

Biologie et pathologie végétales / Vegetal biology and pathology

L'arsenal phytosanitaire face aux ennemis des plantes. Considérations générales [☆]

The arsenal of agrochemical products versus the plant enemies. General considerations

Jean-Louis Bonnemain ^{a,*}, Jean-François Chollet ^b

^a *Laboratoire de physiologie et biochimie végétales, UMR CNRS 6161, 40, av. du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers cedex, France*

^b *Laboratoire « Synthèse et réactivité des substances naturelles », UMR CNRS 6514, 40, av. du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers cedex, France*

Reçu le 10 juin 2002 ; accepté le 7 octobre 2002

Présenté par Michel Thellier

Résumé

Les plantes sont attaquées, non seulement par divers types de micro-organismes pathogènes, mais aussi par d'autres ennemis, parmi lesquels des mollusques, des nématodes, des acariens et des insectes. Elles peuvent développer des stratégies complexes et efficaces pour faire face aux pathogènes (réaction hypersensible et résistance systémique acquise) et aux herbivores (émissions de produits volatils attirant des parasites de l'agresseur, synthèse d'inhibiteurs de protéinases). Cependant, la confrontation de la plante avec les agresseurs peut aussi tourner à l'avantage de ces derniers. Aussi, dans le passé, l'attaque des cultures a-t-elle régulièrement généré des pertes économiques considérables. À partir de la seconde guerre mondiale, l'essor de la chimie organique, associé à la prise en considération des problèmes du monde agricole, a débouché sur la mise au point d'un nombre sans cesse croissant de produits phytosanitaires. Ils se répartissent actuellement en une dizaine de classes, les herbicides, les fongicides et les insecticides-acaricides, représentant plus de 90 % du marché mondial. La plupart des produits phytosanitaires mis sur le marché au cours de ces trois dernières décennies sont actifs à faible dose et bénéficient d'un profil toxicologique et écotoxicologique nettement plus favorable que celui des premières familles de pesticides, ces dernières étant maintenant totalement ou partiellement retirées du marché. Plusieurs familles plus ou moins récentes sont des analogues de métabolites produits par divers types d'organismes. Les progrès réalisés dans la protection des cultures sont donc remarquables, mais les déséquilibres environnementaux créés ont généré une dépendance vis-à-vis des phytosanitaires. Fort judicieusement, des stratégies alternatives (éliciteurs, ingénierie génétique par exemple) ont été initiées ou développées lors de la dernière décennie.

Pour citer cet article : J.-L. Bonnemain, J.-F. Chollet, *C. R. Biologies 326 (2003)*.

© 2003 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

[☆] Cet article, comme les quatre autres placés en tête de ce numéro, constitue le compte rendu d'une communication présentée lors de la séance commune Académie des sciences–Académie d'agriculture, qui s'est tenue le 27 mai 2002 à l'Académie des sciences, à Paris, sur le thème *Équilibres et déséquilibres phytosanitaires dans le monde végétal*.

* Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : jl.bonnemain@voila.fr (J.-L. Bonnemain).

Abstract

Plants are attacked, not only by various microorganisms, but also by other enemies, such as molluscs, nematods, mites, and insects. They have evolved complex and efficient mechanisms to defend themselves against pathogens (hypersensitive response, systemic acquired resistance) and herbivores (release of volatile compounds that attract predators of the herbivores, accumulation of proteinase inhibitors). Yet, the confrontation of the plants with their invaders can also turn to the advantage of the latter. In the past, the attacks of crops regularly brought about dramatic economic losses. From the World War II onwards, the development of organic chemistry associated with a growing awareness of the problems of agriculture has resulted in the production of a constantly growing number of plant protection products. They are currently divided into about ten classes, the herbicides, fungicides, and insecticides–acaricides making up more than 90% of the world market. Most of the agrochemical products put on the market over these last three decades are used in relatively low doses and have a more favourable toxicological and ecotoxicological profile than those of the former pesticides, many of which are now withdrawn from the market. Several more or less recent families are derivatives of metabolites from various organisms. Thus, the improvement achieved in the protection of crops is outstanding. However, one on the main side-effect is an environmental imbalance that has entailed a dependency on agrochemicals. Quite judiciously, alternative strategies (elicitors, genetic engineering, etc.) have been initiated or developed over the last decade. **To cite this article: J.-L. Bonnemain, J.-F. Chollet, C. R. Biologies 326 (2003).**

