

Physiologie des interactions entre pomme de terre et pucerons : vers une nouvelle stratégie de lutte basée sur les systèmes de défense de la plante

Nicolas Harmel¹
Frédéric Francis¹
Eric Haubruge¹
Philippe Giordanengo²

¹ Faculté universitaire des sciences
agronomiques de Gembloux,
2, passage des Déportés,
5030 Gembloux
Belgique
<harmel.n@fsagx.ac.be>
<francis.f@fsagx.ac.be>
<haubruge.e@fsagx.ac.be>

² Université de Picardie Jules Verne,
EA3900-BioPI,
Biologie des plantes et contrôle des insectes
ravageurs (BioPI),
33, rue Saint-Leu,
80039 Amiens cedex 01
France
<philippe.giordanengo@u-picardie.fr>

Résumé

La culture de pommes de terre est soumise à de nombreux ravageurs parmi lesquels les pucerons ne sont pas les moindres. Ils exercent une action directe par prélèvement de sève sur le végétal mais surtout indirecte en véhiculant de nombreux virus phytopathogènes. L'utilisation massive de produits aphicides a conduit à la sélection de populations de pucerons résistants. Comme la découverte et le développement de nouveaux insecticides chimiques sont désormais en nette diminution, il reste peu d'alternatives pour lutter contre les pucerons qui sont maintenant résistants à plusieurs familles d'insecticides. Consciente de cette problématique, la communauté scientifique a adopté une stratégie de développement de moyens de lutte biologique tenant compte des défenses naturelles des plantes contre les pucerons. Les différentes stratégies de lutte envisageables sont présentées et développées dans cet article.

Mots clés : lutte biologique ; mécanisme de défense ; puceron ; *Solanum tuberosum*.

Thèmes : métabolisme ; pathologie ; productions végétales.

Abstract

Fighting potato aphids: Alternatives to insecticides based on plant insect interaction physiology

Potato crops are facing too many pests, among which aphids are one of the most important. They are responsible for direct (phloem intake) and indirect damage the consequences of which are destructive: the injected saliva can be the vector of many pathogenic viruses. Intense use of aphicides has led to the selection of resistant aphid populations. As new chemical discovery and development are decreasing, few alternatives are available. Conscious of this problem, the scientific community is following a strategy consisting in developing biological control taking into account natural plant defences against aphids which have become multiresistant to insecticides. Conceivable strategies are presented and developed in this paper.

Keywords: biological control; defence mechanisms; aphids; *Solanum tuberosum*.

Subjects: metabolism; pathology; vegetal productions.

La pomme de terre *Solanum tuberosum* L., cultivée pour son tubercule, est une culture d'importance mondiale pour l'alimentation humaine et l'industrie. Il en existe plus de 3 000 variétés présentant des propriétés diverses en termes de qualité commerciale, de résistance aux maladies, de productivité ou encore d'aptitude à la transformation et à

la conservation. Cette culture est soumise à la pression d'une multitude de bio-agresseurs (champignons, bactéries, virus, nématodes et insectes) pouvant soit occasionner des pertes sévères en rendement, soit altérer la qualité des productions de tubercules ou de plants (semence) qui se traduisent par un déclassement, voire une non-commercialisation. Parmi les insectes

ravageurs, les pucerons occupent une très large place. Appartenant à l'ordre des Hémiptères Sternorrhynques, les pucerons sont répartis en plus de 4 000 espèces. Ces ravageurs fortement dommageables pour une multitude d'espèces végétales résistent à de nombreuses familles d'insecticides. Il est donc primordial d'adopter des alternatives novatrices et efficaces aux insecticides en culture de pomme de terre. Le puceron de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae*, le puceron vert du pêcher *Myzus persicae*, le puceron du cotonnier *Aphis frangulae* et le puceron du nerprun *Aphis nasturtii* posent réellement un problème en culture de pomme de terre. Une des stratégies envisageables repose sur l'exploitation des résistances naturelles de la plante et des faiblesses de l'insecte. Le présent article se focalise sur les relations physiologiques entre pucerons et pommes de terre, sur les composés végétaux dont l'efficacité a été testée contre les pucerons et sur les voies de biosynthèse de ces derniers pouvant être ciblées.

Dégâts occasionnés par les pucerons

Insectes de type piqueurs-suceurs, les pucerons s'alimentent exclusivement aux dépens de la sève élaborée et occasionnent des dommages tant directs qu'indirects aux plantes.

Dégâts directs

Les stylets du puceron lui permettent d'effectuer des piqûres dans la plante pour atteindre les tubes criblés. La perforation des feuilles et l'injection d'une salive liquide dans les tissus végétaux peuvent avoir des effets toxiques responsables de perturbations de nature physiologique se traduisant par des crispations, des dépigmentations des feuilles, la formation de galles. La croissance d'une plante fortement infestée peut également être perturbée suite au prélèvement de nutriments par les pucerons (Miles, 1989).

