 2000). Les portes d'entrée du pathogène sont diverses (e.g., cicatrices de la chute des feuilles, bourgeons, fissures au sein de l'écorce) et peuvent intervenir au stade de la chute des feuilles comme au moment de la taille, de la floraison, voire au niveau des dégâts de gel. La bactérie est capable de se déplacer au sein de l'arbre, pouvant alors générer des dégâts dans des organes variés (Aldwinckle and Preczewski, 1979; Vanneste, 2000; Billing, 2011; Wallis et al., 2020). Le feu bactérien peut donc être qualifié de « Vascular Wilt ». La bactérie peut également migrer vers le phloème selon Vanneste (2000); l'existence d'exsudats bactériens appuie cette hypothèse. Cependant, pour migrer au sein du phloème, il lui faut des routes déjà ouvertes, la bactérie n'étant pas capable de se frayer un chemin par la force (Billing, 2011). Les infestations primaires ciblent les fleurs et les jeunes pousses puis par transfert au sein des vaisseaux, les populations bactériennes atteignent les fruits, les charpentières ou le tronc pour y développer des chancres (Wallis et al., 2020). Il existe aujourd'hui de nombreuses variétés résistantes au feu bactérien (Aldwinckle, 1974; Aldwinckle et al., 1976; Wallis et al., 2020). La bactérie peut être latente au sein d'un rameau et ne pas développer de symptôme (Billing, 2011). Il est alors difficile d'évaluer le risque d'infection.

2.6 PERTURBATION DU FLUX DE CARBONE

2.6.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

Dans QualiTree, les flux de carbone des organes source aux organes puits dépendent de la distance séparant ces deux types d'organes. La baisse du flux de carbone peut engendrer une perturbation de la satisfaction des demandes des organes.

2.6.2 REDUCTEUR DU TRANSPORT DE CARBONE

Lors de l'attaque de bioagresseurs sur le tronc, les charpentières, les rameaux ou les pousses feuillées, les vaisseaux du xylème et du phloème peuvent être endommagés par destruction pour les pathogènes nécrotrophes ou biotrophes ou bien encore les insectes phyllophages, par déformation par l'induction de galles ou tumeurs, ou bien par obstruction des vaisseaux.

Le **chancre à nectria** endommage les vaisseaux du xylème entraînant une défaillance hydraulique du pommier comme nous l'avons vu, mais il endommage également les vaisseaux du phloème par la destruction des cellules du suber et du liber. Cette destruction est en partie responsable de la baisse du flux de carbone entre l'organe source et l'organe puits. Mais il est difficile de connaître les causes exactes des baisses du flux de carbone entre deux organes car elles sont multiples et intriquées. McDowell et al. (2008) explique la baisse du flux de carbone par la défaillance hydraulique des vaisseaux du xylème, qui entraînent des baisses de fourniture en carbone par une inhibition de la transpiration, de la photosynthèse et de la croissance du rameau. Cette baisse de fourniture mène donc à une baisse du transport en carbone. De plus, la baisse de croissance du rameau occasionne une baisse du potentiel de réserve du carbone au sein de ce rameau, diminuant alors les possibles fournitures locales en carbone pour les organes puits lorsque la photosynthèse est diminuée. D'autres mécanismes peuvent être à l'œuvre dans la réduction du flux de carbone d'un organe à un autre, notamment la perturbation du métabolisme de dégradation du glucose (Oliva et al., 2014). Li et al. (2019) observent chez le peuplier une libération de substances toxiques de l'agent pathogène (chancre à *Botryosphaeria* et *Valsa*) responsable de l'inhibition des gènes intervenant dans la biosynthèse du D-glucose, cellobiose, cellodextrine, sucrose, tréhalose, trehalose-6P, maltose, et dextrine. Les défenses de l'arbre sont également consommatrices de carbone pour la réparation des cellules végétales notamment, devenant alors une source de baisse de flux de carbone entre deux organes en cas de lésion chancreuse sur le trajet (Li et al., 2019). Une inhibition des gènes de défense a été observée lors de l'attaque d'un chancre sur peuplier. L'inhibition de ces gènes provoque une baisse de production d'aquaporines et donc le maintien des embolies du chancre au sein du xylème et phloème, ce qui diminue le transport du carbone au sein des vaisseaux obstrués. La baisse de flux de carbone peut également être due à la baisse de turgescence des vaisseaux du phloème par altération des tissus du xylème, qui ne permet plus le transport du carbone dans des vaisseaux en bonnes conditions (Oliva et al., 2014). Tous ces phénomènes sont à l'origine de ce que McDowell et al. (2008) définissent comme une « faim de carbone » (« Carbon starvation »), impactant fortement le flux de carbone au sein des rameaux infestés (Oliva et al., 2014).

2.7 VOL DE CARBONE ET D'AZOTE

2.7.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

Dans le modèle QualiTree, le pommier génère des pools d'assimilats de carbone locaux à partir des produits de la photosynthèse et des réserves mobilisables des organes de l'arbre, et un pool d'assimilats d'azote global à partir de l'absorption de l'azote par les racines et des réserves d'azote issues des organes autres que les fruits. Les pools d'assimilats de carbone satisfont au mieux les demandes des différents organes de l'arbre pour la croissance et la respiration, localement et par des échanges. Le "trop plein" éventuel de carbone au sein des organes est reversé à ceux qui sont les plus à même de stocker le carbone (ici le vieux bois composé du tronc et des charpentières, et les vieilles racines). Le choix de modélisation pour l'azote diffère. QualiTree calcule la quantité d'azote mobilisable quotidiennement et distribue cette quantité d'azote au prorata des demandes de chaque organe.

2.7.2 VOLEURS DU CARBONE ET DE L'AZOTE

La nutrition d'un insecte piqueur-suceur consiste en un vol de sève élaborée, la digestion de cette sève et un rejet d'exsudats de la digestion. Ce vol handicape la plante en la privant des produits de la photosynthèse, de

son prélèvement en azote mais également de ses réserves carbonées et azotées. Une privation de carbone et d'azote engendre des baisses de croissance de l'arbre et une baisse en quantité et en qualité des fruits produits (e.g., la cochenille *Lepidosaphes ulmi* Linnaeus ou le pou de San José (*Quadraspidiotus perniciosus* Comstock) qui provoquent l'affaiblissement de l'arbre par leur prélèvement de sève). L'impact direct des piqueurs-suceurs (à l'exclusion de celui des virus potentiellement transmis par ces insectes) peut alors diminuer non seulement le rendement annuel mais également le rendement pluriannuel par la baisse de mise en réserve de l'arbre pour les années suivantes.

Le **puceron cendré** est présent sur pommier dès l'hiver où il réalise sa reproduction sexuée. Il migre en été sur le plantain (son hôte secondaire) pour revenir en septembre sur le pommier (Rousselin et al., 2017). L'attaque du puceron provoque l'arrêt de croissance des pousses feuillées (Durand, 2007; Dedryver et al., 2010). La baisse de rendement est facilement exprimable en fonction de la charge en pucerons (densité de pucerons multipliée par le temps passé par le puceron sur le pommier) (Holdsworth, 1970). Des pertes de rendement de 30% (De Berardinis et al., 1994) voire de 80% (Qubbaj et al., 2005) ont été constatées, mais la littérature qui en rend compte ne renseigne pas sur les mécanismes sous-jacents. Certains modèles permettent d'élucider l'impact de la privation de carbone et d'azote pour la plante. C'est le cas du modèle de Rossing (1991b) qui permet d'estimer les effets sur le rendement d'un prélèvement quotidien de carbone par le puceron (*Sitobion avenae* Fabricius) sur le blé. Des études ont permis d'estimer la quantité de sève prélevée par un puceron (Maltais and Auclair, 1957; Mittler, 1958, 1970; Auclair, 1959, 1962; Banks and Macaulay, 1965; Rossing, 1991a; Nisbet et al., 1994; Kuhlmann et al., 2013). La quantité de sève prélevée est pilotée par les besoins en azote du puceron cendré, lesquels dépendent de son poids (Rossing, 1991a). Ainsi, des quantités de sève plus importantes seront prélevées par un puceron dans le cas où le ratio C/N est grand. Le choix de représenter le vol de ressources carbonées et azotées doit donc se faire en fonction du ratio C/N du pommier. Il s'agit de déterminer la charge en pucerons quotidiennement afin de calculer leur demande en azote puis leur demande en carbone associée, à l'aide du ratio C/N du pommier. Les demandes en azote et en carbone du puceron sont telles qu'elles privent les autres organes de l'arbre du pool d'assimilats de carbone et d'azote lors de fortes infestations. Il est donc nécessaire de considérer les demandes en azote et carbone du puceron comme prioritaires par rapport à celles du pommier.

