

Amélioration génétique de la pomme de terre et résistance aux pucerons : du terrain à la réponse moléculaire de la plante

Vincent Le Roux¹
Laurence Brunissen¹
Charles Vincent²
Philippe Giordanengo¹

¹ Université de Picardie Jules Verne,
EA 3900,
Biologie des plantes
et contrôle des insectes ravageurs (BioPI),
33, rue Saint-Leu,
80039 Amiens cedex
France
<vincent.leroux@u-picardie.fr>
<laurence.brunissen@u-picardie.fr>
<philippe.giordanengo@u-picardie.fr>

² Centre de recherche et de développement
en horticulture, agriculture et agro-alimentaire
Canada,
430, boulevard Gouin,
J3B 3E6 Saint-Jean-sur-Richelieu
Canada
<vincentch@agr.gc.ca>

Résumé

La mise en évidence de résistances naturelles parmi les écotypes sauvages de *Solanum* couplée à de meilleures connaissances des mécanismes moléculaires de résistance constitue un fondement essentiel pour l'amélioration variétale. Plusieurs informations s'avèrent importantes, telles que les relations entre facteurs taxonomiques, biogéographiques et agronomiques, et la résistance des *Solanum* sauvages aux pucerons. Les travaux en laboratoire permettent de mettre en évidence les effets du génotype sur la résistance en s'affranchissant des contraintes environnementales, et de déterminer la nature exacte (antixénose ou antibiose) de la résistance. La compréhension des réponses moléculaires des plantes, et plus particulièrement de la pomme de terre, aux insectes brouteurs et aux pathogènes constitue une référence pour étudier la réponse aux pucerons. Cette synthèse, à travers divers exemples, reprend la démarche scientifique nécessaire à la sélection de génotypes résistants et dresse un bilan des connaissances sur les réponses moléculaires de la pomme de terre à ses différents agresseurs.

Mots clés : plante sauvage ; puceron ; résistance aux organismes nuisibles ; *Solanum tuberosum*.

Thèmes : amélioration génétique ; pathologie ; productions végétales.

Abstract

Genetic improvement of potato and resistance to aphids: From field to plant molecular response

Determination of natural resistance within wild *Solanum* accessions, associated with better knowledge of the molecular mechanisms involved, are essential bases for genetic plant improvement. In this context, relationships between taxonomic, biogeographic or agronomic factors and wild *Solanum* resistance to aphids constitute important data. Laboratory studies make it possible to determine genotypic effects on resistance, excluding environmental constraints, and on the exact nature of the resistance (antixenosis/antibiosis). Understanding plant molecular responses and especially those of potato against grazing insects and pathogens constitute references to study potato response against aphids. This review follows the scientific approach requested to select resistant genotypes and summarizes knowledge on potato molecular response against bioaggressors.

Key words: aphids; pest resistance; *Solanum tuberosum*; wild plants.

Subjects: genetic improvement; pathology; vegetal productions.

Les *Solanum* sauvages constituent une réserve génétique considérable pour l'introgession de caractères d'intérêt agronomique dans la pomme de terre cultivée, tels que la résistance aux

facteurs abiotiques (froid, sécheresse) ou aux agresseurs comme les pathogènes et ravageurs. Parmi ces derniers, les pucerons ont un impact très important car ils véhiculent de nombreux virus. Dans le cadre de la

recherche de méthodes de lutte alternatives aux insecticides, la sélection de génotypes pertinents pour la sélection variétale requiert une approche pluridisciplinaire. Alors que de nombreux gènes de résistance contre les pathogènes ont été introduits dans les variétés cultivées, aucun cultivar contenant des gènes de résistance aux insectes n'est encore disponible sur le marché, malgré de nombreux travaux de recherche. L'apport de la biologie moléculaire a été considérable et notamment, les travaux sur la réponse d'*Arabidopsis thaliana* à l'infestation par les pucerons et l'implication des voies de signalisation du salicylate, du jasmonate et de l'éthylène. Exclusivement phloémophages, les pucerons entretiennent des relations très particulières avec leur plante hôte. Ces relations diffèrent considérablement de celles des insectes brouteurs ou des pathogènes. Ainsi, une agression aphidienne active chez la plante à la fois des voies de défense typiques des insectes brouteurs et des pathogènes. Il semble, en outre, que les plantes développent des réponses spécifiques de type gène-pour-gène telles que mises en évidence chez la tomate portant le gène *Mi-1*. Après une revue des travaux portant sur la détermination et la caractérisation des résistances portées par les *Solanum* sauvages vis-à-vis des pucerons, à la fois sur le terrain et en laboratoire, nous ferons une synthèse des réponses moléculaires de la pomme de terre aux insectes brouteurs et aux pathogènes, et nous montrerons l'originalité des réponses de cette Solanacée aux pucerons. Ces éléments constituent des apports fondamentaux pour l'amélioration variétale de la pomme de terre vis-à-vis des pucerons.