© 2003 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

Mots-clés : produits agrochimiques ; ennemis des plantes

Keywords: agrochemical products; plant enemies

Lors de la séance du 5 février 2001, commune à l'Académie d'agriculture et à l'Académie des sciences, sur le thème : « Agents pathogènes des plantes : découverte, pathogénie, problèmes de société », on a vu que les plantes peuvent être agressées par divers types de micro-organismes pathogènes : champignons, bactéries et mycoplasmes, virus et viroïdes [1–8]. De plus, dans le cadre de l'interaction incompatible, les plantes développent, face aux micro-organismes, une stratégie complexe et efficace [9,10] :

- renforcement des barrières mécaniques naturelles, qui peut notamment se traduire par des dépôts surnuméraires de callose ou de lignine ;
- biosynthèse de phytoalexines et de protéines de défense, parmi lesquelles des enzymes antimicrobiennes ;
- mort programmée des cellules au niveau de la zone d'infection, accompagnée d'une résistance locale acquise, ce qui assure le confinement du micro-organisme au sein d'un environnement hostile ;
- résistance systémique acquise, qui permet à la plante d'être encore plus performante en cas de nouvelle agression.

Les plantes doivent aussi faire face à d'autres assaillants, par exemple des mollusques, des nématodes, des acariens et des insectes, ces derniers pouvant être notamment broyeurs ou piqueurs. À cet égard, les pucerons qui plantent leurs stylets dans les tubes criblés du phloème sont considérés comme l'un des principaux groupes de ravageurs au plan mondial. Leur effet n'est pas lié uniquement au prélèvement de sève libérienne. D'une part, ils peuvent provoquer des toxicoles. C'est en particulier le cas de *Therioaphis macculata*, qui est l'un des principaux ravageurs de la luzerne aux États-Unis (Fig. 1), d'où le travail des sélectionneurs, qui a permis d'introduire des variétés de luzerne résistantes. D'autre part, ils peuvent induire la formation de galles sur les organes aériens et, dans le cas d'une attaque de phylloxéra sur vigne européenne, de « tubérosités » et de « nodosités » racinaires, qui pourrissent. Enfin, et surtout, ce sont les vecteurs d'un grand nombre de maladies à virus. Leur statut de ravageur majeur va sans doute perdurer : d'une part, comme d'autres insectes, ils peuvent développer des résistances vis-à-vis des insecticides ; d'autre part, les traitements insecticides présentent bien souvent l'inconvénient de raréfier leurs prédateurs naturels.

Divers exemples montrent que les plantes développent des défenses sophistiquées pour faire face aux



Fig. 1. *Therioaphis macculata* sur une feuille de luzerne. Noter la perte de chlorophylle le long des nervures. Il suffit d'une infestation modérée pour provoquer la mort de la plante (photo aimablement fournie par Serge Carré, Inra de Lusignan, Vienne, France).

insectes. Ainsi, lorsque les feuilles de cotonnier sont attaquées par des larves de *Spodoptera exigua* Hübner, elles libèrent dans l'environnement des substances volatiles [11]. Il s'agit de l'indole, de terpènes (monoterpènes, sesquiterpènes, homoterpènes) et de petites molécules (hexenals, hexenols, acétate d'hexényle) provenant du clivage de l'acide linoléique. Ces substances volatiles se comportent comme des signaux guidant des hyménoptères parasites vers les chenilles de *S. exigua*, dans lesquelles ils pondent leurs œufs. La production de ces substances est provoquée par des éliciteurs présents dans la salive du lépidoptère, tout particulièrement la volicitine. Notons que la volicitine est un conjugué formé par la chenille résultant de l'addition de glutamine (et d'un groupement hydroxyle) à l'acide linoléique provenant de l'hôte. Par conséquent, l'impact de l'acide linoléique est complexe : d'une part, il compte parmi les nutriments essentiels à de nombreuses larves de lépidoptères, mais, d'autre part, il contribue à limiter leur nombre.