2.8 REDUCTION DU NOMBRE DE FRUITS

2.8.1 DESCRIPTION DE LA FONCTION ATTEINTE

La quantité de fruits produits dépend des pratiques culturales (éclaircissage) et des conditions pédoclimatiques. Une baisse du nombre de fruits produits peut être due à des conditions climatiques défavorables l'année précédente ou l'année en cours. La baisse du nombre de fruits à la récolte ou en cours de saison de production peut également être due à l'attaque de bioagresseurs variés.

2.8.2 DESTRUCTEURS DES FRUITS

Les bioagresseurs du pommier sont nombreux à altérer directement les fruits. Les altérations du fruit sont de différents types: i) la consommation de l'organe, ii) une altération esthétique par l'apparition de taches (e.g., la maladie de la crotte de mouche (causée par *Schizothyrium pomi* Montagne & Fries) ou la maladie de la suie (causée par *Gloeodes pomigena* Schweinitz) qui toutes deux provoquent des taches noires à la surface des fruits), iii) une altération physique par déformation (e.g., l'anthonome du pommier (*Anthonomus pomorum* Linnaeus) provoque la nécrose du fruit en entonnoir, la punaise *Palomena prasina* Linnaeus provoque la déformation des jeunes fruits par sa piqûre de nutrition), iv) la réduction de la taille ou bien la formation de cavité, voire le déclin du fruit pouvant alors mener à la chute du fruit (e.g., l'hoplocampe (*Hoplocampa testudinea* Klug) est à l'origine de perforation des jeunes pommes, pouvant entraîner leur chute). Certains fruits pourrissent sur l'arbre et ne demandent alors plus de fourniture particulière pour leur croissance bien qu'ils restent sur l'arbre. Il est donc important de connaître les dégâts des bioagresseurs, notamment leur temporalité d'action et leur impact sur le développement des fruits.

La **tavelure** est la maladie fongique du pommier la plus impactante économiquement à cause des normes européennes de commercialisation (règlement UE n°543/2011) mais également en raison de la destruction des fruits en cas de forte infection. Elle est occasionnée par le champignon *Venturia inaequalis* Cooke, dont le cycle biologique de la tavelure est découpé en deux phases : la phase saprophytique en hiver au sein des feuilles mortes au sol et la phase parasitaire sur les feuilles et fruits sur arbre, du printemps (infestation primaire) à la chute des feuilles en automne (Giraud et al., 2018). Les dégâts sur pomme sont facilement identifiables: on note des croûtes noirâtres liégeuses pouvant former des cavités en cas de forte infection. Les dégâts sur feuilles s'apparentent à des taches brun olive qui n'affectent pas significativement l'activité photosynthétique ou la transpiration (Spotts and Ferree, 1979). Les dégâts sur fruits s'observent dès juin lors de l'infestation primaire, cependant les fruits ne chutent pas et peuvent donc être "supprimés" uniquement à la récolte (dans un contexte de modélisation). Les fruits indemnes de tavelure sur un arbre présentant des fruits tavelés ne sont pas impactés par une quelconque baisse de qualité (Gonda et al., 2000). Cependant les fruits infestés semblent souffrir d'une perte en eau, et la quantité de calcium observée au sein des lésions de la tavelure est plus importante qu'au sein des tissus sains adjacents (Shear and Drake, 1971).

Le **feu bactérien** lors de son déplacement systémique au sein des rameaux et de l'apparition de ses exsudats à la surface des pousses feuillées est capable d'infecter les jeunes fruits. Une des portes d'entrée naturelles du pathogène au niveau des jeunes fruits est le bourgeon floral lors de son développement. La bactérie se développe alors sur le fruit au cours des jours suivant l'infection. Lors du développement du fruit (stade T ou 75 selon le stade phénologique défini par Meier et al. (1994)), la bactérie provoque la momification du fruit encore sur arbre. Ce fruit ne recevra plus de carbone, d'azote ou d'eau et sera alors perdu pour la récolte. Ce sont majoritairement les fruits des pousses feuillées atteintes qui sont la cible du feu bactérien. En effet, le bourgeon floral est également une porte d'entrée pour le déplacement de la bactérie au sein de la pousse et non pas uniquement sur le fruit (Billing, 2011; Brisset, 2016).

Le **carpocapse** (*Cydia pomonella* Linnaeus) est le ravageur principal du pommier, pouvant occasionner de fortes pertes de rendement en termes de quantité et de qualité. Le carpocapse au stade larvaire se développe au sein de la pomme en creusant une cavité. La larve se dirige vers la cavité carpellaire puis s'attaque aux pépins ce qui peut provoquer la chute du fruit. Les cavités peuvent également servir de portes d'entrée à d'autres bioagresseurs tels que des champignons du genre *Penicillium*, porteurs d'une toxine rendant les pommes impropres à la fabrication de jus. La pénétration du fruit par la larve se situe au niveau du point de contact entre deux fruits ou au niveau de la cavité de l'œil. Willson et Trammel (1980) ont observé et compté le nombre de fruits tombés et infestés par le carpocapse lors d'une saison de production ainsi que le nombre de fruits infestés par le carpocapse encore sur arbre à la récolte. Ces données nous permettent d'établir une relation entre le nombre de fruits infestés et le nombre de fruits infestés à la récolte et d'en déduire le ratio du nombre de fruits perdus au nombre de fruits total.

La **tordeuse orientale du pêcher** (*Grapholita molesta* Busck), surtout inféodée au pêcher, peut être un ravageur important du pommier, principalement dans les vergers à proximité de pêchers. Les dégâts de la tordeuse orientale du pêcher sont observables majoritairement sur fruit et sont similaires à ceux du carpocapse avec le forage des larves au sein du fruit, bien que la tordeuse orientale du pêcher évite la cavité carpellaire (Seaman and Riedl, 1988; Ephytia Pomme - Biologie, épidémiologie, 2016). Les attaques sur fruits ne provoquent que très rarement la chute des fruits, mais le développement des larves peut se faire sur des fruits déjà au sol. En cas de forte infestation, on peut observer les chenilles sur les extrémités des pousses, qui entraînent leur dessèchement. Bien que la tordeuse orientale du pêcher présente trois à cinq générations en un an (Seaman and Riedl, 1988), seules les dernières générations (jusqu'à un mois avant la maturité des fruits du pommier) s'attaquent aux pomacées (Myers et al., 2007).

Les **tordeuses de la pelure** (*P. heparana*, *A. orana*, *A. rosana*) sont responsables de la criblure des fruits et de la destruction des pousses feuillées. Bien que la destruction des pousses feuillées par les tordeuses reste négligeable, les dégâts sur fruits peuvent avoir de fortes conséquences économiques du fait de leurs nombreuses

générations sur pommier (*Ephytia Pomme* - Principaux symptômes, 2016). Les attaques sur jeunes fruits peuvent occasionner des malformations ou bien des broderies, tandis que les attaques en automne s'apparentent plus à des dégâts en « coup de fusil » par la formation de cavité par les larves. Ces dégâts sont favorables au développement de pathogènes secondaires tels que les champignons du genre *Penicillium* responsables du pourrissement des fruits.

