

## La résistance du maïs aux insectes phytophages : une question de molécules

Bernard Jean Ruffier Philogène, John Thor Arnason

Les plantes ont réalisé leur évolution en bonne partie grâce à la présence de molécules qui peuvent efficacement éloigner de nombreuses espèces de phytophages ou limiter sensiblement leurs effets destructeurs. Chez certaines espèces végétales, la présence de molécules toxiques représente par ailleurs un véritable danger pour l'espèce humaine, notamment la strychnine ou la nicotine. La sélection de végétaux comestibles tant pour l'homme que pour les animaux a produit des variétés de plantes cultivées qui peuvent être particulièrement vulnérables aux insectes phytophages. Face aux problèmes de résistance qui limitent considérablement l'utilisation des insecticides de synthèse, et face à la contamination de l'environnement par ces mêmes substances, il est nécessaire de se tourner vers des méthodes de lutte moins controversées.

À cet égard, la résistance variétale des plantes cultivées vis-à-vis des espèces phytophages peut sans doute être mieux exploitée, dans un contexte de lutte intégrée, pour réduire sensiblement l'usage des produits chimiques. Le maïs nous offre l'exemple d'une espèce cultivée

importante qui possède les molécules capables d'intervenir contre bon nombre de ses ennemis naturels. Cette résistance biochimique a contribué historiquement à la protection des plantes et des graines contre les ravageurs ; ce n'est que tout récemment que la sélection pour le seul rendement, sans suffisamment de considération pour la résistance aux ennemis naturels de la plante, a créé des problèmes majeurs de dégâts d'insectes. Nous examinerons ici la nature des molécules concernées et leurs effets contre les principaux insectes phytophages attaquant cette graminée.

### Le maïs

Il y a actuellement une vingtaine d'espèces végétales cultivées qui contribuent de façon significative à l'alimentation humaine. Avec le riz et le blé, le maïs est une des trois premières denrées les plus cultivées dans le monde, sa production annuelle étant de l'ordre de 500 millions de tonnes. Graminée dont l'utilisation a longtemps été exclusivement consacrée à l'alimentation humaine, eu égard à ses propriétés d'aliment énergétique riche en protéines, glucides et lipides, le maïs se cultive aussi bien sous les tropiques que dans les climats tempérés [1]. Très utilisée de nos jours dans l'alimentation des animaux, il constitue également une excellente matière première pour l'industrie (papier, combustibles, colles, textiles, produits pharmaceutiques, savonnerie, etc.) [2].

On voit donc l'importance qu'il y a de protéger cette plante au cours de sa croissance afin d'assurer un rendement maximum, tout en assurant un entreposage efficace de la récolte souvent sujette à des altérations dues aux insectes et aux micro-organismes.

### Les insectes nuisibles au maïs

On a recensé environ 90 espèces d'insectes phytophages qui s'attaquent au maïs à des degrés divers [3]. Ces ravageurs se retrouvent aussi bien chez les lépidoptères, les coléoptères et les hémiptères que chez les orthoptères. Toutes les parties de la plante sont susceptibles d'être attaquées.

Les plus importants ravageurs du maïs sont associés aux racines, à la tige, aux épis et aux grains. Les observations rapportées ici se concentreront sur la chrysomèle de l'ouest (*Diabrotica virgifera virgifera* Leconte), un coléoptère se nourrissant des racines, sur la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis* Hübner) qui se développe dans la tige, sur le charançon (*Sitophilus zeamais* Motsch) et sur le grand capucin (*Prostephanus truncatus* Horn), deux ravageurs importants du maïs entreposé (épis et grains).

Afin de souligner l'importance de ces espèces, mentionnons que l'on estime généralement à un milliard de dollars les pertes et les coûts attribuables à la seule chrysomèle de l'ouest aux États-Unis [4].

B.J.R. Philogène, J.T. Arnason : Département de biologie, Université d'Ottawa, 550 Cumberland, Ottawa, Canada K1N 6N5.