De nombreuses plantes répondent également à l'attaque des herbivores, en activant des gènes de défense, dont les produits inhibent les protéases digestives de

l'agresseur. Ce mécanisme a été étudié de façon détaillée par Ryan et ses collaborateurs [12–14] chez les solanacées, la tomate notamment. Le signal libéré au niveau de la blessure est un petit polypeptide de 18 acides aminés, nommé systémine. Celle-ci provient de l'hydrolyse partielle d'un précurseur, la prosystémine, qui comporte 200 acides aminés chez la tomate. La systémine, très mobile dans la plante et active à des concentrations extrêmement faibles, est considérée par Ryan [13] comme la première hormone peptidique identifiée chez les plantes. La reconnaissance du peptide signal par un récepteur est à l'origine d'une vaste cascade d'événements (Fig. 2) :

- « décompartmentation » quasi immédiate de l'ion Ca^{2+} et dépoliarisation du potentiel transmembranaire ;
- activation d'une phospholipase et libération de l'acide linoléique à partir des membranes de l'hôte ;
- synthèse d'acide jasmonique, un analogue structural des prostaglandines ;
- activation de gènes codants pour des produits de la voie de signalisation, parmi lesquels la prosystémine et le récepteur de la systémine, des enzymes de la voie de synthèse de l'acide jasmonique, une NADPH oxydase et une polygalacturonase, qui va libérer des oligogalacturonides ;
- enfin, activation, quelques heures après l'attaque de l'herbivore, de gènes codants pour des inhibiteurs de protéinases et une polyphénol oxydase, c'est-à-dire des produits qui vont exercer un effet dissuasif.

Notons que, si les tissus sont traités avec le chlorure de diphénylène iodonium (DPI), un inhibiteur des NADPH oxydases, on constate que cette substance n'affecte pas l'expression de gènes précoces, comme ceux codants pour la prosystémine ou les enzymes de la voie de synthèse des jasmonates, mais bloque à la fois la production de H_2O_2 et l'expression des gènes tardifs de défense. Cela suggère que H_2O_2 est un messager secondaire, intervenant tardivement dans la voie de signalisation [14] (Fig. 2).

La confrontation de la plante cultivée avec ses ennemis n'est pas toujours aussi heureuse : ainsi, dans le cadre d'une relation compatible entre celle-ci et un micro-organisme pathogène, la maladie s'installe ;