3 INTERACTION ENTRE BIOAGRESSEURS D'UN MEME GROUPE FONCTIONNEL

3.1 FORMALISATIONS POSSIBLES DES INTERACTIONS ENTRE BIOAGRESSEURS

3.1.1 INTERACTION MULTIPLICATIVE DES DEGATS

De nombreux bioagresseurs interviennent au cours de la saison de production du pommier. Ils peuvent se succéder dans le temps ou bien intervenir à la même période, sur les mêmes organes. Il est complexe de renseigner l'interaction entre dégâts des bioagresseurs d'une même plante car les interactions sont peu étudiées. Les interactions étudiées sont majoritairement celles qui interviennent en amont du dégât.

Pour la construction du modèle CERES-Rice par Pinnschmidt et al. (1995), l'interaction entre dégâts des bioagresseurs se fait par multiplication des facteurs de réduction de la fonction affectée par les bioagresseurs. Les facteurs de réduction sont bien compris entre 0 et 1 et permettent donc de ne jamais dépasser les bornes fixées pour la fonction du modèle. Ici tous les bioagresseurs impactent la même fonction de réduction du rendement du riz, ainsi toutes les interactions entre dégâts de bioagresseurs sont considérées. Au sein du modèle WHEATPEST (Willcoquet et al., 2008), l'interaction entre dégâts des bioagresseurs du blé se fait uniquement avec les bioagresseurs qui affectent la même variable du modèle. Ainsi les dégâts des bioagresseurs issus de deux groupes fonctionnels différents ne vont pas interagir. Willcoquet et al. (2008) font le choix de multiplier les dégâts des bioagresseurs d'un même groupe fonctionnel afin d'éviter l'attaque d'un bioagresseur sur une zone d'un organe déjà endommagée par un autre bioagresseur. Les dégâts sont donc répartis aléatoirement dans l'espace sur un même organe en évitant les zones précédemment infestées. La répartition dans l'espace des dégâts des bioagresseurs d'un même groupe fonctionnel est comparable à une répartition dans le temps de leurs dégâts. On obtient alors une réduction de la fonction comprise entre 0 et 1, quelle que soit l'intensité des dégâts des bioagresseurs.

3.1.2 INTERACTION ADDITIVE DES DEGATS

Dans le cas d'une interaction additive entre dégâts de bioagresseurs, il faut être vigilant par rapport aux bornes de la variable affectée. En effet, dans le modèle RICEPEST de Willcoquet et al. (2002) les dégâts des bioagresseurs sur la surface foliaire synthétiquement active sont additionnés et permettent de réduire cette surface par l'effet de chaque bioagresseur les uns à la suite des autres. Cependant, dans le cas où chaque bioagresseur réduit la surface foliaire, il faut vérifier que l'addition des dégâts ne dépasse pas la surface foliaire saine. Il faut donc borner la surface foliaire photosynthétiquement active avec un minimum de 0 en cas de forte infestation par les bioagresseurs du riz.

3.1.3 AUTRES TYPES D'INTERACTIONS ENTRE DEGATS

Au sein du modèle WHEATPEST (Willcoquet et al., 2008), les bioagresseurs provoquant un dégât similaire (symptôme qui se manifeste sur la plante) sont additionnés afin de définir un unique facteur de réduction pour le dégât décrit. Ici on confond les dégâts de plusieurs bioagresseurs au sein d'un unique dégât pour affecter une unique variable. L'interactions entre dégâts des bioagresseurs est donc déjà considérée en amont du modèle. Dans le cadre du modèle InfoCrop, Aggarwal et al. (2006) ont décidé de retenir uniquement le dégât maximal pour tous les dégâts des bioagresseurs issus d'un même groupe fonctionnel. Cette méthode permet de ne pas diminuer outre mesure la variable impactée. Cependant, les interactions entre dégâts ne sont pas prises en compte et seul le dégât le plus important prévaut.

3.2 FORMALISME CHOISI DANS QUALITREE

Les bioagresseurs du pommier interagissent lors de leur stratégie d'infestation, définissant l'intensité de leurs dégâts, mais leurs dégâts interagissent également. On peut par exemple considérer la réduction de l'activité photosynthétique par les acariens et l'oïdium : la baisse d'activité photosynthétique est plus importante lors de la présence d'acariens et d'oïdium sur la même pousse feuillée. Ici il ne s'agit donc pas d'une simple addition des dégâts ou bien de la prépondérance de la prévalence d'un dégât sur un autre, mais bien d'une interaction multiplicative, augmentant alors les dégâts d'un groupe fonctionnel par rapport au dégât d'un unique bioagresseur par groupe fonctionnel. La sélection du dégât maximum par groupe fonctionnel n'a donc pas été retenue pour la modélisation des dégâts des bioagresseurs au sein de QualiTree.

Dans le cas de l'intégration des dégâts des bioagresseurs du pommier dans le modèle QualiTree, les interactions sont multiplicatives afin de choisir aléatoirement dans l'espace et dans le temps la zone impactée par un bioagresseur. Cependant, pour la réduction du nombre de fruits, l'interaction entre dégâts est plus complexe. Une interaction multiplicative entre dégâts signifie que les dégâts d'un bioagresseur n'ont pas d'impact sur les dégâts des autres bioagresseurs. Or, on sait que les larves des lépidoptères évitent de coloniser un fruit déjà infesté par une autre larve de lépidoptères. Les autres bioagresseurs n'ont pas de préférence pour un fruit sain ou infesté (Goonewardene et al., 1980), ainsi l'interaction est multiplicative pour les dégâts de la tavelure, du feu bactérien et du complexe des lépidoptères (composé du carpocapse, de la tordeuse orientale du pêcher et des tordeuses de la pelure qui eux ne peuvent pas infester un même fruit et sont donc vus comme un seul bioagresseur pour la sélection des fruits infestés). Bien que Myers et al. (2006) aient observé un plus grand nombre d'œufs de tordeuses orientales du pêcher sur les fruits qui présentent des dégâts de tordeuses orientales ou de carpocapse, le plus grand nombre d'œufs peut simplement être dû à une plus forte infestation qui conduit alors à une plus grande chance d'infestation du fruit.

4 DISCUSSION

4.1 NON-SELECTION DE CERTAINS BIOAGRESSEURS

Lors de l'établissement de la liste des bioagresseurs à retenir pour la modélisation des dégâts des bioagresseurs du pommier, les critères de sélection étaient l'importance économique, la fréquence d'occurrence en vergers français mais également les préoccupations des arboriculteurs français. Cependant, certains bioagresseurs préoccupants ne font pas l'objet d'assez d'expertises pour comprendre le fonctionnement du dégât sur les fonctions du pommier. L'altération des organes du pommier par les bioagresseurs est facilement observable lorsque les dégâts sont visuellement observables, mais les mécanismes responsables de la réduction de fonctions métaboliques qui conduisent à ce symptôme sont le plus souvent non quantifiés, voire non identifiés. Dans le cas de l'enroulement des feuilles à la suite de l'attaque des cécidomyies (*D. mali*), la perte de surface foliaire exposée aux rayons lumineux n'est pas quantifiée et l'enroulement est simplement qualitativement décrit. Les bioagresseurs pour lesquels il n'a pas été possible d'obtenir une quantification précise de la réduction des fonctions physiologiques du pommier par leur dégât n'ont donc pas été retenus, au profit de bioagresseurs plus représentatifs et mieux renseignés. L'intégration des dégâts des bioagresseurs au sein de QualiTree correspondra donc à une représentation simplifiée de la réalité du verger et de la complexité du cortège de bioagresseurs réel.