Dégâts indirects

Le miellat excrété par les pucerons, bien que non toxique, constitue un milieu favorable au développement de micro-organismes, notamment des champi-

gnons saprophytes responsables des fumagines, et peut également induire des phénomènes de dessiccation (Huang *et al.*, 1983).

Les aphides véhiculent de nombreux virus et sont susceptibles de causer jusqu'à 20 % de pertes en rendement dans le Nord de la France (Duvauchelle et Dubois, 1997). *M. persicae* peut transmettre plus d'une centaine de virus alors que *M. euphorbiae* peut en véhiculer une quarantaine. Les virus les plus connus sur pomme de terre et transmis par les pucerons sont le virus de l'enroulement, les virus Y, A, S, X et M (Kennedy *et al.*, 1963). Les dégâts causés sont localisés au niveau des feuilles, avec l'apparition de taches nécrotiques, de mosaïques, d'enroulement ou de dépigmentations foliaires. Certains virus induisent également des nécroses au niveau des tubercules qui les rendent non commercialisables.

Moyens de lutte

Outre les moyens classiques (suivi et élimination de toute source de contamination du vecteur, défanage plus ou moins précoce, limitation de l'enherbement...), l'utilisation d'insecticides de synthèse est largement répandue. Autrefois, ces ravageurs étaient combattus en augmentant les doses des pesticides utilisés ou en appliquant de nouvelles matières actives. Ces deux stratégies sont aujourd'hui révolues. L'utilisation massive de produits aphicides a conduit à la sélection de populations de pucerons résistants. Ainsi, *M. persicae* est résistant à plusieurs familles d'insecticides par surproduction d'estérases (contre les carbamates et les organophosphorés) ou mutation des canaux à sodium (contre le DTT et les pyréthrinoides) (Devonshire *et al.*, 1998 ; Foster *et al.*, 2003). De plus, l'utilisation de quantités croissantes d'insecticides chimiques représente un risque pour la santé humaine et pour l'environnement. Les contraintes législatives se durcissent par de nouvelles réglementations relatives à l'homologation et à l'utilisation des substances chimiques telles que le retrait prochain du marché de plusieurs molécules actives. Ces nouvelles contraintes en phytoprotection constituent de réels enjeux technologiques, économiques et écologiques. Le développement de nouvelles stratégies de phytoprotection intègre nécessairement la prise en compte des risques vis-à-vis de l'homme et de l'environnement.

Quelles sont donc les alternatives ?

Il convient dès lors de développer des méthodes de lutte alternatives, novatrices et efficaces. Parmi celles-ci, la lutte biologique avec l'utilisation d'insectes aphidiphages tels que des prédateurs ou des insectes hyménoptères parasitoïdes a été envisagée. Le recours à certains pathogènes (virus, bactéries ou champignons entomopathogènes) est également un moyen de lutte contre les pucerons (Ying *et al.*, 2003). Une autre stratégie repose sur l'exploitation des résistances naturelles des plantes. L'abondance et la diversité des métabolites secondaires produits par les plantes représentent une source importante de molécules qui doivent dès aujourd'hui faire l'objet d'un investissement majeur dans le domaine de la recherche.

La colonisation d'une plante par un puceron s'effectue en deux étapes. Il doit d'abord localiser la plante puis, lorsque l'insecte entre en contact avec celle-ci, l'accepter comme hôte. Une fois posé sur une plante, un aphide arrête ses mouvements ou les restreint à une petite zone. Plusieurs types d'informations lui parviennent alors et, à chaque étape du processus comportemental, il prend la décision de poursuivre ses investigations ou de quitter la plante, jusqu'à l'acceptation finale. Celle-ci a lieu lorsqu'il effectue une prise alimentaire prolongée ou une ponte. La première étape de la séquence comportementale débute par la perception des composés volatils émis par les plantes, puis des propriétés physicochimiques de surface. Ensuite, les pucerons testent les composés internes de la plante par des piqûres de sondages jusqu'à atteindre le phloème où circule la sève élaborée dont ils se nourrissent (Schoonhoven *et al.*, 1998). Cette chronologie du processus de sélection et d'acceptation de la plante hôte nous servira de fil conducteur. Enfin, après avoir évoqué les facteurs de résistance végétaux efficaces contre les pucerons, nous présenterons certaines de leurs fonctions physiologiques clés pouvant être ciblées.