Tirés à part : B.J.R. Philogène



## Profil phytochimique et résistance variétale

Bien qu'on puisse remonter très loin dans les diverses publications pour trouver des exemples de ce qu'il est convenu d'appeler aujourd'hui l'écologie chimique, c'est sans doute à De Candolle [5] que l'on doit une première caractérisation des plantes à partir des composés chimiques qu'elles contiennent. Depuis le début du XX<sup>e</sup> siècle, plusieurs contributions ont enrichi nos connaissances des relations plantes-insectes et le rôle que peuvent avoir les composés chimiques endogènes dans la résistance de la plante aux phytophages. Mentionnons, entre autres, les travaux de Verschaffelt [6], Painter [7] et Dethier [8] dans la première moitié de notre siècle.

On a assisté depuis à une véritable avalanche de recherches et publications sur le profil phytochimique des plantes, le comportement des insectes phytophages face aux molécules d'origine végétale et la signification de ces relations plantes-herbivores pour l'agriculture [9]. Non seulement on connaît aujourd'hui le type de molécules ayant un rôle particulier dans la protection des plantes, mais on comprend mieux les stratégies utilisées par les phytophages pour faire face à cet arsenal de substances phénoliques, alcaloïdes ou autres.

L'utilisation du maïs par la population de l'Amérique centrale au cours des siècles a conduit, par sélection naturelle et intervention sélective des utilisateurs, à toute une gamme de variétés qui diffèrent autant par leur taille, leur vitesse de croissance, la forme de leurs épis, la couleur et la dureté de leurs grains que par leurs caractéristiques biochimiques. Le CIMMYT (Centre international pour l'amélioration du maïs et du blé), situé au Mexique, possède une des meilleures collections de plasmas germinatifs de maïs, chaque variété et lignée ayant son profil phénotypique et biochimique particulier. C'est dans ce matériel biologique unique que nous avons trouvé les gènes de résistance aux insectes.

## Les acides hydroxamiques

Les acides hydroxamiques (figure 1) [10] sont les facteurs de résistance les mieux

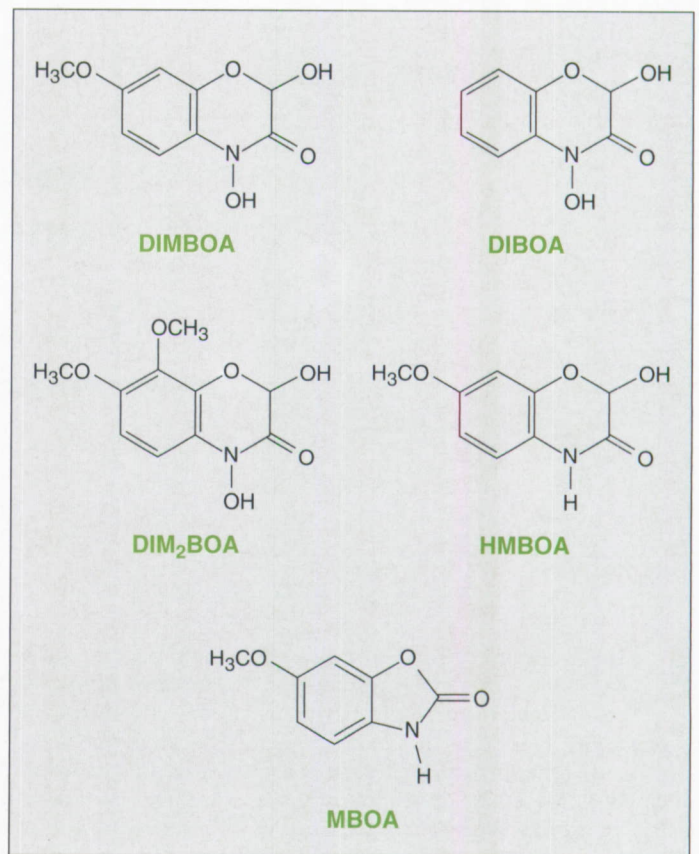


Figure 1. Les acides hydroxamiques caractéristiques des graminées et, en particulier, du maïs.

Figure 1. Hydroxamic acids characteristic of Graminae and, in particular, of maize.