4.2 ATTRIBUTION DES BIOAGRESSEURS A LEUR GROUPE FONCTIONNEL

L'établissement des groupes fonctionnels a été parfois grandement simplifié afin d'afficher un mécanisme plus renseigné et quantifié qu'un autre sous-jacent moins étudié dans la littérature scientifique. Dans le cas de la réduction de l'activité photosynthétique, les bioagresseurs ont bien un impact sur cette dernière mais indirectement. L'acarien rouge provoque une baisse de chlorophylle au sein de la feuille par la destruction des chloroplastes. Cependant, les chloroplastes ne sont pas représentés au sein de QualiTree, les données sur la quantité de chloroplastes perdus par intensité d'infestation de l'acarien rouge sont très rares. Il est plus aisé d'obtenir des larges jeux de données de réduction de l'activité photosynthétique des feuilles impactées par

l'acarien rouge. A l'inverse, certains bioagresseurs appartiennent à plusieurs groupes fonctionnels qui ne sont pas indépendants au sein du modèle de culture QualiTree. La réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active a un effet direct sur l'activité photosynthétique. Il ne faut donc pas considérer un même dégât de bioagresseur deux fois. Dans le cas de l'enroulement des feuilles lors de l'attaque du puceron cendré, l'activité photosynthétique est également impactée. Cependant, cette baisse relève de la perte de surface foliaire photosynthétiquement active provoquée par la conformation spatiale de la feuille enroulée, interceptant moins de rayons lumineux incidents. Il est donc faux de considérer également une baisse d'activité photosynthétique saturante, car cela conduirait à surestimer la baisse générale d'activité photosynthétique. Dans le cas de l'attribution d'un bioagresseur à plusieurs groupes fonctionnels, il faut bien vérifier l'absence d'interaction au sein du modèle de culture au préalable. Ainsi, l'ajout du feu bactérien au sein du groupe fonctionnel de réduction de la conductance hydraulique et de la réduction du nombre de fruits est justifié par le mode d'attaque du pathogène (infestation au niveau du rameau mais aussi au niveau de la fleur) et par l'absence de lien entre la perte de fruits et la baisse de conductance hydraulique du rameau au sein de QualiTree. Bien que la baisse de conductance hydraulique conduise à l'arrêt de la croissance du rameau, le nombre de fruits ne sera pas impacté. Il était donc nécessaire de considérer indépendamment les dégâts du feu bactérien sur rameaux et sur fruits.

L'interaction entre dégâts de bioagresseurs issus d'un même groupe fonctionnel est bien prise en compte à l'aide d'une interaction multiplicative entre les facteurs de réductions des bioagresseurs (Section 3.1). Néanmoins, il n'est pas exclu qu'une interaction existe entre les dégâts de deux bioagresseurs issus de deux groupes fonctionnels différents. La structure de l'intégration des dégâts des bioagresseurs au sein de QualiTree ne permet pas de considérer l'interaction entre dégâts en affectant directement les facteurs de réduction associés aux dégâts, mais plutôt d'utiliser les interactions des fonctions déjà existantes au sein du modèle de culture. Ces liens ont une limite évidente sur les interactions entre dégâts de groupes fonctionnels non connectés au sein de QualiTree. Pour le cas des dégâts de l'acarien rouge sur l'activité photosynthétique, la nutrition à la surface des feuilles n'a pas d'impact sur le vol de carbone et d'azote du puceron cendré au sein de QualiTree. Or la destruction des chloroplastes lors de la nutrition de l'acarien entraîne vraisemblablement une baisse de concentration en azote de la feuille, provoquant alors une consommation plus forte de sève et donc de carbone pour compenser l'augmentation du ratio C/N de la feuille. Cette augmentation de la consommation de carbone par le puceron n'est pas prise en compte dans l'intégration des dégâts des bioagresseurs dans QualiTree. On estime alors que le dégât d'un BA d'un premier groupe fonctionnel n'impactera pas les dégâts d'un autre BA issu d'un second groupe fonctionnel.

4.3 APPROCHE GENERALISTE DE LA DEMARCHE

L'intégration des dégâts de bioagresseurs dans un modèle de culture fait appel à la classification des types de dégâts en groupes fonctionnels (e.g., Les bioagresseurs du pommier Tab. 1). Ces groupes fonctionnels ont été établis pour les bioagresseurs majeurs du pommier; on peut cependant faire l'hypothèse que ces groupes permettent également l'atténuation des fonctions d'arbres fruitiers d'autres espèces, représentées dans QualiTree (cas du pêcher) ou dans d'autres modèles (VMango pour le mangoier). Pour l'intégration des dégâts des bioagresseurs du pêcher au sein de QualiTree, on peut retenir 14 bioagresseurs (i.e., bactériose (*Pseudomonas sp. (syringae)*), chancre (*Fusicoccum*), cicadelle, cloque, forficules, moniliose, oïdium, puceron cigarier, puceron farineux, puceron noir, puceron vert du pêcher, thrips californien, tordeuse orientale, et *Xanthomonas*). Ces bioagresseurs reprennent 7 des 8 groupes fonctionnels retenus (i.e., Réduction du rayonnement photosynthétiquement actif reçu par la plante, Réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active, Réduction de la photosynthèse saturante, Réduction de la conductance stomatique maximale, Réduction de la conductance hydraulique, Vol de carbone et azote, et Réduction du nombre de fruits) (Tab. 2). En effet, les modes de fonctionnement des bioagresseurs du pommier et du pêcher sont très similaires et seules des variations de paramètres sont à considérer. On peut prendre pour exemple le cas du puceron cendré sur pommier (*D. plantaginea*) et du puceron vert du pêcher (*Myzus persicae* Sulzer). Ces deux bioagresseurs ont le même mode d'action au sein des modèles de culture, même si l'intensité de l'action

peut être différente. La fonction de réduction de la quantité de carbone et d'azote fournie à l'arbre reprendra donc la même forme, avec un paramétrage différent en fonction du poids de l'insecte et du nombre d'insectes par rameau infesté. Pour l'intégration des dégâts des bioagresseurs du manguier au sein de VMango, 12 bioagresseurs peuvent être retenus (i.e., anthracnose, bactériose, cécidomyie des feuilles, cécidomyie des fleurs, charançon du noyau, cochenilles, fumagine, mouches des fruits, oïdium, punaise, tétranyque, et thrips). Les bioagresseurs du manguier reprennent 7 des 8 groupes fonctionnels du pommier, mais requièrent 1 nouveau groupe fonctionnel : la Réduction du nombre d'inflorescences. En effet, 3 bioagresseurs majeurs du manguier altèrent le nombre de fleurs viables: l'oïdium, la cécidomyie des fleurs et la punaise. La réduction du nombre de fleurs est bien à distinguer de celle du nombre de fruits produits. Lors de l'intégration des dégâts des bioagresseurs du pommier au sein de QualiTree, il a été choisi de ne pas considérer les dégâts sur fleurs car ceux-ci étaient masqués par un éclaircissage plus ou moins fort en fonction du nombre de fleurs restant sur l'arbre. Il est donc possible de réguler le nombre de fleurs par rapport aux attaques des bioagresseurs sur le pommier, mais il n'est pas possible d'en faire de même sur manguier. Il est donc nécessaire de considérer un nouveau groupe fonctionnel pour le manguier (Tab. 3).

Tableau 1. Classification des dégâts des bioagresseurs du pommier en 8 groupes fonctionnels.