Substances volatiles émises par la pomme de terre

Les pucerons peuvent détecter les odeurs émises par les plantes grâce à leurs anten-

nes (Storer *et al.*, 1996). De plus, les substances volatiles émises en surface des plantes peuvent influencer les processus d'acceptation par les aphides (Pickett *et al.*, 1992). D'après Paré et Tumlinson (1999), les quantités de composés volatils diffusés par les plantes sont augmentées suite à l'attaque d'insectes phytophages, et la composition de ce bouquet odorant est spécifique du couple plante-insecte phytophage. Certains composés peuvent être attractifs, comme par exemple les volatils de *S. tuberosum* infestée par le virus de l'enroulement vis-à-vis de *M. persicae*, les pucerons étant préférentiellement attirés par des plants atteints par ce virus en comparaison à des plants sains ou atteints par d'autres viroses (Eigenbrode *et al.*, 2002). Par contre, d'autres composés jouent le rôle de substances répulsives contre les aphides comme le *E-β*-farnésène (EBF) produit en grande quantité par les trichomes glandulaires de *Solanum berthaultii* (Hawkes) (Gibson et Pickett, 1983). L'hexanal et le 3-hexénal, deux composés chimiques du bouquet « odeur verte » des feuilles, ont un impact négatif sur la fécondité de *Myzus nicotianae* (Hildebrand *et al.*, 1993). Les substances volatiles interviennent également en tant que défenses indirectes pour la plante en attirant des insectes prédateurs ou parasitoïdes des pucerons. Cela a été vérifié pour la coccinelle prédatrice *Coccinella septempunctata* (Ninkovic *et al.*, 2001), les larves et les adultes prédateurs d'*Adalia bipunctata* (Francis *et al.*, 2004), *Episyrphus balteatus*, une autre espèce aphidiphage (Francis *et al.*, 2005) et le parasitoïde *Aphidius ervi* (Du *et al.*, 1998). Les molécules volatiles émises peuvent aussi agir comme signaux d'avertissement entre les plantes (Paré et Tumlinson, 1999).

Facteurs physicochimiques de surface impliqués dans l'acceptation de la plante hôte

Des facteurs physiques comme une importante pubescence peuvent réduire l'acceptation de la plante hôte. La stratégie de résistance connue vis-à-vis des aphides est constituée par les trichomes

glandulaires présents chez certaines *Solanum* sauvages. Ce système, contrôlé par plusieurs gènes et très étudié chez *S. berthaultii* (Tingey et Laubengayer, 1981), confère à ces plantes une antixénose en surface et allie à la fois résistance physique et chimique. Les exsudations d'ester de saccharose produites par les trichomes de type B peuvent se coller sur les tarses des aphides et perturber les processus comportementaux d'acceptation de la plante (Neal *et al.*, 1990). Des sesquiterpènes volatils composés d'EBF sont également relargués par ces trichomes et ont pour effet de perturber le comportement de l'insecte qui tente de fuir. Le puceron rompt alors la tête d'un trichome de type A, ce qui a pour effet le relarguage de composés phénoliques (Avé *et al.*, 1987). Ces produits entrent en contact avec des polyphénols oxydases et des peroxydases qui réagissent en un processus d'oxydation pour donner des quinones, formant un composé brun poisseux, collant, qui s'accumule sur le corps de l'insecte (Vallejo *et al.*, 1994). Celui-ci est piégé, immobilisé, cesse de s'alimenter et meurt.

Composés internes de la plante

Une fois toutes les propriétés physicochimiques de surface perçues et analysées, les aphides insèrent leurs stylets dans les tissus de la plante qui progressent entre les cellules jusqu'à atteindre le phloème, site de prise alimentaire. Au cours de ce transit, les aphides effectuent des ponctions intercellulaires, mais également intracellulaires dans la plupart des cellules rencontrées. Ces prélèvements, qui s'accompagnent d'une injection de salive sont déterminants dans le choix de la plante hôte (Powell *et al.*, 2006). Selon Tjallingii et Hogen Esch (1993), les cellules proches des vaisseaux phloémiens sont beaucoup plus ponctionnées que celles de l'épiderme ou du mésophylle, ce qui indiquerait que la recherche du phloème s'effectue par échantillonnage et que le puceron est capable de reconnaître la composition chimique des différents types de cellules rencontrées. Les aphides sont sensibles à certains types de composés qui jouent le rôle soit de stimulants, soit de composés inhibiteurs ou anti-appétants.

Parmi les composés internes présentés ci-après, seuls des inhibiteurs de protéases

(IP) et des lectines ont été identifiés dans la sève phloémienne de la plante qui est l'aliment des pucerons (Kehr, 2006).

Métabolites secondaires

Les métabolites secondaires sont des molécules qui, chez la plante, ont une fonction défensive induite ou constitutive et n'interviennent pas directement dans les processus de croissance et de développement et représentent de 1 à 3 % de la matière sèche (Harbone, 1993).