### Encadré 1.

#### Effets des acides hydroxamiques (DIMBOA et MBOA) sur la chrysomèle de l'ouest, *Diabrotica virgifera virgifera* Leconte

1. Les acides hydroxamiques et leurs dérivés sont concentrés dans le cortex des racines, lieu où les larves de chrysomèle se nourrissent.
2. Il y a une corrélation positive entre les différentes concentrations de DIMBOA dans les racines des lignées de maïs étudiées et dans leurs feuilles.
3. En application externe, tant le DIMBOA que le MBOA provoquent la mort des larves de chrysomèle placées sur des racines de maïs. Cet effet est probablement dû à une double action d'anti-appétence et de toxicité.
4. Les larves qui se nourrissent sur une variété à forte concentration en DIMBOA dans les racines (ITR 3872) se transforment en adultes de taille réduite.
5. Les résultats obtenus à partir de sept lignées de maïs à niveaux variables d'acides hydroxamiques indiquent une corrélation significative entre tous les paramètres de développement larvaire de la chrysomèle et les niveaux d'acides hydroxamiques dans les racines, ce qui suggère une contribution de ces acides à la résistance du maïs aux chrysomèles.

Effects of hydroxamic acids (DIMBOA and MBOA) on the western corn root-worm, *Diabrotica virgifera virgifera* (Leconte)



connus et sont présents dans le maïs, le blé et d'autres graminées sous forme de 2-D-B-glucosides. Lorsque la plante est endommagée – par exemple lors d'une attaque par des insectes – la forme glucoside subit une hydrolyse enzymatique qui produit un aglucone. Le principal aglucone du maïs est le 2,4-dihydroxy-7-méthoxy-(2H)-1,4-benzoxazine-3(4H)-one, généralement connu sous le nom de DIMBOA. La décomposition de ce dernier est spontanée et donne le 6-méthoxybenzoxazolinine (MBOA), ainsi que de l'acide formique.

On trouve généralement une plus forte concentration d'acides hydroxamiques dans les racines que dans la tige ou les feuilles. De plus, la concentration varie avec l'âge de la plante : elle est plus élevée dans les parties les plus jeunes. La concentration totale des acides hydroxamiques et de leurs glucosides peut dépasser 1 % du poids sec de la plante [11].

Les conditions du milieu, comme la température et la photopériode, peuvent influencer les concentrations en acides hydroxamiques dans la plante, mais les résultats obtenus sont parfois opposés : une température basse peut aussi bien correspondre à une concentration faible dans les racines du maïs et à une concentration élevée dans les parties aériennes d'une plante comme le blé [12, 13].

La teneur en acides hydroxamiques semble aussi être fonction de l'origine géographique de la population de maïs considérée. Une étude détaillée de 37 lignées provenant de latitudes différentes et d'une série de races indigènes du Mexique adaptées à différentes altitudes a démontré que la teneur en DIMBOA et, par le fait même, la résistance de la plante aux attaques de la pyrale du maïs sont inversement reliées à la latitude et l'altitude [14]. Ce phénomène s'explique par le fait que, dans les régions à basse altitude des tropiques, il s'est produit une sélection favorisant les plantes bien protégées contre cet insecte.

Le rôle du DIMBOA et du MBOA dans la résistance du maïs a été particulièrement étudié vis-à-vis de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis*, insecte qui passe la majorité de sa vie larvaire à l'intérieur de la tige [14, 15]. Les larves de ce pyralidé, en présence du DIMBOA lié à leur régime alimentaire, ont une mortalité plus élevée, un développement plus lent, un poids larvaire et pupal plus faible, et se transforment en adultes moins féconds [15]. Des études effectuées par notre

équipe ont démontré que le DIMBOA est inhibiteur de la chimotrypsine et qu'il réduit la capacité des larves à digérer, alors que le MBOA diminue l'efficacité de conversion des aliments digérés [16]. On doit cependant noter que d'autres lépidoptères peuvent réagir différemment en présence des acides

hydroxamiques. Ainsi, *Diatraea grandiosella* Dyar ne semble pas affecté alors que *Spodoptera eridania* Smith est stimulé par la présence du DIMBOA [17, 18].