<i>Pommier</i>		Variable impactée							
Bioagresseur	GSmax	Pmax	K	Fij	Nf	DNa/DCa	LA	PAR	Total
Acariens rouges	1	1							2
Oïdium	1	1							2
Carpocapse					1				1
Chancres à Nectria			1	1					2
Feu bactérien			1		1				2
Fumagine								1	1
Puceron cendré						1	1		2
Puceron lanigère			1						1
Tavelure					1				1
Tordeuse orientale					1				1
Tordeuses de la pelure					1				1
Total	2	2	3		5	1	1	1	

GSmax : conductance stomatique maximale [mol.m-2.s-1], **Pmax** : photosynthèse saturante [μmol CO2.m-2.s-1], **K** : Conductance eau rameaux [m4.s-1.MPa-1], **Fij** : Flux de carbone entre i et j [gC.day-1], **Nf** : Nombre fruits [Fruit], **DNa** : Demande en azote [gN.day-1], **DCa** : Demande en carbone des pucerons [gC.day-1], **LA** : surface foliaire photosynthétiquement active [m²], **PAR** : Rayonnement photosynthétiquement actif reçu [μmolPhoton.m-2.s-1]

Tableau 2. Classification des dégâts des bioagresseurs du pêcher en 7 groupes fonctionnels.

<i>Pêcher</i>		Variable impactée					
Bioagresseur	GSmax	Pmax	K	Nf	DNa	LA	Total
Bactériose			1			1	2
Chancre			1				1
Cicadelle						1	1
Cloque	1	1	1	1			4
Forficules				1			1
Moniliose				1			1

Oïdium	1	1		1			3
Puceron cigarier					1	1	2
Puceron farineux					1	1	2
Puceron noir					1	1	2
Puceron vert du pêcher					1	1	2
Thrips californien				1			1
Tordeuse orientale				1			1
Xanthomonas	1	1	1	1			4
Total	3	3	4	7	4	6	

GSmax : conductance stomatique maximale [$\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$], **Pmax** : photosynthèse saturante [$\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$], **K** : Conductance eau rameaux [$\text{m}^4.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$], **Nf** : Nombre fruits [Fruit], **DNa** : Demande en azote [$\text{gN}.\text{day}^{-1}$], **DCa** : Demande en carbone des pucerons [$\text{gC}.\text{day}^{-1}$], **LA** : surface foliaire photosynthétiquement active [m^2], **PAR** : Rayonnement photosynthétiquement actif reçu [$\mu\text{molPhoton}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$]

Tableau 3. Classification des dégâts des bioagresseurs du manguiers en 8 groupes fonctionnels.

<i>Manguiers</i>	Variable impactée								
Bioagresseur	GSmax	Pmax	K	Nf	DNa/DCa	LA	Nb inflorescences	PAR	Total
Anthracnose	1	1		1		1			4
Bactériose			1	1		1			3
Cécidomyie des feuilles	1	1				1			3
Cécidomyie des fleurs							1		1
Charançon du noyau				1					1
Cochenilles			1	1	1	1			4
Fumagine								1	1
Mouches des fruits				1					1
Oïdium				1			1		2
Punaise							1		1
Tétranyque	1	1							2
Thrips	1	1							2
Total	5	5	2	7	3	5	3	1	

GSmax : conductance stomatique maximale [$\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$], **Pmax** : photosynthèse saturante [$\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$], **K** : Conductance eau rameaux [$\text{m}^4.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$], **Nf** : Nombre fruits [Fruit], **DNa** : Demande en azote [$\text{gN}.\text{day}^{-1}$], **DCa** : Demande en carbone des pucerons [$\text{gC}.\text{day}^{-1}$], **LA** : surface foliaire photosynthétiquement active [m^2], **Nb inflorescences** : Nombre d'inflorescences par arbre [Inflorescence], **PAR** : Rayonnement photosynthétiquement actif reçu [$\mu\text{molPhoton}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$]

5 CONCLUSION

L'intégration des dégâts des bioagresseurs dans les modèles de culture fruitière se fait à l'aide de la classification de leurs effets sur le fonctionnement de la culture. L'intégration fait appel à 9 groupes fonctionnels : Réduction du rayonnement photosynthétiquement actif reçu par la plante, Réduction de la surface foliaire photosynthétiquement active, Réduction de la photosynthèse saturante, Réduction de la conductance stomatique maximale, Réduction de la conductance hydraulique, Vol de carbone et azote, Réduction du nombre de fleurs, et Réduction du nombre de fruits. Ces groupes fonctionnels ont été choisis pour représenter le plus

fidèlement possible l'impact des bioagresseurs sur les fonctions du modèle de culture choisi. Les dégâts des bioagresseurs d'un même groupe concernant simultanément une fonction du modèle de culture, nous avons choisi de considérer une interaction multiplicative entre ces dégâts. Les bioagresseurs peuvent appartenir à plusieurs groupes fonctionnels en raison de la diversité de leurs dégâts ou bien du manque de lien entre des fonctions du modèle de culture qu'ils altèrent. La démarche d'intégration des dégâts des bioagresseurs au sein d'un modèle de culture fruitière est générique et peut être reproduite aisément à l'aide de quelques ajustements ponctuels pour répondre aux spécificités de la culture considérée.

6 BIBLIOGRAPHIE

- Aggarwal, P. K., Kalra, N., Chander, S., and Pathak, H. (2006). InfoCrop: A dynamic simulation model for the assessment of crop yields, losses due to pests, and environmental impact of agro-ecosystems in tropical environments. I. Model description. *Agricultural Systems* 89, 1–25. doi:10.1016/j.agsy.2005.08.001.
- Agreste - Graph'Agri - Alimentation (2021). Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation Available at: <https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web/disaron/GraFra2021Chap10.2/detail/> [Accessed November 3, 2021].
- Aldwinckle, H. S. (1974). Field susceptibility of 46 apple cultivars to fire blight. *Plant Disease Reporter* 58, 819–821.
- Aldwinckle, H. S., and Preczewski, J. L. (1979). Reaction of terminal shoots of apple cultivars to invasion by *Erwinia amylovora*. *Phytopathology* 66, 1439–1444.
- Aldwinckle, H. S., Way, R. D., Livermore, K. G., Preczewski, J. L., and Beer, S. V. (1976). Fire blight in the Geneva apple collection. *Fruit Varieties Journal* 30, 42–55.
- Allen, P. J. (1942). Changes in the Metabolism of Wheat Leaves Induced by Infection with Powdery Mildew. *American Journal of Botany* 29, 425–435. doi:10.2307/2437306.
- Amponsah, N. T., Beresford, M. W. R. M., and Scheper, R. W. A. (2015). Seasonal wound presence and susceptibility to *Neonectria ditissima* infection in New Zealand apple trees. *NZPP* 68, 250–256. doi:10.30843/nzpp.2015.68.5799.
- Auclair, J. L. (1959). Feeding and Excretion by the Pea Aphid, *Acyrtosiphon Pisum* (harr.) (homoptera: Aphididae), Reared on Different Varieties of Peas. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 2, 279–286. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1959.tb00441.x>.
- Auclair, J. L. (1962). Aphid Feeding and Nutrition. *Research Station, Research Branch, Canada Department of Agriculture*, 439–489.
- Avery, D. J. (1964). Carbon dioxide exchange by plum and apple leaves damaged by fruit tree red spider mite. *Carbon dioxide exchange by plum and apple leaves damaged by fruit tree red spider mite*. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19650500932> [Accessed April 6, 2021].
- Avery, D. J., and Briggs, J. B. (1968). The aetiology and development of damage in young fruit trees infested with fruit tree red spider mite, *Panonychus ulmi* (Koch). *Annals of Applied Biology* 61, 277–288. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1968.tb04532.x>.
- Avery, D. J., and Lacey, H. J. (1968). Changes in the Growth-regulator Content of Plum Infested with Fruit Tree Red Spider Mite, *Panonychus ulmi* (Koch). *Journal of Experimental Botany* 19, 760–769. doi:10.1093/jxb/19.4.760.
- Banks, C. J., and Macaulay, E. D. M. (1965). The ingestion of nitrogen and solid matter from *Vicia faba* by *Aphis fabae* Scop. *Annals of Applied Biology* 55, 207–218. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1965.tb07934.x>.