Résistance aux pucerons : facteurs taxonomiques, biogéographiques et agronomiques

La résistance des espèces sauvages de *Solanum* apparentées à la pomme de terre cultivée, *Solanum tuberosum*, a été étudiée selon des critères taxonomiques, biogéographiques et agronomiques. Les *Solanum* sauvages représentent environ 200 espèces réparties du sud de l'Argentine jusqu'au sud des États-Unis. Elles

sont adaptées à des conditions écologiques très variées, se traduisant par une large variabilité génétique qui confère à ces espèces une valeur économique importante (Bamberg et Del Rio, 2005 ; Flanders *et al.*, 1997).

Les facteurs taxonomiques et biogéographiques ont une valeur prédictive de la résistance des *Solanum* sauvages aux insectes tels que les pucerons, doryphores, altises et cicadelles de la pomme de terre (Flanders *et al.*, 1992, 1997). Ainsi, les espèces résistantes à *Myzus persicae* et *Macrosiphum euphorbiae*, deux pucerons d'importance économique, appartiennent à la fois aux groupes taxonomiques les plus primitifs et les plus évolués (Flanders *et al.*, 1992). La résistance à ces insectes est également corrélée avec la répartition altitudinale des *Solanum* sauvages selon les zones géographiques et selon les habitats (Flanders *et al.*, 1997). Parmi les différentes zones biogéographiques, le Mexique, sud des États-Unis, et le Pérou présentent les concentrations les plus importantes en *Solanum* résistantes aux pucerons (Flanders *et al.*, 1997). Les résistances observées vis-à-vis des pucerons peuvent être dues à des phénomènes co-évolutifs ou à des effets du milieu ayant favorisé l'apparition de structures végétales particulières (une forte pubescence ou la production de métabolites secondaires) qui confèrent aux *Solanum* une résistance généralisée à ces insectes (Flanders *et al.*, 1997).

D'un point de vue agronomique, un important programme d'évaluation en champ de la résistance des écotypes sauvages de 95 espèces de *Solanum* aux pucerons et à d'autres espèces d'insectes, a été développé de 1965 à 1979 aux États-Unis (Radcliffe *et al.*, 1981). Sur 1600 écotypes testés vis-à-vis de *M. persicae*, 34 présentent une forte résistance et 100 sont résistants, tandis que sur 1218 écotypes testés vis-à-vis de *M. euphorbiae*, 72 sont très résistants et 151 résistants. Selon Radcliffe *et al.* (1988), la résistance à *M. persicae* est stable d'une étude à l'autre, quels que soient les environnements, les années et les populations de pucerons. Il apparaît cependant de grandes variations dans le niveau de résistance de certains écotypes.

Malgré de larges variations dans l'expression des résistances en réponses aux facteurs environnementaux, les travaux en champ associés aux études taxonomiques et biogéographiques permettent un criblage rapide de *Solanum* sauvages d'intérêt.

Caractérisation de la résistance au laboratoire

L'identification d'écotypes résistants a été réalisée en laboratoire, en conditions contrôlées afin de minimiser la variabilité externe due aux facteurs biotiques et abiotiques et d'évaluer les niveaux réels de résistance. Cependant, de telles études sont peu nombreuses. Les travaux d'Alvarez *et al.* (2006) et de Valkonen *et al.* (1992) rapportent 11 écotypes résistants appartenant à dix espèces vis-à-vis de populations de *M. persicae*. Une résistance conjointe à *M. persicae*, au virus Y et au virus de l'enroulement (PLRV) a été mise en évidence sur un écotype de *Solanum tuberosum* et sur les descendants du croisement entre cet écotype et un écotype de *S. berthaultii* (Novy *et al.*, 2002). Des résistances vis-à-vis de *M. euphorbiae* ont également été déterminées chez six espèces de *Solanum* sauvages (Pelletier et Clark, 2004). Enfin, la quantification de la résistance de 14 écotypes réalisée vis-à-vis de *M. persicae* et *M. euphorbiae* a montré une forte résistance généralisée à *M. persicae* et une résistance importante à *M. euphorbiae* pour huit écotypes de *Solanum chomatophilum*, *Solanum stoloniferum*, *Solanum medians* et *Solanum bukasovii* (Le Roux *et al.*, 2007).

L'étude du comportement alimentaire des pucerons par électropénétrographie (Tjallingii, 1978) a permis de déterminer la nature des résistances. L'antixénose s'exprime par une altération des comportements d'acceptation de la plante, pouvant aller jusqu'à son rejet, tandis que les perturbations engendrées par une antibiose sont d'ordre physiologique. Ainsi, sur 15 espèces de *Solanum* sauvages résistantes (environ 7 % du nombre total d'espèces), 14 présentent une antixénose vis-à-vis de *M. persicae*, (Gibson, 1971 ; Lapointe et Tingey, 1986 ; Avé et Tingey, 1986 ; Valkonen *et al.*, 1992 ; Alvarez *et al.*, 2006 ; Le Roux, 2007). Une seule espèce, *Solanum cardiophyllum*, exprime une antibiose vis-à-vis de ce puceron (Alvarez *et al.*, 2006). L'antixénose paraît donc très répandue au sein des *Solanum* résistantes à *M. persicae*. Les facteurs de résistance et probablement les stratégies de résistance sont cependant très variables tant entre les espèces qu'au sein d'une même espèce, suggérant de forts effets du génotype. Vis-à-vis de *M. euphorbiae*, nous