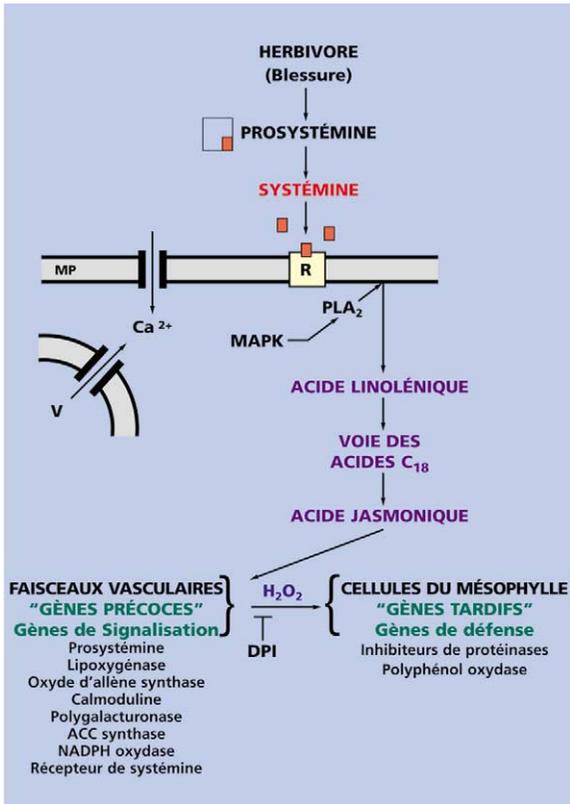


Fig. 2. Réponse des tissus foliaires de tomate endommagés par un insecte herbivore, avec les principales étapes étudiées de la cascade de signalisation. L'interaction de la systémine avec son récepteur induit une cascade complexe d'événements, en premier lieu une « décompartmentation » de divers ions (Ca^{2+} , H^+ , K^+) et l'activation d'une MAP kinase. Le niveau des jasmonates commence à s'élever 15 min environ après l'attaque de l'herbivore. Les messagers des gènes précoces commencent à s'accumuler 30 min environ après l'attaque et les messagers des gènes de défense quelques heures plus tard. Le peroxyde d'hydrogène généré dans les tissus vasculaires est un signal systémique induisant l'activation des gènes de défense dans le mésophylle. DPI, chlorure de diphénylène iodonium ; MAPK, MAP kinase ; MP, membrane plasmique ; PLA_2 , phospholipase A_2 ; R, récepteur de la systémine ; V, vacuole (d'après Ryan [13] et Orozco-Cárdenas et al. [14]).

L'attaque par des herbivores peut également lui être fatale. Durant la première moitié du siècle dernier, l'issue des cultures était encore très incertaine. Les céréales, par exemple, étaient confrontées, non seulement aux mauvaises herbes, mais aussi à diverses maladies fongiques (caries, ergots, charbons et rouilles). En ce qui concerne la pomme de terre, les ravages causés par les doryphores avant et pendant la seconde

guerre mondiale sont restés dans les mémoires. On préconisait notamment un ramassage manuel, une méthode également recommandée pour lutter contre les vers blancs. Les dégâts causés par ces derniers avaient été estimés, en 1947, à 30 milliards de francs de l'époque. Ces quelques exemples permettent d'avoir une idée du progrès considérable amené par le développement des produits phytosanitaires, dans le domaine de la protection des récoltes, au cours de la seconde moitié du XX^{e} siècle.

Ceux-ci comprennent les herbicides, les fongicides, les insecticides-acaricides, les nématicides, les rodenticides, les taupicides, les corvifuges et corvicides, les molluscicides, les répulsifs, les substances de croissance et les divers. En fait, les trois premières classes représentent plus de 90 % du marché mondial ; par conséquent, les autres classes sont souvent regroupées parmi les « produits divers ». Le Tableau 1 fait apparaître quelques familles de fongicides, d'herbicides et d'insecticides-acaricides ayant joué ou jouant actuellement un rôle important dans la protection des plantes cultivées. On trouvera les informations essentielles sur les principales familles de phytosanitaires ainsi que sur leurs mécanismes d'action dans trois articles de synthèse récents [15–17].

La plupart des produits utilisés pour la protection des cultures sont issus de la méthode de synthèse en aveugle avec son cortège de tests. Cette démarche a fourni un certain nombre de molécules ayant des propriétés inattendues, mais remarquables. Ainsi, le diflubenzuron, qui résulte de l'addition d'analogues de deux molécules herbicides (le diuron et le dichlobénil) est un insecticide, plus précisément le premier insecticide larvicide commercialisé ; il offre l'intérêt d'être sans danger pour la faune auxiliaire (oiseaux, gibiers) et les abeilles. Le phoséthyl-Al (ou foséthyl-Al) a été initialement testé comme antitranspirant, avant que l'on n'observe que les parcelles de vigne traitées étaient exemptes de mildiou et que l'on ne découvre par la suite que son mode d'action (plus exactement celui de son métabolite actif, le phosphonate) était totalement différent des fongicides commercialisés jusqu'alors ; il s'agit du premier activateur systémique des réactions de défense [18,19] mis sur le marché. Le glyphosate a été synthétisé dans le cadre de recherches sur des régulateurs de la synthèse de saccharose chez la canne à sucre, avant de devenir l'herbicide le plus vendu dans le monde ; il est, par ailleurs, le premier