- Berdeni, D., Cotton, T. E. A., Daniell, T. J., Bidartondo, M. I., Cameron, D. D., and Evans, K. L. (2018). The Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Colonisation on Nutrient Status, Growth, Productivity, and Canker Resistance of Apple (*Malus pumila*). *Front. Microbiol.* 9. doi:10.3389/fmicb.2018.01461.
- Billing, E. (2011). Fire blight. Why do views on host invasion by *Erwinia amylovora* differ? *Plant Pathology* 60, 178–189. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02382.x.
- Boulanger, L. W. (1958). Effect of European red mite feeding injury on certain metabolic activities of Red Delicious apple leaves. *Maine Agricultural Experiment Station*, 33–34.
- Brevalle, G. (2008). Architecture et infestation par le puceron cendré du pommier (*Dysaphis plantaginea* Pass.). Exploration d'une relation possible avec l'azote foliaire.
- Brisset, M. (2016). Ephytia Pomme - Principaux symptômes. Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/21911/Pomme-Principaux-symptomes> [Accessed October 27, 2021].
- Brown, M. W., Glenn, D. M., and Wisniewski, M. E. (1991). Functional and Anatomical Disruption of Apple Roots by the Woolly Apple Aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* 84, 1823–1826. doi:10.1093/jee/84.6.1823.
- Brown, M. W., Schmitt, J. J., Ranger, S., and Hogmire, H. W. (1995). Yield Reduction in Apple by Edaphic Woolly Apple Aphid (Homoptera: Aphididae) Populations. *Journal of Economic Entomology* 88, 127–133. doi:10.1093/jee/88.1.127.
- Bulletin de santé du végétal Ecophyto (2021). *Chambre d'Agriculture Ile-De-France*.
- Campbell, R. J., and Marini, R. P. (1990). Nitrogen Fertilization Influences the Physiology of Apple Leaves Subjected to European Red Mite Feeding. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 115, 89–93. doi:10.21273/JASHS.115.1.89.
- Candolfi, M., Boller, E., and Wermelinger, B. (1992). Influence of the 2-Spotted Spider-Mite, *Tetranychus-Urticae*, on the Gas-Exchange of Pinot-Noir Grapevine Leaves. *Vitis* 31, 205–212.
- Candolfi, M., Wermelinger, B., and Boller, E. (1993). Photosynthesis and Transpiration of Riesling X Sylvaner Grapevine Leaves as Affected by European Red Mite (*panonychus-Ulmi* Koch) (acari, Tetranychidae) Feeding. *J. Appl. Entomol.-Z. Angew. Entomol.* 115, 233–239. doi:10.1111/j.1439-0418.1993.tb00384.x.
- Chang, L. S., Iezzoni, A. F., Adams, G. C., and Ewers, F. W. (1991). Hydraulic Conductance in Susceptible versus Tolerant Peach Seedlings Infected with *Leucostoma persoonii*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 116, 831–834. doi:10.21273/JASHS.116.5.831.
- Combe, F., Laget, E., and Brun, L. (2013). Sensibilité variétale aux maladies et ravageurs. Fiche n°11 : Oïdium.
- Cooke, L. R. (1999). The Influence of Fungicide Sprays on Infection Of Apple cv. Bramley's Seedling By *Nectria galligena*. *European Journal of Plant Pathology* 105, 783–790. doi:10.1023/A:1008778900607.
- De Berardinis, E., Baronio, P., and Baumgärtner, J. (1994). The effect of aphid (*Dysaphis plantaginea* pass., Hom., Aphididae) feeding on apple fruit growth. *Ecological Modelling* 72, 115–127. doi:10.1016/0304-3800(94)90147-3.
- Dedryver, C.-A., Le Ralec, A., and Fabre, F. (2010). The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies* 333, 539–553. doi:10.1016/j.crv.2010.03.009.
- Dedryver, C.-A., and Turpeau-Ait Ighil, E. (2011). Variété des cycles biologiques chez les pucerons des arbres fruitiers. in (Rennes).

- Deroche, M.-E. (1983). Relations entre la photosynthèse et l'assimilation de l'azote. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques* 130, 85–98. doi:10.1080/01811789.1983.10826592.
- Durand, E. (2007). Etude du système « pommier-puceron cendre-auxiliaires » pour différentes variétés en verger.
- Eastgate, J. A. (2000). *Erwinia amylovora*: the molecular basis of fireblight disease. *Molecular Plant Pathology* 1, 325–329. doi:https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2000.00044.x.
- Ellis, M. A., Ferree, D. C., and Spring, D. E. (1981). Photosynthesis, Transpiration, and Carbohydrate Content of Apple Leaves Infected by *Podosphaera leucotricha*. *The American Phytopathological Society* 71, 392–395.
- Ephytia Pomme - Biologie, épidémiologie (2016). Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/21843/Pomme-Biologie-epidemiologie> [Accessed November 2, 2021].
- Ephytia Pomme - Principaux symptômes (2016). Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/21806/Pomme-Principaux-symptomes> [Accessed October 25, 2021].
- Essig, E. O. (1942). Woolly Apple Aphid Infesting Apple Cores. *Journal of Economic Entomology* 35, 281. doi:10.1093/jee/35.2.281.
- Ferree, D. C., and Hall, F. R. (1980). Effects of soil water stress and twospotted spider mites on net photosynthesis and transpiration of apple leaves. *Photosynth Res* 1, 189–197. doi:10.1007/BF00020598.
- Forrest, J. M. S., and Dixon, A. F. G. (1975). The induction of leaf-roll galls by the apple aphids *Dysaphis devecta* and *D. plantaginea*. *Annals of Applied Biology* 81, 281–288. doi:https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1975.tb01643.x.
- Gibson, R. W. (1974). The induction of top-roll symptoms on potato plants by the aphid *Macrosiphum euphorbiae*. *Annals of Applied Biology* 76, 19–26. doi:10.1111/j.1744-7348.1974.tb01353.x.
- Gibson, R. W., Whitehead, D., Austin, D. J., and Simkins, J. (1976). Prevention of potato top-roll by aphicide and its effect on leaf area and photosynthesis. *Annals of Applied Biology* 82, 151–153. doi:10.1111/j.1744-7348.1976.tb01683.x.
- Giraud, M., Caffier, V., and Didelot, F. (2018). Ephytia Pomme - Biologie, épidémiologie. Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/20848/Pomme-Biologie-epidemiologie> [Accessed October 27, 2021].
- Gonda, I., Holb, I. J., and Bitskey, K. (2000). Rate of scab infection and quality parameters of apple fruit in organic and integrated production systems. *Int. j. hortic. sci.* 6, 63-67. doi:10.31421/IJHS/6/4/226.
- Goonewardene, H. F., Kwolek, W. F., Pecknold, P. C., Vail, H. D., and Mouzin, T. E. (1980). The Association Between Scab and Some Insect Pests of Apple Fruit. *Environmental Entomology* 9, 258–261. doi:10.1093/ee/9.2.258.
- Hall, F. R., and Ferree, D. C. (1975). Influence of Twospotted Spider Mite Populations on Photosynthesis of Apple Leaves¹². *Journal of Economic Entomology* 68, 517–520. doi:10.1093/jee/68.4.517.
- Hare, D. J., and Youngman, R. R. (1987). Gas Exchange of Orange (*Citrus sinensis*) Leaves in Response to Feeding Injury by the Citrus Red Mite (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology* 80, 1249–1253. doi:10.1093/jee/80.6.1249.
- Holdsworth, R. P., Jr. (1970). Aphids and Aphid Enemies: Effect of Integrated Control in an Ohio Apple Orchard¹²³. *Journal of Economic Entomology* 63, 530–535. doi:10.1093/jee/63.2.530.
- Hughes, S. J. (1976). Sooty Moulds. *Mycologia* 68, 693–820. doi:10.2307/3758799.