avons mis en évidence une antixénose chez des écotypes de *S. chomatophilum*, *S. stoloniferum* et *S. medians* et une antibiose chez d'autres écotypes de *S. chomatophilum* et *S. marinasense* (Le Roux, 2007). La résistance des plantes aux agresseurs est un système complexe influencé par de nombreux facteurs biotiques et abiotiques. Comparer la résistance d'un même génotype vis-à-vis de plusieurs bioagresseurs s'avère donc déterminant pour une meilleure compréhension des phénomènes de résistance.

Réponse moléculaire de la pomme de terre après une agression

Réponses aux insectes brouteurs

Les mécanismes de réponses des plantes contre les insectes ont reçu beaucoup d'attention depuis la découverte par

Green et Ryan (1972) de l'accumulation d'inhibiteurs de protéases (IP) dans les tissus de pomme de terre et de tomate lésés par le doryphore. Les IP inhibent les processus digestifs et entraînent des perturbations physiologiques parfois létales (Ryan, 1990). Ainsi, la mortalité de larves de doryphores est triplée sur des lignées de pomme de terre exprimant un IP de riz (Lecardonnel *et al.*, 1999). L'inhibition des protéases digestives a également un effet délétère sur les pucerons (Rahbé *et al.*, 2003 ; Ribeiro *et al.*, 2006). La nature systémique de l'induction des IP, suggérée dès 1972 (Green et Ryan, 1972), ne sera mise en évidence qu'en 1991 par l'identification d'un signal circulant chez la tomate (systèmeine) (*figure 1*) (Pearce *et al.*, 1991).

Ce composé essentiel à l'activation des voies de signalisation n'a, à ce jour, été rapporté que chez les Solanacées (Constabel *et al.*, 1998). La réponse induite qu'il déclenche conduit à l'expression de gènes de défense *via* la voie des octadécanoïdes et en particulier du jasmonate, molécule clé dans la réponse des plantes (Ryan, 2000). Outre les IP, les Solanacées

synthétisent des polyphénoloxydases (Constabel *et al.*, 1995 ; Stout *et al.*, 1998) responsables de la synthèse de composés toxiques causant une diminution de la valeur nutritive de la plante pour un large spectre d'insectes (*figure 1*) (Duffey et Stout, 1996).

Enfin, la pomme de terre, à l'instar des autres plantes, développe une réponse spécifique selon le type d'induction, abiotique ou biotique (Korth et Dixon, 1997). Les éliciteurs contenus dans les salives d'insectes seraient responsables de cette spécificité, de même que la nature de l'interaction entre l'insecte et la plante (Alborn *et al.*, 1997 ; Fidantsef *et al.*, 1999 ; Stout *et al.*, 1998). De plus, un même stress peut induire différentes réponses selon les espèces végétales. Ainsi, le doryphore n'induit pas la même réponse chez la pomme de terre et le haricot. En effet, la réponse développée chez la plante non-hôte est largement supérieure en intensité à celle développée chez la plante hôte, laissant suggérer un mécanisme adaptatif de suppression des défenses sur l'hôte privilégié, la pomme de terre (Kruzmane *et al.*, 2002).