Récemment, nous avons découvert les effets des acides hydroxamiques sur la chrysomèle de l'ouest [19] et nous avons pu les caractériser (*encadré 1*).

## Summary

### Maize resistance to phytophagous insects: a question of molecules

B.J.R. Philogène, J.T. Arnason

*Plants are characterized by the presence of chemical compounds that can effectively limit the damage caused by phytophagous organisms. Cultivated plants have to be protected from insects by insecticides, which may create environmental problems. It is therefore desirable to better characterize and exploit the phytochemical profile of cultivated plants and to minimize the use of insecticides and optimize food production.*

*Corn (Zea mais) is one of the most important crops currently used by mankind both as a food source and as raw material for industrial purposes. It is subjected to the attack of about 90 phytophagous insect species and particularly the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hübner, the corn root-worm *Diabrotica virgifera virgifera* Leconte, the corn weevil *Sitophilus zeamais* Motsch, and the large grain borer *Prostephanus truncatus* Horn. With the participation of CIMMYT, we have characterized several lines and varieties of corn for phytochemical properties which can be exploited to limit damage by the above-mentioned insects. Naturally occurring hydroxamic acids and phenolic acids have been found to be particularly efficient as a means of reducing the reproductive potential of, and consequently the damage done by, phytophagous insects.*

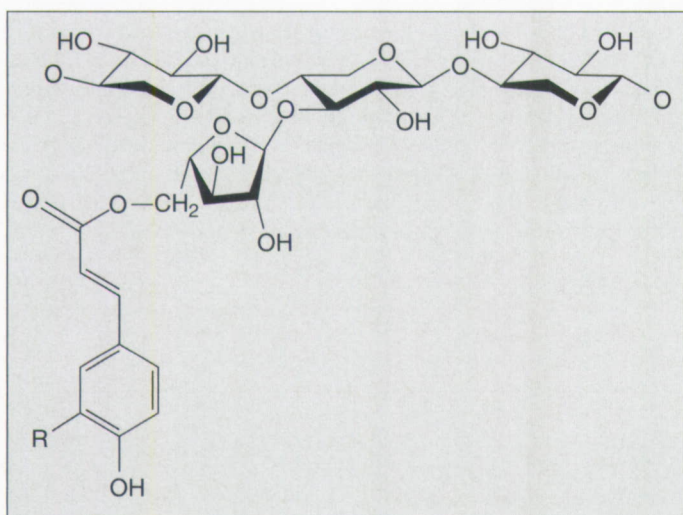
*Hydroxamic acids are present in higher concentrations in the roots than in the stem or leaves of corn, reaching over 10% of the total dry weight of the plant. The concentration varies with lines and varieties but also according to altitudes and latitudes. Two compounds DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-(2H)-1,4-benzoxazine-3(4H)-one), and MBOA (6-methoxybenzoxazolinine) are particularly active against the European corn borer and the corn root-worm.*

*Phenolic acids are present in the leaves, stems, and seeds of corn, either as free molecules or bound to the cell wall. Two acids, (E)-ferulic and p-coumaric, are efficient as anti-feedants, particularly against seed eaters such as the corn weevil and the large grain borer. Their deterrent effects act both at the physical (grain hardness) and physiological level.*

*Selection of corn and other plant varieties which possess allelochemicals capable of limiting insect damage will no doubt permit a better integrated control and an environmentally acceptable approach to crop cultivation and pest control.*

*Cahiers Agricultures 1995 ; 4 : 85-90.*





**Figure 2.** Configuration moléculaire d'un acide hydroxamique conjugué tel qu'il est présent dans la paroi cellulaire du maïs.

**Figure 2.** Molecular structure of a conjugated hydroxamic acid as it occurs in the cell wall of maize.

La présence du DIMBOA dans le régime alimentaire de la pyrale a aussi des effets sur l'endoparasitoïde de cette dernière, l'hyménoptère Ichneumoïde *Diadegma terebrans* Gravenhorst, soit le prolongement du développement et la réduction du poids des adultes du parasite, mais un pourcentage plus élevé de parasitisme des larves de pyrale élevées sur milieu nutritif contenant du DIMBOA (28 à 41 %). Ce dernier résultat indique que la résistance variétale et la lutte biologique peuvent très bien être compatibles.