Les glycoalcaloïdes (GA) constituent un groupe important de métabolites secondaires produits par les Solanaceae (Vaananen *et al.*, 2000). Chez la pomme de terre, les GA sont synthétisés principalement dans les feuilles où ils s'accumulent, mais ils sont également présents, en moindre proportion, dans les tubercules (Lachman *et al.*, 2001). Ils sont considérés comme toxiques pour la santé humaine à des seuils de 20 mg/100 g de poids frais de tubercule (Friedman et McDonald, 1997). C'est pourquoi, la faible teneur en alcaloïdes a été privilégiée lors de programmes de sélection dans le cadre de l'amélioration génétique des Solanaceae afin d'atteindre des taux de 2 à 10 mg/100 g de poids frais (Esposito *et al.*, 2002).

La solanine et la chaconine représentent plus de 95 % des GA chez *S. tuberosum* (Lachman *et al.*, 2001). Les GA exercent des effets répulsifs (antixénose) ou toxiques (antibiose) sur certains ravageurs et présentent donc un intérêt évident lorsqu'ils ne sont synthétisés que dans les feuilles (Rangarajan *et al.*, 2000).

In planta, des teneurs élevées en GA foliaires semblent inefficaces vis-à-vis des pucerons *M. persicae* et *Aulacorthum solani* (Flanders *et al.*, 1992) alors qu'*in vitro* certains GA présentent des effets toxiques pour *M. euphorbiae* (Güntner *et al.*, 2000) et *M. persicae* (Fragoyiannis *et al.*, 1998).

Inhibiteurs de protéases

Les plantes contiennent parfois de grandes quantités d'IP dans la sève phloémienne (Kehr, 2006). Ceux-ci peuvent se lier aux protéases digestives des insectes pour former des complexes stables et ainsi inhiber leur activité. Les hémiptères utilisent essentiellement des protéases à cystéines (Wolfson et Murdock, 1990).

Bien qu'il existe des activités protéasiques dans les structures digestives des pucerons, celles-ci sont faibles (Deraison *et al.*, 2004) et, à ce jour, aucune preuve

n'a pu être apportée quant à l'existence de protéases digestives chez ces insectes. Les protéines ingérées seraient très peu hydrolysées et les protéines seraient capables de traverser l'épithélium digestif (Azzouz *et al.*, 2005). Ainsi, Rahbé *et al.* (2003b) décrivent le passage d'IP dans l'hémolymphe des pucerons.

Strictement phloémophage, les pucerons prélèvent une partie des acides aminés dans le flux de sève, les bactéries endosymbiotiques assurant par néosynthèse le complément en acides aminés essentiels. Ainsi, il paraît peu probable que les IP aient un effet sur ces insectes (Haq *et al.*, 2004). Cependant, quelles que soient les cibles et les modalités d'action, différents travaux rapportent des effets aphicides de l'oryzacystatine I, un IP à cystéines (Rahbé *et al.*, 2003a) et d'un inhibiteur de sérine protéase à affinité trypsique et chymotrypsique du pois (Rahbé *et al.*, 2003b).

Lectines

Les lectines sont une classe de protéines possédant au moins un domaine non catalytique qui se lie de manière spécifique et réversible aux mono- ou oligosaccharides (Carlini et Grossi-de-Sa, 2002). Cette liaison provoque l'agglutination des cellules ou la précipitation des glycoconjugués. Chez les plantes supérieures, elles jouent essentiellement un rôle de défense naturelle et sont concentrées plus particulièrement dans les tissus de réserve, mais aussi dans les racines, les feuilles et la tige (Van Damme *et al.*, 1997). Le mode d'action précis des lectines dans l'insecte demeure inconnu (Carlini et Grossi-de-Sa, 2002). La concanavaline A, une lectine spécifique de glucose/mannose de *Canavalia ensiformis*, a un impact négatif sur les performances de *M. persicae* (Gatehouse *et al.*, 1999) et d'*Acyrtosiphon pisum* (Sauvion *et al.*, 2004) lorsqu'elle est administrée dans des diètes artificielles ou exprimée *in planta* chez des lignées de pommes de terre transgéniques.

Il y a quelques années, le débat des OGM et de l'utilisation des lectines est arrivé sur le devant de la scène publique à cause des effets négatifs supposés sur les ennemis naturels des insectes se nourrissant de ravageurs intoxiqués par des lectines et de certaines recherches démontrant les effets négatifs d'OGM exprimant une lectine sur la croissance de rats de laboratoire (Ewen et Pusztai, 1999). Couty *et al.* (2002) ont depuis montré que la lectine de perce-neige, *Galanthus nivalis* agglutinine, n'a aucun effet sur la mortalité et sur les performances d'apprentissage des

hyménoptères, bien qu'un effet indirect sur le développement des parasitoïdes de pucerons *A. ervi* et *Aphelinus abdominalis* soit dû à la réduction de taille et/ou à la mortalité précoce des pucerons. Cette lectine n'a pas d'effet délétère sur *A. bipunctata* (Down *et al.*, 2003).