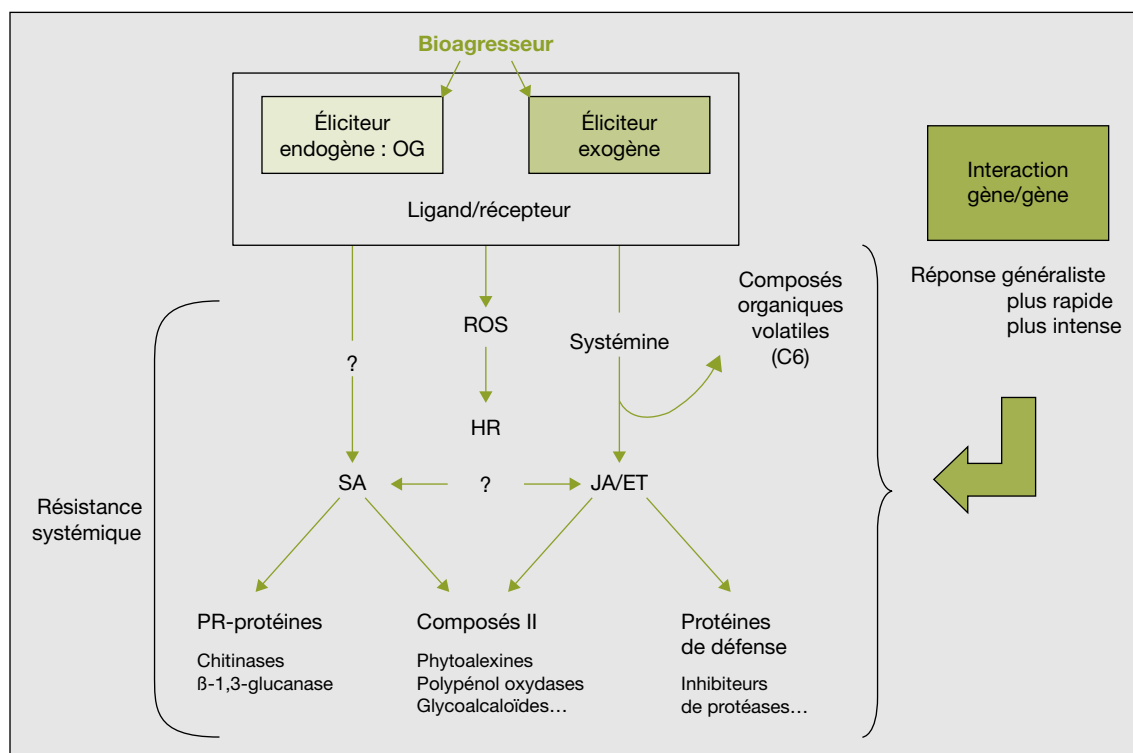


Figure 1. Réponse de la pomme de terre aux bioagresseurs.

Figure 1. Potato response to bioagressors.

SA : voie salicylate ; JA/ET : voie jasmonate/éthylène ; ROS : composés d'oxygène réactifs ; HR : réaction hypersensible ; OG : oligogalacturonides.

Ainsi, un inhibiteur protéique mis en évidence dans la salive du doryphore inhibe l'expression de gènes codant pour des IP (Lawrence *et al.*, 2007).

Réponses aux pathogènes

La pomme de terre est la cible de très nombreux pathogènes, d'origine virale, bactérienne ou fongique. Contre ce type d'agresseur, les plantes ont développé des mécanismes de défense induits (Kombrink et Schmelzer, 2001). Immédiatement après l'attaque, les cellules en contact avec le pathogène subissent un changement de leur potentiel redox dû à un pic oxydatif et à l'accumulation de formes réactives de l'oxygène. Cette réaction entraîne une réponse hypersensible, forme de mort cellulaire programmée dans les cellules attaquées (*figure 1*).

Dans un deuxième temps, à proximité du site d'infection, un ensemble de gènes de défense est activé, conduisant à la synthèse de métabolites secondaires tels que les phytoalexines et/ou à des changements structuraux au sein des parois qui ralentissent ou stoppent la pénétration des pathogènes (Sticher *et al.*, 1997). La réponse à l'infection par le champignon *Phytophthora infestans* responsable du mildiou, un des pathogènes majeurs de la pomme de terre, illustre parfaitement ces deux étapes précoces : réponse hypersensible, stimulation du métabolisme des phénylpropanoïdes et accumulation de phytoalexines sesquiterpéniques (*figure 1*) (Keller *et al.*, 1996) entraînant un ralentissement de la croissance de l'hyphes mycélien (Engström *et al.*, 1999).

À côté de cette induction localisée, une réponse systémique (SAR : *systemic acquired resistance*) peut se développer (Durrant et Dong, 2004). Un des marqueurs de cette réponse est l'expression systémique des gènes codant pour les protéines PR (*pathogenesis-related proteins*). Cette résistance durable, activée en réponse à une primo-infection localisée, est efficace contre un large spectre de pathogènes, même virulents. L'acide salicylique (SA) est une molécule clé de la SAR (*figure 1*) (Durrant et Dong, 2004 ; Sticher *et al.*, 1997). Cependant, il semble que l'implication du SA dans la mise en place de la SAR chez la pomme de terre soit distincte des autres modèles. En effet, le taux basal très élevé du SA chez cette espèce entraînerait une concentration basale importante en protéines PR dans les feuilles (Navarre et Mayo, 2004) impliquées dans la résistance de certains cultivars à *P. infestans* (Vleeshouwers *et al.*,

2000a ; Coquoz *et al.*, 1995). De plus, alors qu'une infestation par *P. infestans* conduit à une résistance systémique vis-à-vis de plusieurs pathogènes, le taux de SA dans les feuilles non infectées reste stable (Coquoz *et al.*, 1995) et l'application exogène de SA n'entraîne pas le développement de la SAR (Yu *et al.*, 1997). Ces éléments suggèrent que chez la pomme de terre, le système de perception du SA ne serait effectif qu'en cas d'induction, le taux élevé en SA entraînant alors la SAR.

Les bases moléculaires de la résistance des *Solanum* aux pathogènes sont encore mal connues. Il semblerait que la réponse hypersensible soit un élément majeur, puisque chez les clones les plus résistants, les cellules infectées par *P. infestans* présentent très rapidement les signes d'une réponse hypersensible (Vleeshouwers *et al.*, 2000b ; Schröder *et al.*, 1992).