## Les acides phénoliques

Les composés phénoliques forment le deuxième groupe de substances qui contribuent à la résistance du maïs. La biosynthèse des composés phénoliques est l'un des plus importants changements qui se sont opérés au cours de l'évolution des plantes [20] ; il s'agit de composés phénoliques proprement dits ayant un phénol monocyclique et un groupe acide carboxylique ( $C_6-C_x-COOH$ ) [21]. On retrouve dans les feuilles, la tige et les grains de maïs, des composés phénoliques, particulièrement les acides hydrocinnamiques, comme l'acide férulique et l'acide p-coumarique, qui ont tous deux retenu l'attention des chercheurs à cause de leurs propriétés antiphytophages. Ces acides peuvent être soit sous forme libre soit intimement liés à la paroi cellulaire. Les acides libres sont, en général, moins abondants que ceux qui sont associés à

des sucres par des liaisons ester. La farine de maïs contient 5,3 % de phénoliques libres et 25,5 % d'acides phénoliques conjugués solubles ; le reste est sous forme de phénoliques liés à l'arabinoxylan de la paroi [22] (figure 2).

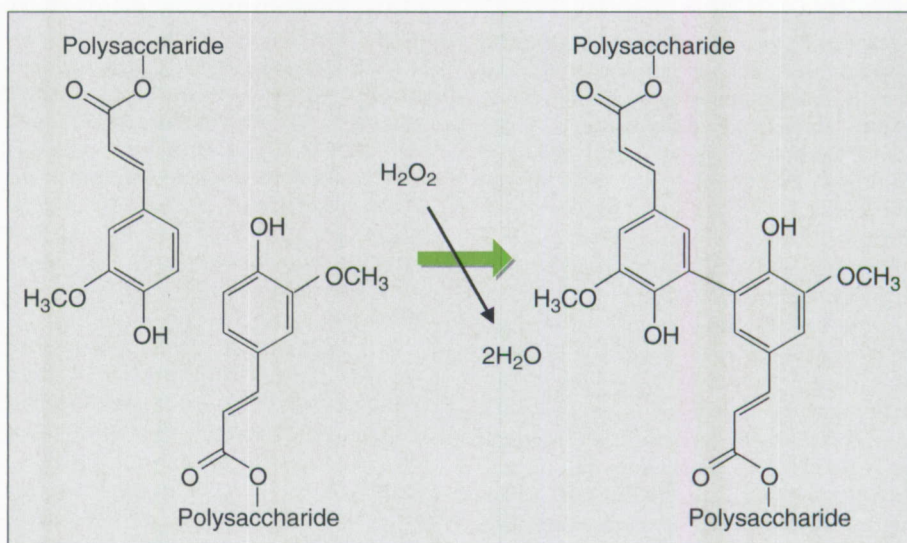
Les réactions des insectes à la présence de l'acide p-coumarique et de l'acide férulique varient selon les espèces. Les deux acides sont phagostimulateurs pour certaines espèces et toxiques pour d'autres. Dans l'étude que nous avons entreprise sur l'influence des acides phénoliques sur la pyrale du maïs, nous avons d'abord pu établir que les deux

acides précités sont présents dans les hémicelluloses de la paroi cellulaire comme complexe lié à l'arabinose par une liaison ester. Ces acides contribuent de façon significative à la dureté foliaire et deviennent ainsi un obstacle à l'alimentation larvaire. Ce phénomène est dû aux liaisons construites entre les hémicelluloses par la dimérisation des phénoliques provoquée par la peroxydase (figure 3). Les acides phénoliques semblent constituer un plus fort obstacle à l'activité phytophage des larves de la pyrale que la concentration en DIMBOA.

Les acides phénoliques constituent un facteur de résistance encore plus significatif dans les grains de maïs. Ces derniers sont attaqués par des coléoptères particulièrement dévastateurs comme le charançon *Sitophilus zeamais* et le grand capucin *Prostephanus truncatus*. Ce dernier, introduit sur le continent africain au début des années 80, y fait des dégâts considérables qu'il est urgent de maîtriser [23].