- Insausti, P., Ploschuk, E. L., Izaguirre, M. M., and Podworny, M. (2015). The effect of sunlight interception by sooty mold on chlorophyll content and photosynthesis in orange leaves (*Citrus sinensis* L.). *Eur J Plant Pathol* 143, 559–565. doi:10.1007/s10658-015-0709-5.
- Jaloux, B. (2016). Ephytia Pomme - Principaux symptômes. Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/21787/Pomme-Principaux-symptomes> [Accessed October 26, 2021].
- Jeanneau, Y. (1968). Considérations sur la tumoration induite par *Eriosoma lanigerum* Hausm. sur *Pirus malus* L. et mise en évidence d'un gradient pathogène. *Bulletin de la Société Botanique de France* 115, 529–540. doi:10.1080/00378941.1968.10838576.
- Kadioglu, A., and Terzi, R. (2007). A dehydration avoidance mechanism: Leaf rolling. *Bot. Rev* 73, 290–302. doi:10.1663/0006-8101(2007)73[290:ADAMLR]2.0.CO;2.
- Klopfenstein, and Holdsworth (1978). The Effects of European Red Mite Feeding on the Growth and Yield of Spur-Type Delicious Apple. *Res. Circ. Ohio Agr. Res. Dev. Ctr.* 239, 35–37.
- Kropff, M. J., Teng, P. S., and Rabbinge, R. (1995). The challenge of linking pest and crop models. *Agricultural Systems* 49, 413–434. doi:10.1016/0308-521X(95)00034-3.
- Kuhlmann, F., Opitz, S. E. W., Inselsbacher, E., Ganeteg, U., Näsholm, T., and Ninkovic, V. (2013). Exploring the Nitrogen Ingestion of Aphids — A New Method Using Electrical Penetration Graph and 15N Labelling. *PLOS ONE* 8, e83085. doi:10.1371/journal.pone.0083085.
- Lakso, A. N., Pratt, C., Pearson, R. C., Pool, R. M., Seem, R. C., and Welser, M. J. (1982). Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of mature grape leaves infected with *Uncinula necator* (powdery mildew). *Phytopathology (USA)*. Available at: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US8212970> [Accessed June 23, 2021].
- Landeros, J., Guevara, L. P., Badii, M. H., Flores, A. E., and Pámanes, A. (2004). Effect of different densities of the twospotted spider mite *Tetranychus urticae* on CO₂ assimilation, transpiration, and stomatal behaviour in rose leaves. *Exp Appl Acarol* 32, 187–198. doi:10.1023/B:APPA.0000021788.07667.6b.
- Lauri, P.-E., Simon, S., Brun, L., Morel, K., Combe, F., Defrance, H., et al. (2011). Le pommier et ses bioagresseurs – Les composantes dynamique et structurelle de l'architecture de l'arbre modulent les dynamiques d'infestation et d'infection. *Innovations Agronomiques* 15, 65.
- Leigh, T., and Hyer, A. (1963). Spider mite-resistant cotton. *Hilgardia* 17, 6–7.
- Lescourret, F., Moitrier, N., Valsesia, P., and Génard, M. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. *Trees - Structure and Function* 25, 519. doi:10.1007/s00468-010-0531-9.
- Li, P., Liu, W., Zhang, Y., Xing, J., Li, J., Feng, J., et al. (2019). Fungal canker pathogens trigger carbon starvation by inhibiting carbon metabolism in poplar stems. *Sci Rep* 9, 10111. doi:10.1038/s41598-019-46635-5.
- Maltais, J. B., and Auclair, J. L. (1957). Factors in Resistance of Peas to the Pea Aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). I. The Sugar-Nitrogen Ratio¹. *The Canadian Entomologist* 89, 365–370. doi:10.4039/Ent89365-8.
- Mandal, K., Saravanan, R., Maiti, S., and Kothari, I. L. (2009). Effect of downy mildew disease on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Plantago ovata* Forsk. *J Plant Dis Prot* 116, 164–168. doi:10.1007/BF03356305.
- Marine, S. C., Yoder, K. S., and Baudoin, A. (2010). Powdery mildew of apple. *The Plant Health Instructor*. doi:10.1094. PHI-I-2010-1021-01.

- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719–739. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.
- Meier, U., Graf, H., Hack, H., Hess, Kennel, W., Klose, et al. (1994). Phenological growth stages of pome fruit (*Malus domestica* Borkh. and *Pyrus communis* L.), stone fruit (*Prunus* species), currants *Ribes* species and strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Nachrichtenblatt des deutschen Pflanzenschutzdienstes*. Available at: https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Phenological+growth+stages+of+pome+fruit+%28Malus+domestica+Borkh.+and+Pyrus+communis+L.%29%2C+stone+fruit+%28Prunus+species%29%2C+currants+Ribes+species+and+strawberry+%28Fragaria+x+ananassa+Duch.%29.&author=Meier+U.&publication_year=1994 [Accessed October 27, 2021].
- Miles, P. (1989). The response of plants to the feeding of Aphidoidea: principles. *World Crop Pests Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control.*, 1–21.
- Miles, P. W. (1999). Aphid saliva. *Biological Reviews* 74, 41–85. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00181.x>.
- Mittler, T. E. (1958). Studies on the Feeding and Nutrition of *Tuberolachnus Salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae): III. The Nitrogen Economy. *Journal of Experimental Biology* 35, 626–638. doi:10.1242/jeb.35.3.626.
- Mittler, T. E. (1970). Uptake Rates of Plant Sap and Synthetic Diet by the Aphid *Myzus persicae*1. *Annals of the Entomological Society of America* 63, 1701–1705. doi:10.1093/aesa/63.6.1701.
- Mobley, K. N., and Marini, R. P. (1990). Gas Exchange Characteristics of Apple and Peach Leaves Infested by European Red Mite and Twospotted Spider Mite. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 115, 757–761. doi:10.21273/JASHS.115.5.757.
- Myers, C. T., Hull, L. A., and Krawczyk, G. (2006). Seasonal and Cultivar-Associated Variation in Oviposition Preference of Oriental Fruit Moth (Lepidoptera: Tortricidae) Adults and Feeding Behavior of Neonate Larvae in Apples. *Journal of Economic Entomology* 99, 349–358. doi:10.1093/jee/99.2.349.
- Myers, C. T., Hull, L. A., and Krawczyk, G. (2007). Effects of Orchard Host Plants (Apple and Peach) on Development of Oriental Fruit Moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology* 100, 421–430. doi:10.1093/jee/100.2.421.
- Nabity, P. D., Zavala, J. A., and DeLucia, E. H. (2009). Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory. *Annals of Botany* 103, 655–663. doi:10.1093/aob/mcn127.
- Nachman, G., and Zemek, R. (2002). Interactions in a tritrophic acarine predator-prey metapopulation system III: Effects of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on host plant condition. *Exp Appl Acarol* 26, 27–42. doi:10.1023/A:1020906102492.
- Nisbet, A. J., Woodford, J. a. T., and Strang, R. H. C. (1994). Quantifying aphid feeding on non-radioactive food sources. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 72, 85–89. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1994.tb01805.x>.
- Oliva, J., Stenlid, J., and Martínez-Vilalta, J. (2014). The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: implications for drought-induced mortality. *New Phytologist* 203, 1028–1035. doi:10.1111/nph.12857.
- Pap, P., Stojnic, S., Nikolić, N., Orlović, S., Markovic, M., Vasić, V., et al. (2014). Impact of *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam. on Leaf Physiological Parameters in Pedunculate Oak (*Quercus robur* L.) Saplings. *Baltic Forestry* 20, 2–9.