Facteurs de résistance

Aucun gène de résistance n'a été décrit dans le genre *Solanum* ; seul le gène *Mi-1* provenant d'une espèce sauvage de tomate et induisant une résistance au puceron *M. euphorbiae*, à deux espèces d'aleurodes et à trois espèces de nématodes *Meloidogyne spp.*, a été cloné au sein de la famille des Solanacées (Kaloshian et Walling, 2005 ; Martinez de Ilarduya *et al.*, 2003). Ce gène de type NBS/LRR est spécifique de certains clones de *M. euphorbiae* vis-à-vis desquels il induit une antixénose phloémienne (Goggin *et al.*, 2001). La résistance semble être de type gène pour gène comme pour la résistance aux pathogènes (Kaloshian et Walling, 2005).

Salive et éliciteurs

Enfin, la salive des insectes joue un rôle primordial dans les relations entre la plante et l'insecte. Des éliciteurs de réactions de défense ont été identifiés dans la salive de chenilles de plusieurs espèces de Lépidoptères. On retrouve le β -glucosidase dans la salive de *Pieris brassicae* L. (Mattiacci *et al.*, 1995), le glucose oxydase dans la salive de *Helicoverpa zea* (Eichenseer *et al.*, 1999) et la volicitine dans la salive de *Spodoptera exigua* Hübner (Alborn *et al.*, 1997). À ce jour, aucun éliciteur n'a été identifié dans la salive des pucerons. Cependant, il a été montré que des plants de pomme de terre infestés par des pucerons se défendaient différemment que des plantes blessées mécaniquement par de simples aiguilles (Harmel *et al.*, 2007). Il paraît donc tout à fait intéressant d'investiguer le protéome de la salive du puceron *M. persicae* à la recherche d'un éliciteur des réactions de défense (Francis *et al.*, 2006 ; Harmel *et al.*, 2008). Des enzymes intervenant certainement dans la détoxification des défenses de la plante ont été

identifiés chez *Schizaphis graminum*, *A. pisum* et *M. persicae* par Cherqui et Tjallingii (2000), leur rôle devant encore être précisé. L'identification chez le puceron d'un composé salivaire induisant les défenses naturelles de la plante ouvrirait une nouvelle piste de développement de moyens de lutte alternatifs.

Chitinases

Chez les insectes, la chitine est un composé majeur de la cuticule et de la matrice péritrophique et joue le rôle d'un composé structural dynamique et protecteur. Chez ces invertébrés, les processus de croissance et de métamorphose dépendent de leur capacité à lyser puis resynthétiser les structures contenant de la chitine. L'importance de la chitine dans le développement de l'insecte conjuguée à l'absence de polymères de chitine chez les vertébrés a conduit les chercheurs à considérer son métabolisme comme cible potentielle de molécules insecticides. Ainsi, Fitches *et al.* (2004) ont montré que la chitinase synthétique de *Lacanobia oleracea*, la noctuelle de la tomate, était toxique pour cet insecte par administration orale. En revanche, une chitinase du coléoptère chrysomélide *Phaedon cochleariae* et une chitinase de la bactérie *Serratia marcescens*, respectivement délivrée *in planta* et *in vitro*, conduisent à une réduction de la mortalité larvaire et une augmentation du taux intrinsèque d'accroissement naturel des populations de *M. persicae* (Saguez *et al.*, 2005). Cependant, la stratégie des chitinases n'en demeure pas moins une cible d'intérêt. En effet, le test d'inhibiteurs de chitinase de différentes natures et structures a montré de puissants effets aphicides de certains d'entre eux en provoquant de très fortes mortalités larvaires des pucerons intoxiqués (Saguez *et al.*, 2006).

Perturbation de l'hormone juvénile

L'hormone juvénile a pour principales fonctions d'assurer le maintien des caractères juvéniles lors des mues larvaires et de stimuler la maturation du système reproducteur chez l'insecte adulte. Dès

lors, la perturbation des fonctions de cette hormone permettrait d'entraîner certaines modifications létales lors du développement de l'insecte et, de cette manière, pourrait contribuer au contrôle des pucerons. Une des possibilités porte sur une enzyme clé de la biosynthèse de l'hormone juvénile : la farnésyl diphosphate synthase (Kikuchi *et al.*, 2001). Une étude visant à inhiber la biosynthèse de cette hormone est actuellement en cours chez le puceron (Vandermoten *et al.*, 2008).