Par ailleurs, de très nombreux programmes de criblage sont en cours chez les *Solanum* sauvages. Des gènes de résistance à *P. infestans* et aux nématodes ont pu être introgressés vers des lignées cultivées (Gebhardt et Valkonen, 2001). De nombreux gènes de résistance aux virus ont également été identifiés chez les espèces sauvages et cultivées (Solomon-Blackburn et Barker, 2001a). Des cultivars résistants au PLRV, PVY et PVX, les trois virus majeurs des cultures de pomme de terre, sont aujourd'hui disponibles (Solomon-Blackburn et Barker, 2001b) de même que des cultivars génétiquement modifiés présentant une résistance conjointe au doryphore et au PLRV (NewLeaf-Plus™ de Monsanto).

Réponses aux pucerons

Les pucerons présentent une interaction intime et durable avec leur plante hôte en raison de leur mode de prise alimentaire. Contrairement aux insectes brouteurs, les pucerons et plus largement les insectes phloémophages, occasionnent peu de dégâts physiques aux tissus végétaux. En effet, les stylets traversent les tissus de la plante essentiellement par voie intercellulaire. Au cours de ce transit, les pucerons effectuent des ponctions intracellulaires, déterminantes dans le choix de la plante hôte et qui leur permettent également de juger de leur progression vers le phloème où ils s'alimentent (Tjallingii et Hogen Esch, 1993). Les stylets sont protégés des tissus végétaux par une gaine de salive gélifiante émise par le puceron. Un deuxième type de salive, liquide, est injecté dans les cellules rencontrées

(Martin *et al.*, 1997), et surtout, avant et pendant l'ingestion de sève phloémienne. Les fragments pariétaux libérés lors de l'insertion des stylets ainsi que les composés salivaires sont des éliciteurs potentiels des défenses généralistes de la plante (Kaloshian et Walling, 2005) qui induiraient les voies de signalisation du SA, du JA et de l'éthylène (Smith et Boyko, 2006 ; Kaloshian et Walling, 2005). Plusieurs protéines PR, des chitinases et des β -1,3-glucanases sont ainsi exprimées (Moran et Thompson, 2001 ; Fidantsef *et al.*, 1999) conjointement à la synthèse de métabolites secondaires (*figure 1*) (Thompson et Goggin, 2006). L'originalité du système plante/puceron, réside dans l'induction des voies métaboliques mises en place à la fois contre les insectes de type brouteur et contre les pathogènes. Néanmoins, la découverte de gènes exprimés indépendamment de ces deux voies semble indiquer que les plantes sont capables de mettre en place des réponses spécifiques aux phloémophages, se superposant aux voies de signalisation activées par les pathogènes et les insectes brouteurs (Zhu-Salzman *et al.*, 2004).

Une pré-infestation par les pucerons peut entraîner une modification du niveau de résistance des plantes (Sauge *et al.*, 2006). Ainsi, une pré-infestation par *M. persicae* ou *M. euphorbiae* d'une feuille de pomme de terre entraîne une sensibilité induite au site de pré-infestation et une résistance induite dans le reste de la plante, caractérisée par une diminution de son acceptabilité (Dugravot *et al.*, 2007).

Comme pour les autres ravageurs, les pucerons peuvent également induire des changements qualitatifs et quantitatifs des bouquets de volatils émis par les plantes et responsables de défenses directes ou indirectes par attraction de prédateurs ou de parasitoïdes (voir l'article de Harmel *et al.* dans ce numéro). Un certain nombre de composés semble impliqué dans la résistance comme les composés volatils organiques à six carbones synthétisés à partir de la voie des oxylipines, de méthyl-jasmonate, de cis-jasmonate, de méthyl-salicylate, d'indoles, de différents terpènes ou d'autres composés (Kaloshian et Walling, 2005 ; Holopainen, 2004 ; Paré et Tumlinson, 1999). Des travaux sur des lignées transformées de pomme de terre permettent d'envisager une implication de la voie des oxylipines dans la réduction de la fécondité de *M. persicae* (Vancanneyt *et al.*, 2001).

Réponse gène-pour-gène : un modèle de résistance aux pathogènes, une voie de recherche chez les pucerons

En plus des défenses généralistes, les mécanismes co-évolutifs ont conduit les plantes à développer des réponses spécifiques décrites par la théorie du gène-pour-gène (Flor, 1971), qui prédit une résistance de certains cultivars contre des souches de pathogènes spécifiques. Sur cinq classes de gènes de résistance impliqués dans cette réponse chez les pathogènes, la plus importante concerne celle des gènes de type NBS-LRR (Dangl et Jones, 2001). Si les mécanismes de défense mis en jeu semblent similaires à ceux activés dans le cas des réponses généralistes, leur activation est beaucoup plus rapide et l'intensité de leur expression plus importante (figure 1) (Jones et Dangl, 2006). Alors que l'interaction gène-pour-gène est largement documentée vis-à-vis des pathogènes, elle a rarement été mise en évidence à l'encontre des insectes. Le gène *Mi-1* de la tomate introgressé dans les variétés de tomates cultivées constitue le seul gène de résistance aux pucerons cloné (Rossi *et al.*, 1998). Le gène *Mi-1* de type NBS-LRR confère une résistance à trois espèces de nématodes du genre *Meloidogyne*, à deux aleurodes du genre *Bemisia* et à certains biotypes du puceron *M. euphorbiae* pour lesquels cette résistance est liée à une antixénose phloémienne (Kaloshian et Walling, 2005 ; Goggin *et al.*, 2001). Il semble que d'autres gènes de résistance aux pucerons chez d'autres modèles de plantes soient semblables au gène *Mi-1* et que la théorie du gène-pour-gène ne soit pas une exception.