- Pinnschmidt, H. O., Batchelor, W. D., and Teng, P. S. (1995). Simulation of multiple species pest damage in rice using CERES-rice. *Agricultural Systems* 48, 193–222. doi:10.1016/0308-521X(94)00012-G.
- Plourde, D. F., Goonewardene, H. F., Kwolek, W. F., and Nielsen, N. C. (1983). The effect of European red mite, *Panonychus ulmi*, on chlorophyll content and chlorophyll a/b ratios of apple, *malus domestica* borkh., leaves in a growth chamber study (acarina: tetranychidae). *International Journal of Acarology* 9, 11–18. doi:10.1080/01647958308683306.
- Premachandra, G. S., Saneoka, H., Fujita, K., and Ogata, S. (1993). Water Stress and Potassium Fertilization in Field Grown Maize (*Zea mays* L.): Effects on Leaf Water Relations and Leaf Rolling. *Journal of Agronomy and Crop Science* 170, 195–201. doi:https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1993.tb01075.x.
- Qubbaj, T., Reineke, A., and Zebitz, C. P. W. (2005). Molecular interactions between rosy apple aphids, *Dysaphis plantaginea*, and resistant and susceptible cultivars of its primary host *Malus domestica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115, 145–152. doi:https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00255.x.
- Rahmati, M., Mirás-Avalos, J. M., Valsesia, P., Lescourret, F., Génard, M., Davarynejad, G. H., et al. (2018). Disentangling the Effects of Water Stress on Carbon Acquisition, Vegetative Growth, and Fruit Quality of Peach Trees by Means of the QualiTree Model. *Frontiers in Plant Science* 9, 3. doi:10.3389/fpls.2018.00003.
- Rilling, and During (1990). Structure and function of grapevine leaves (*Vitis vinifera* L.) as affected by the European red mite (*Panonychus ulmi* KOCH). *Vitis* 29, 27–42.
- Rossing, W. A. H. (1991a). Simulation of damage in winter wheat caused by the grain aphid *Sitobion avenae*. 2. Construction and evaluation of a simulation model. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 97, 25–54. doi:10.1007/BF01995782.
- Rossing, W. A. H. (1991b). Simulation of damage in winter wheat caused by the grain aphid *Sitobion avenae*. 3. Calculation of damage at various attainable yield levels. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 97, 87–103. doi:10.1007/BF01974272.
- Rousselin, A., Bevacqua, D., Sauge, M.-H., Lescourret, F., Mody, K., and Jordan, M.-O. (2017). Harnessing the aphid life cycle to reduce insecticide reliance in apple and peach orchards. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37, 38. doi:10.1007/s13593-017-0444-8.
- Sadras, V. O., and Wilson, L. J. (1997). Nitrogen accumulation and partitioning in shoots of cotton plants infested with two-spotted spider mites. *Aust. J. Agric. Res.* 48, 525–533. doi:10.1071/a96146.
- Sances, F. V., Wyman, J. A., Ting, I. P., Van Steenwyk, R. A., and Oatman, E. R. (1981). Spider Mite Interactions with Photosynthesis, Transpiration and Productivity of Strawberry 2. *Environmental Entomology* 10, 442–448. doi:10.1093/ee/10.4.442.
- Seaman, A., and Riedl, H. (1988). Oriental Fruit Moth. Available at: <https://ecommons.cornell.edu/handle/1813/43112> [Accessed May 6, 2021].
- Shear, G. M., and Drake, C. R. (1971). Calcium accumulation in apple fruit infected with *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. *Physiological Plant Pathology* 1, 313–318. doi:10.1016/0048-4059(71)90051-8.
- Smith, J., and Tedders, W. (1980). Light Measurements for Studying Sooty Mold Growth on Simulated Pecan Foliage. *Trans. ASAE* 23, 481–484.
- Spotts, R. A., and Ferree, D. C. (1979). Photosynthesis, transpiration, and water potential of apple leaves infected by *Venturia inaequalis*. *Phytopathology* 69, 717–719.

- Staniland, L. N. (1924). The Immunity of Apple Stocks from Attacks of Woolly Aphis (*Eriosoma lanigerum*, Hausmann). Part II. The Causes of the Relative Resistance of the Stocks. *Bulletin of Entomological Research* 15, 157–170. doi:10.1017/S0007485300031527.
- Strickland, D., Carroll, J., and Cox, K. (2020). Apple Powdery Mildew. Available at: <https://ecommons.cornell.edu/handle/1813/43120.2> [Accessed May 4, 2021].
- Tedders, W. L., and Smith, J. S. (1976). Shading Effect on Pecan by Sooty Mold Growth. *Journal of Economic Entomology* 69, 551–553. doi:10.1093/jee/69.4.551.
- Toma, S., Ivascu, A., Balan, V., Delian, E., and Oprea, M. (2003). “Evaluation of genetic resources of peach and nectarine for powdery mildew resistance by physiological parameters,” in *Plant Genetic Resources: The Fabric of Horticulture’s Future*, eds. P. L. Forsline, C. Fideghelli, K. Richards, A. Meerow, H. Knupffer, J. Niens, et al. (Leuven 1: Int Soc Horticultural Science), 291–298. doi:10.17660/ActaHortic.2003.623.32.
- Tordeuses de la pelure (2010). *Arboriculture - Action agricole*.
- Van de Vrie, M., McMurtry, J., and Huffaker, C. (1972). Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: A review: III. Biology, ecology, and pest status, and host-plant relations of tetranychids. *Hilgardia* 41, 343–432.
- Vanneste, J. L. (2000). *Fire Blight: The Disease and Its Causative Agent, Erwinia Amylovora*. CABI.
- Wallis, A., Carroll, J., and Cox, K. (2020). Fire Blight. Available at: <https://ecommons.cornell.edu/handle/1813/43095.2> [Accessed May 4, 2021].
- Weber, R. W. S. (2014). Biology and control of the apple canker fungus *Neonectria ditissima* (syn. *N. galligena*) from a Northwestern European perspective. *Erwerbs-Obstbau* 56, 95–107. doi:10.1007/s10341-014-0210-x.
- Weber, R. W. S., and Børve, J. (2021). Infection biology as the basis of integrated control of apple canker (*Neonectria ditissima*) in Northern Europe. *CABI Agriculture and Bioscience* 2, 5. doi:10.1186/s43170-021-00024-z.
- Wedding, R., Riehl, L., and Jeppson, L. (1958). Red mite on citrus: Experiments designed to measure damage give bases for further studies. *California Agriculture* 12, 9–12.
- Welter, S. C., Farnham, D. S., McNally, P. S., and Freeman, R. (1989). Effect of Willamette Mite and Pacific Spider Mite (Acari: Tetranychidae) on Grape Photosynthesis and Stomatal Conductance. *Environmental Entomology* 18, 953–957. doi:10.1093/ee/18.6.953.
- Willocquet, L., Aubertot, J. N., Lebard, S., Robert, C., Lannou, C., and Savary, S. (2008). Simulating multiple pest damage in varying winter wheat production situations. *Field Crops Research* 107, 12–28. doi:10.1016/j.fcr.2007.12.013.
- Willocquet, L., Savary, S., Fernandez, L., Elazegui, F. A., Castilla, N., Zhu, D., et al. (2002). Structure and validation of RICEPEST, a production situation-driven, crop growth model simulating rice yield response to multiple pest injuries for tropical Asia. *Ecological Modelling* 153, 247–268. doi:10.1016/S0304-3800(02)00014-5.
- Willson, H. R., and Trammel, K. (1980). Sex Pheromone Trapping for Control of Codling Moth, Oriental Fruit Moth, Lesser Appleworm, and Three Tortricid Leafrollers in a New York Apple Orchard. *Journal of Economic Entomology* 73, 291–295. doi:10.1093/jee/73.2.291.
- Youngman, R. R., Jones, V. P., Welter, S. C., and Barnes, M. M. (1986). Comparison of Feeding Damage Caused by Four Tetranychid Mite Species on Gas-exchange Rates of Almond Leaves. *Environmental Entomology* 15, 190–193. doi:10.1093/ee/15.1.190.