Tableau 1
Quelques grandes familles de produits phytosanitaires

Fongicides	Herbicides	Insecticides–acaricides
Sulfate de cuivre, soufre (fin XIX ^e siècle)	Hormones (1942)	Arsénicaux (avant 1940)
Dithiocarbamates (1950)	Dérivés de l'urée (1951)	Organochlorés (1939)
Phtalimides (1952)	Carbamates (1954)	Organophosphorés (1947)
Benzimidazoles (1967)	Di- & triazines (1956)	Carbamates (1956)
Triazoles, imidazoles, morpholines (IBS) (1972)	Aminophosphonates (1971)	Benzoyl-urées (1972)
Strobilurines (1992)	Sulfonylurées (1977)	Pyréthroïdes (1973)

représentant du groupe des herbicides inhibiteurs de la synthèse d'acides aminés, la cible étant, dans son cas, la 5-énolpyruvyl-shikimate-3-phosphate synthétase.

D'autres produits, en revanche, sont des analogues de métabolites d'organismes divers (plantes supérieures, champignons, bactéries, batraciens). L'amélioration par les chimistes de molécules naturelles ayant des propriétés biologiques intéressantes est une démarche actuellement privilégiée dans le domaine de la protection phytosanitaire des plantes cultivées. Cependant, elle a été initiée très tôt, avec la synthèse des premiers herbicides auxiniques durant la seconde guerre mondiale [20,21]. Ceux-ci ont permis de faire franchir un pas décisif à la protection des céréales vis-à-vis des dicotylédones. Paradoxalement, les bases cellulaires de leur phytotoxicité n'ont pas été claires pendant des décennies. Il a été montré récemment que les gènes codants pour l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique synthase (ACC synthase) sont induits dans les minutes qui suivent l'addition d'un herbicide auxinique, d'où une élévation importante, dans les deux heures qui suivent, du niveau de l'ACC et une surproduction d'éthylène et de HCN, ce dernier étant formé à des concentrations physiologiquement toxiques [22,23] (Fig. 3). Par la suite, le niveau de l'acide abscissique s'accroît considérablement et les données obtenues à l'aide de divers outils (mutants déficients en ABA, inhibiteurs de synthèse) suggèrent que l'éthylène interagit positivement avec la voie de biosynthèse de l'ABA, la cible la plus probable étant la 9-*cis*-époxy-caroténoïde dioxygénase. L'ABA entraîne la fermeture des stomates, inhibe la croissance et, de concert avec l'éthylène, induit la sénescence des tissus foliaires non encore nécrosés (Fig. 3). Ce mécanisme concerne également les herbicides auxiniques récents (les acides quinoléine carboxyliques). Toujours dans le domaine des herbicides, l'intérêt se porte actuellement sur les callistémones (mésotrione, sulcotrione)

[24], qui sont des analogues d'une molécule (la leptospermonne) produite par *Callistemon citrinus* (Myrtacées), un arbuste originaire d'Australie, sous lequel aucune herbe ne pousse.

En ce qui concerne les insecticides, on connaît le succès considérable des pyréthroïdes, qui sont des analogues, puissants et relativement stables, des pyrèthrines présentes dans les fleurs de pyrèthres, des plantes apparentées à nos chrysanthèmes. Une autre famille émerge actuellement : celle des néonicotinoïdes. Du côté des fongicides, une nouvelle famille d'analogues retient tout particulièrement l'attention : il s'agit des strobilurines [16]. Tous ces produits présentent l'intérêt d'être efficaces à doses relativement faibles et d'être apparemment très peu toxiques pour les mammifères dans des conditions normales d'utilisation. Ainsi, en ce qui concerne les insecticides, la DL 50 sur rat (voie orale, mg kg⁻¹) est passée d'environ 10 pour certains organophosphorés à quelques centaines pour les pyréthroïdes, ces dernières molécules étant utilisées à des doses de quelques grammes par hectare. Toutefois, leur sélectivité peut avoir des limites. Ainsi les pyréthroïdes, comme d'ailleurs les pyrèthrines, sont redoutables pour les poissons.