Conclusion

Comme on peut s'en rendre compte, les alternatives basées sur la physiologie de l'interaction entre pucerons et pommes de terre sont nombreuses, certaines semblant plus réalistes et prometteuses que d'autres, leur étude n'étant pas au même niveau d'avancement. Les défenses végétales sont constituées par les substances volatiles, les facteurs physicochimiques de surface, les composés internes et les facteurs de résistance. Tous ces composés présentent une activité aphicide le plus souvent seulement en conditions artificielles (tests *in vitro*). Des stratégies ciblant la chitinase et l'hormone juvénile des pucerons et visant à étudier le contenu de leur salive sont actuellement en cours de développement. Il ne faut pas oublier que pour pouvoir être un jour commercialisé, un produit aphicide doit, en plus de son efficacité, répondre à de nombreux critères toxicologiques comme l'impact sur les organismes non ciblés puisque certains de ces organismes peuvent être utilisés comme auxiliaires de lutte. La lutte, basée sur l'utilisation de molécules issues des biotechnologies, ne constituera pas l'unique moyen de lutte en agriculture mais devra plutôt être considérée comme une stratégie de lutte à utiliser de manière raisonnée avec d'autres moyens déjà existants. ■

Remerciements

Nicolas Harmel est financé par une bourse des Fonds pour la formation à la Recherche dans l'industrie et dans l'agriculture (FRIA), Belgique. Les auteurs remercient le Fond national pour la recherche scientifique (FNRS), Belgique (FRFC numéros 2.4.561.06 et 2.4.586.04).