Amélioration génétique

La pomme de terre cultivée a largement bénéficié des *Solanum* sauvages pour la création de variétés résistantes aux pathogènes. Ainsi, les gènes de résistance à

divers stress abiotiques et pathogènes de 18 espèces sauvages de *Solanum* ont été incorporés dans des cultivars européens et nord-américains (Flanders *et al.* 1999). Cependant à ce jour, aucun cultivar commercial exprimant une résistance aux insectes n'est disponible. Des résistances multigéniques complexes, des taux élevés de glycoalcaloïdes tuberculaires ou l'introgession de caractéristiques non désirables liées à la résistance sont autant de limitations pour l'amélioration variétale. La sélection de résistance contre les insectes doit également prendre en compte d'autres critères comme la résistance aux pathogènes ou la tolérance aux stress abiotiques. Ainsi, malgré sa forte résistance aux pucerons, *S. medians* n'est pas une candidate pertinente du fait de sa faible vigueur (Le Roux *et al.*, 2007). À l'inverse, *S. chomatophilum* et *S. stoloniferum* possèdent des résistances aux stress abiotiques et à différents pathogènes. Des gènes de résistance au virus Y de *S. stoloniferum* ont été introgressés dans des cultivars. Les progrès importants dans les outils de sélection génétique permettent actuellement l'utilisation d'un plus grand nombre d'espèces sauvages de *Solanum* dans les programmes de sélection variétale.

Conclusion

Les espèces sauvages de pommes de terre ont largement contribué à l'amélioration génétique par introgression de gènes, notamment pour lutter contre les pathogènes. Cependant, ce n'est pas encore le cas vis-à-vis des insectes. Une bonne connaissance écologique et agronomique des résistances vis-à-vis des pucerons, la détermination de la nature de ces résistances (antixénose/antibiose), alliées aux derniers travaux sur la réponse moléculaire des plantes à l'agression par ces insectes, constituent donc des données essentielles à la création de nouvelles variétés résistantes. L'amélioration génétique de la pomme de terre cultivée pour lutter contre les pucerons et plus généralement contre les ravageurs et pathogènes est une voie de recherche prometteuse dans la défense de cette plante. En outre, le développement de nouvelles méthodes de lutte doit s'inscrire dans une démarche de développement durable. L'exploitation des métabolites secondaires et des produits de défense naturels de la pomme de terre pourrait conduire à la

création de biopesticides qui, associés à une meilleure prise en compte du fonctionnement écologique des agrosystèmes, permettra de limiter l'impact des pesticides de synthèse, trop largement employés jusqu'à présent. ■

Remerciements

Nous remercions les financeurs : le Comité Nord-Plants de pommes de terre, l'Agence nationale pour la recherche et la technologie (ANRT), Oséo-Anvar et le Conseil régional de Picardie.

Références

- Alborn HT, Turlings TCJ, Jones TH, *et al.* An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretions. *Science* 1997 ; 276 : 945-9.
- Alvarez AE, Tjallingii WF, Garzo E, *et al.* Location of resistance factors in the leaves of potato and wild tuber-bearing *Solanum* species to the aphid *Myzus persicae*. *Entomol Exp Appl* 2006 ; 121 : 145-57.
- Avé DA, Tingey WM. Phenolic constituents of glandular trichomes on *Solanum berthaultii* and *Solanum polyadenium*. *Am Potato J* 1986 ; 63 : 473-80.
- Bamberg J, Del Rio A. Conservation of potato genetic resources. In : Razdan MK, Mattoo AK, eds. *Genetic improvement of Solanaceous crops volume 1: potato*. Enfield (New Hampshire, États-Unis : Science Publishers Inc, 2005.
- Constabel CP, Bergey DR, Ryan CA. Systemin activates synthesis of wound-inducible tomato leaf polyphenol oxidase via the octadecanoid defense signaling pathway. *Proc Natl Acad Sci USA* 1995 ; 92 : 407-11.
- Constabel CP, Yip L, Ryan CA. Prosystemin from potato, black nightshade, and bell pepper : primary structure and biological activity of predicted systemin polypeptides. *Plant Mol Biol* 1998 ; 36 : 55-62.
- Coquoz JL, Buchala AJ, Meuwly P, *et al.* Arachidonic acid induces local but not systemic synthesis of salicylic acid and confers systemic resistance in potato plants to *Phytophthora infestans* and *Alternaria solani*. *Biochem Cell Biol* 1995 ; 85 : 1219-24.
- Dangl JL, Jones JDG. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature* 2001 ; 411 : 826-33.
- Duffey SS, Stout MJ. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Arch Insect Biochem Physiol* 1996 ; 32 : 3-37.
- Dugravot S, Brunissen L, Letocart E, *et al.* Local and systemic responses induced by aphids in *Solanum tuberosum* plants. *Entomol Exp Appl* 2007 ; 123 : 271-7.
- Durrant DE, Dong X. Systemic acquired resistance. *Annu Rev Phytopathol* 2004 ; 42 : 185-209.
- Engström K, Widmark AK, Brishammar S, *et al.* Antifungal activity to *Phytophthora infestans* of sesquiterpenoids from infected potato tubers. *Potato Res* 1999 ; 42 : 43-50.