Le grain de maïs a un profil d'acides phénoliques bien défini. Ces acides sont surtout présents dans le péricarpe et la couche à aleurone. L'insecte est donc immédiatement exposé à ces composés lorsqu'il pénètre dans le grain pour se nourrir.

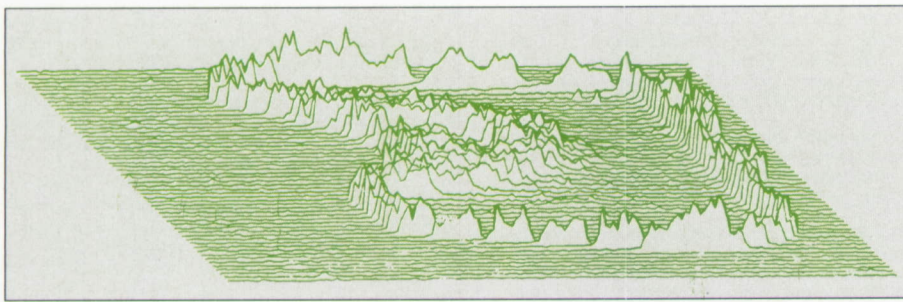
Ce sont l'acide (E)-férulique et l'acide p-coumarique qui sont avant tout impliqués dans la toxicité (perte de poids) vis-



**Figure 3.** Dimérisation sous l'action de la peroxydase.

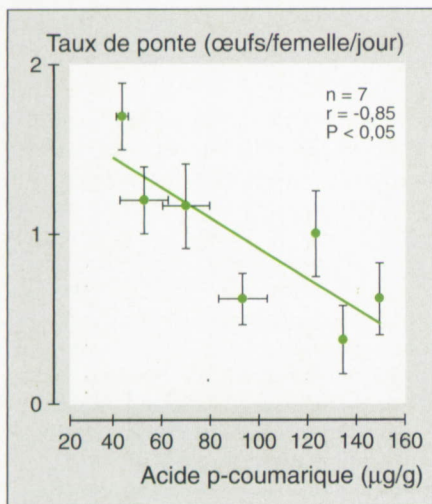
**Figure 3.** Dimerization following the action of a peroxidase.





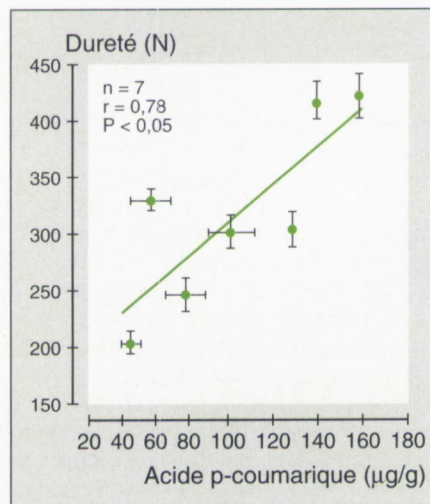
**Figure 4.** Imagerie quantitative illustrant la distribution des composés phénoliques dans un grain de maïs en coupe longitudinale. On remarque que les composés phénoliques sont concentrés à la périphérie du grain.

**Figure 4.** Quantitative imaging showing the distribution of phenolic compounds in a maize seed in longitudinal section. Note the accumulation of phenolics at the periphery of the grain.



**Figure 5.** Variation du taux de ponte du grand capucin du maïs en fonction de la concentration de l'acide para-coumarique dans le grain du maïs.

**Figure 5.** Variation in the egg-laying capacity of the large grain borer as a function of para-coumaric acid concentration in maize seeds.



**Figure 6.** Variation de la dureté du grain de maïs (mesurée en Newtons = N) en fonction de la concentration de l'acide para-coumarique.

**Figure 6.** Variation in the hardness of maize seeds (measured in Newtons = N) as a function of para-coumaric acid concentration.