Références

- Alborn T, Turlings TCJ, Jones TH, *et al.* An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science* 1997 ; 276 : 945-9.
- Avé DA, Gergoy P, Tingey WM. Aphid repellent sesquiterpenes in glandular trichomes of *Solanum berthaultii* and *Solanum tuberosum*. *Entomol Exp Appl* 1987 ; 44 : 131-8.
- Azzouz H, Campan EDM, Cherqui A, *et al.* Potential effects of plant protease inhibitors, oryzacystatin I and soybean Bowman-Birk inhibitor, on the aphid parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera, Braconidae). *J Insect Physiol* 2005 ; 51 : 941-51.
- Carlini CR, Grossi-de-Sa MF. Plant toxic proteins with insecticidal properties. A review on their potentialities as bio-insecticides. *Toxicon* 2002 ; 40 : 1515-9.
- Cherqui A, Tjallingii WF. Salivary proteins of aphids, a pilot study on identification, separation and immunolocalisation. *J Insect Physiol* 2000 ; 46 : 1177-86.
- Couty A, Jouanin L, Pham Deleugue MH. Impact de protéines d'origine végétale exprimées dans des plantes transgéniques sur des insectes pollinisateurs et auxiliaires. In: Regnault-Roger C, Philogène B, Vincent C, eds. *Biopesticides d'origine végétale*. Paris : Lavoisier, 2002.
- Deraison C, Darboux I, Duportets L, *et al.* Cloning and characterization of a gut specific cathepsin L from the aphid *Aphis gossypii*. *Insect Mol Biol* 2004 ; 13 : 165-7.
- Devonshire AL, Field LM, Foster SP, *et al.* The evolution of insecticide resistance in the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1998 ; 353 : 1677-84.
- Down RE, Ford L, Woodhouse SD, *et al.* Tritrophic interactions between transgenic potato expressing snowdrop lectin (GNA), an aphid pest (peach-potato aphid; *Myzus persicae* (Sulz.)) and a beneficial predator (2-spot ladybird; *Adalia bipunctata* L.). *Transgenic Res* 2003 ; 12 : 229-31.
- Du Y, Poppy GM, Powell W, *et al.* Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *J Chem Ecol* 1998 ; 24 : 1355-62.
- Duvauchelle S, Dubois L. Évolution sanitaire des cultures de pommes de terre en 1997 : l'épidémie de mildiou la plus virulente depuis 1981 : betteraves et pommes de terre (1997 potato crops-health review: the harshest outbreaks of late blight since 1981). *Phytoma Def Veg* 1997 ; 502 : 24-6.
- Eichenseer H, Mathews MC, Bi JL, *et al.* Salivary glucose oxidase: multifunctional roles for *Helicoverpa zea*?. *Arch Insect Biochem Physiol* 1999 ; 42 : 99-109.
- Eigenbrode SD, Ding H, Shiel P, *et al.* Volatiles from potato plants infected with potato leaf roll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 2002 ; 269 : 455-60.
- Esposito F, Fogliano V, Cardi T, *et al.* Glycoalkaloid content and chemical composition of potatoes improved with non-conventional breeding approaches. *J Agr Food Chem* 2002 ; 50 : 1553-61.
- Ewen SWB, Pusztai A. Effect of diets containing genetically modified potatoes expressing *Galanthus nivalis* lectin on rat small intestine. *Lancet* 1999 ; 354 : 1353-4.
- Fitches E, Wilkinson H, Bell H, *et al.* Cloning, expression and functional characterisation of chitinase from larvae of tomato moth (*Lacanobia oleracea*): a demonstration of the insecticidal activity of insect chitinase. *Insect Biochem Molec* 2004 ; 34 : 1037-50.
- Flanders KL, Hawkes JG, Radcliffe EB, *et al.* Insect resistance in potatoes: sources, evolutionary relationships, morphological and chemical defenses, and ecogeographical associations. *Euphytica* 1992 ; 61 : 83-91.
- Foster SP, Young S, Williamson MS, *et al.* Analogous pleiotropic effects of insecticide resistance genotypes in peach-potato aphids and houseflies. *Heredity* 2003 ; 91 : 98-106.
- Fragoyiannis DA, McKinlay MG, Mello JFPD. Studies of the growth, development and reproductive performance of the aphid shape *Myzus persicae* on artificial diets containing potato glycoalkaloids. *Entomol Exp Appl* 1998 ; 88 : 59-66.
- Francis F, Lognag G, Haubruge E. Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases: (E)- β -farnesene an effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *J Chem Ecol* 2004 ; 30 : 741-5.
- Francis F, Martin T, Lognag G, *et al.* Role of (E)- β -farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae. *Eur J Entomol* 2005 ; 102 : 431-6.
- Francis F, Harmel N, De Pauw E, Haubruge E. Proteomic approach to investigate aphid-plant interactions. *J Insect Sci* 2006 ; 6 : 20-1.
- Friedman M, McDonald GM. Potato glycoalkaloids: chemistry, analysis, safety, and plant physiology. *Crit Rev Plant Sci* 1997 ; 16 : 55-62.
- Gatehouse AMR, Davison GM, Stewart JN, *et al.* Concanavalin A inhibits development of tomato moth (*Lacanobia oleracea*) and peach-potato aphid (*Myzus persicae*) when expressed in transgenic potato plants. *Mol Breed* 1999 ; 5 : 153-5.
- Gibson RW, Pickett JA. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature* 1983 ; 302 : 608-9.
- Goggin FL, Williamson VM, Ullman DE. Variability in the response of *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) to the tomato resistance gene *Mi*. *Environ Entomol* 2001 ; 30 : 101-6.
- Güntner C, Vazquez A, Gonzalez G, *et al.* Effect of *Solanum* glycoalkaloids on potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*: part II. *J Chem Ecol* 2000 ; 26 : 1113-21.
- Haq SK, Atif SM, Khan RH. Protein proteinase inhibitor genes in combat against insects, pests, and pathogens: natural and engineered phytoprotection. *Arch Biochem Biophys* 2004 ; 431 : 145-9.
- Harborne JB. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Londres : Academic Press, 1993.
- Harmel N, Almohamad R, Fauconnier ML, *et al.* Role of terpenes from aphid infested potato as indirect defence on *Episyrphus balteatus* behaviour. *Insect Sci* 2007 ; 14 : 57-63.
- Harmel N, Létocart E, Cherqui A, *et al.* Diversity of aphid salivary proteins: a proteomic investigation on *Myzus persicae*. *Insect Mol Biol* 2008 ; 17(2) : 165-74.
- Hildebrand D, Brown GC, Jackson DM, *et al.* Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. *J Chem Ecol* 1993 ; 19 : 1875-7.