L'arsenal phytosanitaire à usage agricole est en constant renouvellement [15–17]. De nouvelles molécules remplacent les plus anciennes, moins performantes en termes d'efficacité biologique ou de respect de l'environnement ainsi que de la santé de l'utilisateur et du consommateur. Cette amélioration ne doit pas masquer (*i*) les coûts et les contraintes de l'utilisation des produits phytosanitaires, (*ii*) le problème des résistances et (*iii*) les conséquences des déséquilibres créés (par exemple, l'élimination d'une catégorie de parasites peut être suivie de l'installation d'une autre catégorie d'ennemis des plantes cultivées). Par ailleurs, les produits dont on dispose ne permettent pas de lutter contre divers parasites, qui génèrent de véri-

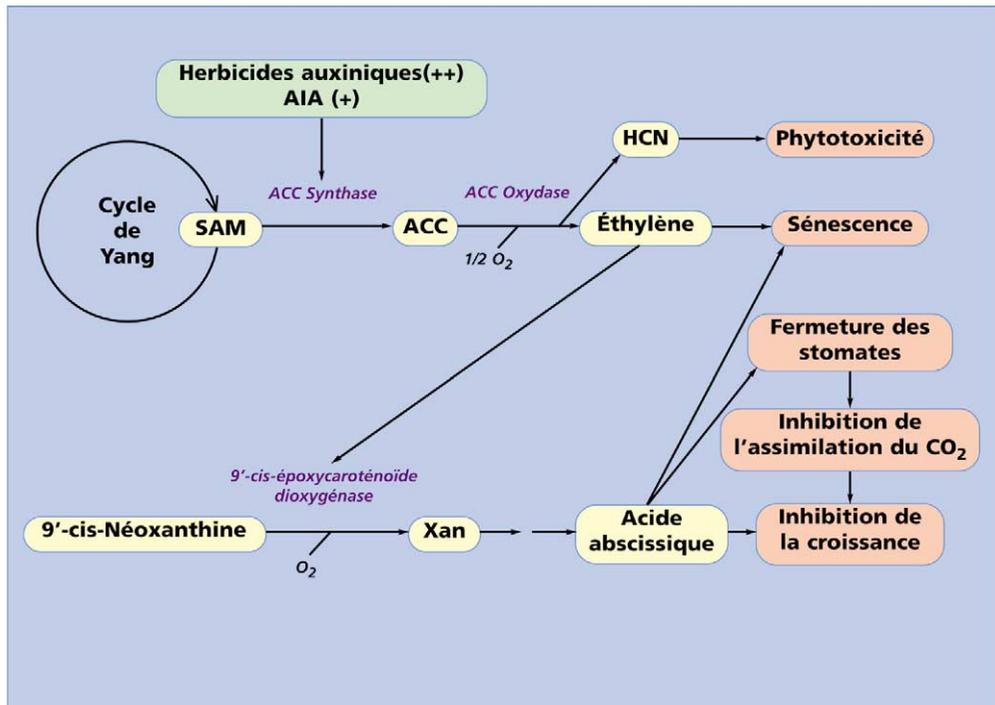


Fig. 3. Mécanismes de l'effet des herbicides auxiniques (voir texte pour le détail). L'acide indole-3-acétique peut induire sensiblement les mêmes réponses lorsqu'il est fourni à des concentrations excessives. AIA, acide indole-3-acétique ; ACC, acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique ; SAM, S-adenosylméthionine ; Xan, xanthoxine (d'après Hansen et Grossmann [22] et Grossmann [23]). Il est par ailleurs possible que les herbicides auxiniques agissent directement sur l'intégralité structurale et fonctionnelle des membranes dans les zones de forte accumulation.