à-vis des insectes granivores du maïs [24, 25]. Ces acides, que l'on peut facilement identifier parmi les autres composés phénoliques par imagerie quantitative (figure 4), sont de bons indicateurs de la résistance du grain aux insectes (figure 5). Cette résistance est sans doute autant le résultat de la dureté du grain, qui est clairement reliée à la présence de l'acide

férulique et de l'acide coumarique (figure 6), qu'aux propriétés anti-appétences de ces acides, propriétés qui se manifestent essentiellement pour la forme libre de ces composés. En fait, les effets de l'acide férulique sont plus marqués chez *S. zeamais*, tandis que *P. truncatus* réagit davantage à la présence de l'acide coumarique (figures 3 et 4).

## Conclusion

Le maïs possède, dans chacune de ses composantes anatomiques, des composés chimiques qui peuvent avoir un effet protecteur contre les différents types d'insectes : acides hydroxamiques dans les racines et les parties aériennes, acides phénoliques dans les feuilles et les grains. Il faut cependant bien comprendre que la seule présence de ces composés ne peut assurer une protection adéquate ou absolue, d'autant que la concentration de ces molécules varie avec l'âge de la plante, la variété ou l'origine géographique. Ces substances allélochimiques doivent être prises en considération en association avec les composantes nutritives (protéines, glucides, lipides, eau) et d'autres molécules également présentes dont le rôle reste à identifier.

Les composés phénoliques et hydroxamiques ont des rôles déterminants à plusieurs niveaux de la physiologie des insectes phytophages. En contribuant à la dureté du matériel végétal, à l'anti-appétence, à la digestibilité réduite ou encore en étant tout simplement toxiques, ils amènent les insectes à dépenser plus d'énergie, à modifier leur comportement ; ils les rendent plus sensibles aux attaques de leurs ennemis naturels, dans le cas où ils auraient survécu à la présence de ces molécules dans leur régime alimentaire.

Si l'on réussit, grâce à la sélection variétale, à produire une variété sur laquelle les phytophages ne se nourrissent pas normalement, ceci aura inévitablement un effet réducteur sur le potentiel reproducteur de ces derniers. Une telle diminution des populations d'insectes nuisibles permettrait de réduire sensiblement l'utilisation des insecticides synthétiques tout en assurant une production élevée d'une denrée qui contribue de façon significative à l'alimentation de millions d'êtres humains ■

## Références

1. Hartman MT, Flocker WJ, Kofranek AM. *Plant science: growth, development, and utilization of cultivated plants*. New Jersey : Prentice-Hall, 1981 ; 676 p.
2. Rouanet G. *Le maïs*. Paris: ACCT, 1984 ; 142 p.
3. Dicke FF, Guthrie WD. The most important corn insects. In : Sprague GF, Dudley JW, eds. *Corn and corn improvement*. Madison WIS : American Society of Agronomy, 1988 : 767-817.