- Fidantsef AL, Stout MJ, Thaler JS, *et al.* Signal interactions in pathogen and insect attack : expression of lipoxigenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol Mol Plant Pathol* 1999 ; 54 : 97-114.
- 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 : 83-111.
- Flanders KL, Radcliffe EB, Hawkes JG. Geographic distribution of insect resistance in potatoes. *Euphytica* 1997 ; 93 : 201-21.
- Flanders KL, Arnone S, Radcliffe EB. The potato : genetic resources and insect resistance. In : Clement SL, Quisenberry SS, eds. *Global plant genetic resources for insect-resistant crops*. Boca Raton (Etats-Unis) : CRC Press LLC, 1999.
- Flor HH. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu Rev Phytopathol* 1971 ; 9 : 275-96.
- Gebhardt C, Valkonen JPT. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annu Rev Phytopathol* 2001 ; 39 : 79-102.
- Gibson RW. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Ann Appl Biol* 1971 ; 68 : 113-9.
- Goggin FL, Williamson VM, Ullman DE. Variability in the response of *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera : Aphididae) to the tomato resistance gene *Mi*. *Environ Entomol* 2001 ; 30 : 101-6.
- Green TR, Ryan CA. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves : a possible defense mechanism against insects. *Science* 1972 ; 175 : 776-7.
- Holopainen JK. Multiple functions of inducible plant volatiles. *Trends Plant Sci* 2004 ; 9 : 529-33.
- Jones JDG, Dangl JL. The Plant Immune System. *Nature* 2006 ; 444 : 323-9.
- Kaloshian I, Walling LL. Hemipterans as plant pathogens. *Annu Rev Phytopathol* 2005 ; 43 : 491-521.
- Keller H, Bonnet P, Galiana E, *et al.* Salicylic acid mediates elicitor-induced systemic acquired resistance, but not necrosis in tobacco. *Mol Plant Microbe Interact* 1996 ; 9 : 696-703.
- Kombrink E, Schmelzer E. The hypersensitive response and its role in local and systemic disease resistance. *Eur J Plant Pathol* 2001 ; 107 : 69-78.
- Korth KL, Dixon RA. Evidence for chewing insect-specific molecular events distinct from a general wound response in leaves. *Plant Physiol* 1997 ; 115 : 1299-305.
- Kruzman D, Jankevica L, Levinsh G. Effect of regurgitant from *Leptinotarsa decemlineata* on wound responses in *Solanum tuberosum* and *Phaseolus vulgaris*. *Physiol Plant* 2002 ; 115 : 577-84.
- Lapointe SL, Tingey WM. Glandular trichomes of *Solanum neocardenasii* confer resistance to green peach aphid (Homoptera : Aphididae). *J Econ Entomol* 1986 ; 79 : 1264-8.
- Lawrence SD, Novak NG, Blackburn MB. Inhibition of proteinase inhibitor transcripts by *Leptinotarsa decemlineata* regurgitant in *Solanum tuberosum*. *J Chem Ecol* 2007 ; 33 : 1041-8.
- Le Roux V. *Solanum sauvages : une source de résistance aux aphides*. Thèse de l'Université de Picardie Jules Verne, Amiens, 2007.
- Le Roux V, Campan EDM, Dubois F, *et al.* Screening for resistance against *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae* among wild *Solanum*. *Ann Appl Biol* 2007 ; 151 : 83-8.
- Lecardonnell A, Chauvin L, Jouanin L, *et al.* Effects of rice cystatin I expression in transgenic potato on Colorado potato beetle larvae. *Plant Sci* 1999 ; 140 : 71-9.
- Martin B, Collar JL, Tjallingii WF, *et al.* Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. *J Gen Virol* 1997 ; 78 : 2701-5.
- Moran PJ, Thompson GA. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol* 2001 ; 125 : 1074-85.
- Navarre DA, Mayo D. Differential characteristics of salicylic acid-mediated signaling in potato. *Physiol Mol Plant Pathol* 2004 ; 64 : 179-88.
- Novy RG, Nasruddin A, Ragsdale DW, *et al.* Genetic resistances to potato leafroll virus, potato virus Y, and green peach aphid in progeny of *Solanum tuberosum*. *Am J Potato Res* 2002 ; 79 : 9-18.
- Paré PW, Tumlinson JH. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol* 1999 ; 121 : 325-31.
- Pearce G, Strydom D, Johnson S, *et al.* A polypeptide from tomato leaves induces wound-inducible proteinase inhibitor proteins. *Science* 1991 ; 253 : 895-7.