- Huang HC, Harper AM, Kokko EG, *et al.* Aphid transmission of *Verticillium albo-atrum* to alfalfa. *Can J Plant Pathol* 1983 ; 5 : 141-7.
- Kaloshian I, Walling LL. Hemipterans as plant pathogens. *Annu Rev Phytopathol* 2005 ; 43 : 491-521.
- Kehr J. Phloem sap proteins: their identities and potential roles in the interaction between plants and phloem-feeding insects. *J Exp Bot* 2006 ; 57 : 767-74.
- Kennedy JS, Day MF, Eastop VF. A conspectus of aphids as vectors of plant viruses. *New Phytol* 1963 ; 62 : 113-4.
- Kikuchi K, Hirai M, Shiotsuki T. Molecular cloning and tissue distribution of farnesyl pyrophosphate synthase from the silkworm *Bombyx mori*. *J Insect Biotech Sericol* 2001 ; 70 : 167-82.
- Lachman J, Hamouz K, Orsák M, Pivec V. Potato glycoalkaloids and their significance in plant protection and human nutrition. *Series Rostlinná Výroba* 2001 ; 47 : 181-91.
- Martinez de Ilarduya O, Xie QG, Kaloshian I. Aphid-induced defense responses in *Mi-1*-mediated compatible and incompatible tomato interactions. *Mol Plant Microbe In* 2003 ; 16 : 699-708.
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus MA. β -glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host searching parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci USA* 1995 ; 92 : 2036-40.
- Miles PW. The responses of plants to the feeding of *Aphidoidea*: principles. In : Minks AK, Harrewijn P, eds. *Aphids, their biology, natural enemies and control*. Amsterdam (The Netherlands) : Elsevier, 1989.
- Neal JJ, Tingey WM, Steffens JC. Sucrose esters of carboxylic acids in glandular trichomes of *Solanum berthaultii* deter settling and probing by the green peach aphid. *J Chem Ecol* 1990 ; 16 : 487-97.
- Ninkovic V, Al Abassi S, Pettersson J. The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behaviour. *Biol Control* 2001 ; 21 : 191-5.
- Paré PW, Tumlinson JH. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol* 1999 ; 121 : 325-32.
- Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, *et al.* The chemical ecology of aphids. *Annu Rev Entomol* 1992 ; 37 : 67-90.
- Powell G, Tosh CR, Hardie J. Host plant selection by aphids: behavioral, evolutionary and applied perspectives. *Annu Rev Entomol* 2006 ; 51 : 309-30.
- Rahbé Y, Deraison C, Bonadé-Bottino M, *et al.* Effects of the cysteine protease inhibitor oryzacystatin (OC-1) on different aphids and reduced performance of *Myzus persicae* on OC-1 expressing transgenic oilseed rape. *Plant Sci* 2003 ; 164 : 441-50.
- Rahbé Y, Ferrasson E, Rabesona H, Quillien L. Toxicity to the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* of anti-chymotrypsin isoforms and fragments of Bowman-Birk protease inhibitors from pea seeds. *Insect Biochem Molec* 2003 ; 33 : 299-306.
- Rangarajan A, Miller AR, Veilleux RE. Leptine glycoalkaloids reduce feeding by Colorado potato beetle in diploid *Solanum* sp. hybrids. *J Am Soc Hortic Sci* 2000 ; 125 : 689-93.
- Saguez J, Hainez R, Cherqui A, *et al.* Unexpected effects of chitinases on the peach-potato aphid (*Myzus persicae* Sulzer) when delivered via transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* Linné) and *in vitro*. *Transgenic Res* 2005 ; 14 : 57-67.
- Saguez J, Dubois F, Vincent C, *et al.* Differential aphicidal effects of chitinase inhibitors on the polyphagous homopteran *Myzus persicae* (Sulzer). *Pest Manag Sci* 2006 ; 62 : 1150-4.
- Sauvion N, Charles H, Febvay G, Rahbé Y. Effects of jackbean lectin (ConA) on the feeding behaviour and kinetics of intoxication of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomol Exp Appl* 2004 ; 110 : 31-4.
- Schoonhoven LM, Jermy T, Van Loon JJA. *Insect-Plant Biology*. London : Chapman & Hall, 1998.
- Storer JR, Powell G, Hardie J. Settling responses of aphids in air permeated with non-host plant volatiles. *Entomol Exp Appl* 1996 ; 80 : 76-8.
- Tingey WM, Laubengayer JL. Defense against the green peach aphid and potato leafhopper by glandular trichomes of *Solanum berthaultii*. *J Econ Entomol* 1981 ; 74 : 721-5.
- Tjallingii WF, Hogen Esch TH. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiol Entomol* 1993 ; 18 : 317-8.
- Vallejo RL, Collins WW, Schiavone RD. Genetics and incorporation of glandular trichomes and polyphenol oxidase activity into an advanced *Solanum phureja*-*S. stenotomum* diploid potato population. *J Am Soc Hortic Sci* 1994 ; 119 : 824-8.
- Vaananen T, Kuronen P, Pehu E. Comparison of commercial solid-phase extraction sorbents for the sample preparation of potato glycoalkaloids. *J Chromatogr A* 2000 ; 869 : 301-5.
- Van Damme EJM, Peumans WJ, Pusztai A, Bardocz S. *Handbook of plant lectins: properties and biochemical applications*. Chichester (Grande-Bretagne) : John Wiley and Sons Ltd, 1997.
- Vander moten S, Charloteaux B, Santini S, *et al.* Characterization of a novel aphid prenyltransferase displaying dual geranyl/farnesyl diphosphate synthase activity. *FEBS Lett* 2008 ; 582 : 1928-34.
- Wolfson JL, Murdock LL. Diversity in digestive proteinase activity among insects. *J Chem Ecol* 1990 ; 16 : 1089-102.
- Ying SH, Feng MG, Xu ST. Field efficacy of emulsifiable suspensions of *Beauveria bassiana* conidia for control of *Myzus persicae* population on cabbage. *Chin J Appl Ecol* 2003 ; 14 : 545-8.