4. Metcalf RL. Foreword. In : Krysan JL, Miller TA, eds. *Methods for the study of the pest Diabrotica*. New York : Springer-Verlag, 1986 : VII-XV.
5. De Candolle AP. *Sur les propriétés médicales des plantes comparées avec leurs formes extérieures et leur classification naturelle*. Paris : Didot Jeune, 1804.
6. Verschaffelt E. The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. *Amsterdam Proc Acad Sci* 1911 ; 13 : 536-42.
7. Painter RH. *Insect resistance in crop plants*. New York : MacMillan, 1951 ; 520 p.
8. Dethier VG. *Chemical insect attractants and repellents*. Philadelphia : Blakiston, 1947 ; 289 p.
9. Feeny P. The evolution of chemical ecology: contribution from the study of herbivorous insects. In : Rosenthal GA, Berenbaum MR, eds. *Herbivores. Their interactions with secondary plant metabolites*. New York : Academic Press, 1992 : 1-44.
10. Niemeyer HM. Hydroxamic acids (4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones), defence chemical in the gramineae. *Phytochemistry* 1988 ; 27 : 3349-58.
11. Woodward MD, Corcuera LJ, Helgeson JP, Upper CD. Decomposition of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one in aqueous solutions. *Plant Physiology* 1978 ; 61 : 796-802.
12. Thompson L Jr, Slife FW, Butler SH. Environmental influences on the tolerance of corn to atrazine. *Weed Science* 1970 ; 18 : 509-14.
13. Epstein WW, Rowsemitt CN, Berger PJ, Negus NC. Dynamics of 6-methoxybenzoxazolinine in winter wheat: effect of photoperiod and temperature. *J Chem Ecol* 1986 ; 12 : 2011-20.
14. Reid L, Arnason JT, Nozzolillo C, Hamilton R. Resistance of maize germ plasm to European corn borer *Ostrinia nubilalis*, as related to geographical origin. *Can J Bot* 1990 ; 68 : 311-6.
15. Campos F, Atkinson J, Arnason JT, et al. Toxicokinetics of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner). *J Chem Ecol* 1989 ; 15 : 1989-2001.
16. Houseman JG, Campos F, Thie NMR, et al. Effect of maize-derived compounds DIMBOA and MBOA on growth and digestive processes of European corn borer (Lepidoptera : Pyralidae). *J Econ Entomol* 1992 ; 85 : 669-74.
17. Hedin PA, Davis FM, Williams WP, Solin ML. Possible factors of leaf-resistance in corn to the southwestern corn borer. *J Agric Food Chem* 1984 ; 32 : 262-7.
18. Manuwoto S, Scriber JM. Consumption and utilization of experimentally altered corn by southern armyworm: iron, nitrogen and cyclic hydroxamates. *J Chem Ecol* 1985 ; 11 : 1469-83.
19. Xie YS, Arnason JT, Philogène BJR, Lambert JDH, Atkinson J, Morand P. Role of 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) in the resistance of maize to western corn root-worm, *Diabrotica virgifera virgifera* (Leconte) (Coleoptera : Chrysomelidae). *Can Ent* 1990 ; 122 : 1177-86.
20. Swain T. Tannins and lignins. In : Rosenthal GA, Janzen DH, eds. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. New York : Academic Press, 1979 : 657-82.
21. Harborne JB. Plant phenolics. In : Bell EA, Charlwood BV, eds. *Secondary Plant Products*. New York : Springer-Verlag, 1980 : 330-402.
22. Sosulski R, Krygier K, Hogge L. Esterified and insoluble-bound phenolic acids. 3. Composition of phenolics in cereals and potato flours. *J Agric Food Chem* 1982 ; 30 : 337-40.
23. Philogène BJR. Le grand capucin du maïs, *Prostephanus truncatus* : situation et perspectives. In : Foua-Bi K, Philogène BJR, eds. *La post-récolte en Afrique*. Paris : Aupelf-Uref 1992 ; 132-7.
24. Classen D, Arnason JT, Serratos A, Lambert JDH, Nozzolillo C, Philogène BJR. Correlation of phenolic acid content of maize to resistance to *Sitophilus zeamais*, the maize weevil, in CIMMYT's collections. *J Chem Ecol* 1990 ; 16 : 301-15.
25. Arnason JT, Gale J, Conilh de Beyssac B, et al. Role of phenolics in resistance of maize grain to the stored grain insects, *Prostephanus truncatus* (Horn) and *Sitophilus zeamais* (Motsch.). *J Stored Prod Res* 1992 ; 28 : 119-26.

---

## Résumé

La résistance variétale des plantes cultivées aux déprédateurs offre de réelles possibilités de réduire l'utilisation de pesticides. Le maïs, une des plus importantes denrées alimentaires, présente des caractéristiques phytochimiques intéressantes qui devraient permettre une réduction sensible des dégâts causés par les insectes phytophages si elles étaient bien exploitées. Ainsi, une sélection des variétés en fonction de la présence et de la concentration d'acides hydroxamiques permet de mieux contrôler la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis*, ainsi que la chrysomèle de l'ouest *Diabrotica virgifera virgifera*. La tige, les feuilles et grains de maïs contiennent par ailleurs des composés phénoliques qui sont aussi des facteurs de résistance. Le charançon et le grand capucin du maïs peuvent tous deux être particulièrement affectés par l'acide É-férulique et l'acide p-coumarique. En réduisant de façon significative le potentiel reproducteur des différents types d'insectes, les substances allélochimiques caractéristiques du maïs sont susceptibles d'assurer une protection adéquate de la plante.

---