- Pelletier Y, Clark C. Use of reciprocal grafts to elucidate mode of resistance to Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)) and potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)) in six wild *Solanum* species. *Am J Potato Res* 2004 ; 81 : 341-6.
- Radcliffe EB, Lauer FI, Lee M-H, *et al.* Evaluation of the United States potato collection for resistance to green peach aphid and potato aphid. *Minn Agr Exp Sta Tech Bull* 1981 ; 331 : 3-41.
- Radcliffe EB, Tingey WM, Gibson RW, *et al.* Stability of green peach aphid (Homoptera : Aphididae) resistance in wild potato species. *J Econ Entomol* 1988 ; 81 : 361-7.
- Rahbé Y, Deraison C, Bonade-Bottino M, *et al.* Effects of the cysteine protease inhibitor oryzacystatin (OC-I) on different aphids and reduced performance of *Myzus persicae* on OC-I expressing transgenic oilseed rape. *Plant Sci* 2003 ; 164 : 441-50.
- Ribeiro APO, Pereira EJJ, Galvan TL, *et al.* Effect of eggplant transformed with oryzacystatin gene on *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae*. *J Appl Entomol* 2006 ; 130 : 84-90.
- Rossi M, Goggin FL, Milligan SB, *et al.* The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. *Proc Natl Acad Sci USA* 1998 ; 95 : 9750-4.
- Ryan CA. Protease inhibitors in plants : genes for improving defenses against insects and pathogens. *Annu Rev Phytopathol* 1990 ; 28 : 425-49.
- Ryan CA. The systemin signaling pathway : differential activation of plant defensive genes. *Biochim Biophys Acta* 2000 ; 1477 : 112-21.
- Sauge MH, Mus F, Lacroze JP, *et al.* Genotypic variation in induced resistance and induced susceptibility in the peach-*Myzus persicae* aphid system. *Oikos* 2006 ; 113 : 305-13.
- Schröder M, Hahlbrock K, Kombrink E. Temporal and spatial pattern of 1,3- β -glucanase and chitinase induction in potato leaves infected by *Phytophthora infestans*. *Plant J* 1992 ; 2 : 161-72.
- Smith CM, Boyko EV. The molecular basis of plant resistance and defense responses to aphid feeding : current status. *Entomol Exp Appl* 2006 ; 122 : 1-16.
- Solomon-Blackburn RM, Barker H. A review of host major-gene resistance to potato viruses X, Y, A and V in potato : genes, genetics and mapped locations. *Heredity* 2001a ; 86 : 8-16.
- Solomon-Blackburn RM, Barker H. Breeding virus resistant potatoes (*Solanum tuberosum*) : a review of traditional and molecular approaches. *Heredity* 2001b ; 86 : 17-35.
- Sticher L, Mauch-Mani B, Métraux JP. Systemic Acquired Resistance. *Annu Rev Phytopathol* 1997 ; 35 : 235-70.
- Stout MJ, Workman KV, Bostock RM, *et al.* Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia* 1998 ; 113 : 74-81.
- Thompson GA, Goggin FL. Transcriptomics and functional genomics of plant defence induction by phloem-feeding insects. *J Exp Bot* 2006 ; 57 : 755-66.
- Tjallingii WF. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. *Entomol Exp Appl* 1978 ; 24 : 721-30.
- Tjallingii WF, Hogen Esch T. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiol Entomol* 1993 ; 18 : 317-28.
- Valkonen JPT, Brigneti G, Pehu E. Resistance to *Myzus persicae* (Sulz.) in wild potatoes of the series *Etuberosa*. *Acta Agr Scand Sect B Soil Plant Sc* 1992 ; 42 : 118-27.
- Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T, *et al.* Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proc Natl Acad Sci USA* 2001 ; 98 : 8139-44.
- Vleeshouwers VGAA, Van Dooijeweert W, Govers F, *et al.* Does basal PR gene expression in *Solanum* species contribute to non-specific resistance to *Phytophthora infestans*. *Physiol Mol Plant Pathol* 2000 ; 57 : 35-42.
- Vleeshouwers VGAA, Van Dooijeweert W, Govers F, *et al.* The hypersensitive response is associated with host and non host resistance to *Phytophthora infestans*. *Planta* 2000 ; 210 : 853-64.
- Yu D, Liu Y, Fan B, *et al.* Is the high basal level of salicylic acid important for disease resistance in potato. *Plant Physiol* 1997 ; 115 : 343-9.
- Zhu-Salzman K, Salzman RA, Ahn J-E, *et al.* Transcriptional regulation of *Sorghum* defense determinants against a phloem-feeding aphid. *Plant Physiol* 2004 ; 134 : 420-31.