tables fléaux. Ceci est lié à la nature de l'agent pathogène, à sa localisation dans la plante ainsi qu'aux dimensions de celle-ci. On peut citer le viroïde du cadang-cadang, qui a pratiquement anéanti la production de noix de coco aux Philippines, ou encore l'agent du bayoud (*Fusarium oxysporium* f. sp. *albedinis*), qui a détruit les deux tiers des palmiers dattiers au Maroc et une bonne partie de ceux d'Algérie. Compte tenu de ces divers constats, il a été fort sage de poursuivre ou d'initier d'autres approches [25,26], afin d'éviter le tout phytosanitaire et, à terme, de réduire l'usage, aujourd'hui excessif, des pesticides.

Dans ce contexte, et suite aux exposés du 5 février 2001, la présente séance mettra l'accent : (i) sur les cibles cellulaires des principaux fongicides, sur les mécanismes des résistances ainsi que sur des molécules stimulant les réactions de défense de la plante, (ii) sur les bases moléculaires des mécanismes de défense de la plante avec, comme prolongement, la stratégie de lutte génétique contre les pathogènes, (iii) sur

les stratégies de protection intégrée des cultures permettant de concilier impératifs économiques, qualité des aliments et respect de l'environnement et (iv) sur les actions développées par le ministère de l'Agriculture dans le cadre de la protection des consommateurs et de la qualité des productions.

Références

- [1] J. Bové, Introduction à la séance commune consacrée aux agents pathogènes des plantes : découverte, pathogénie, problèmes de société, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 873–874.
- [2] F. Rapilly, Champignons des plantes : les premiers agents pathogènes reconnus dans l'histoire des sciences, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 893–898.
- [3] J.-P. Paulin, M. Ridé, J.-P. Prunier, Découverte des bactéries phytopathogènes il y a cent ans : controverses et polémiques transatlantiques, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 905–914.

- [4] C. Boucher, S. Genin, M. Arlat, Concepts actuels sur la pathogénie chez les bactéries phytopathogènes, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 915–922.
- [5] M. Garnier, X. Foissac, P. Gaurivaud, F. Laigret, J. Renaudin, C. Saillard, J.-M. Bové, Mycoplasmas, plants, insect vectors: a matrimonial triangle, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 923–928.
- [6] H. Lecoq, Découverte du premier virus, le virus de la mosaïque du tabac : 1892 ou 1898 ?, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 929–933.
- [7] T. Candresse, R. Krause-Sakate, F. Richard-Forget, E. Redondo, S. German-Retana, O. Le Gall, Plant viruses and the recent discovery of unforeseen basic cellular processes, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 935–941.
- [8] R. Flores, A naked plant-specific RNA ten-fold smaller than the smallest known viral RNA: the viroid, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 943–952.
- [9] M.T. Esquérré-Tugayé, Plantes et agents pathogènes, une liaison raffinée et dangereuse : l'exemple des champignons, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 899–903.
- [10] O. Klarzynski, B. Fritig, Stimulation des défenses naturelles des plantes, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 953–963.
- [11] P.W. Paré, J.H. Tumlinson, Plant volatiles as a defence against insect herbivores, Plant Physiol. 121 (1999) 325–331.
- [12] B. Mc Gurl, G. Pearce, M.L. Orozco-Cárdenas, C.A. Ryan, Structure, expression and antisense inhibition of the systemin precursor gene, Science 255 (1992) 1570–1573.
- [13] C.A. Ryan, The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes, Biochim. Biophys. Acta 1477 (2000) 112–121.
- [14] M.L. Orozco-Cárdenas, J. Narváez-Vásquez, C.A. Ryan, Hydrogen peroxide acts as a second messenger for the induction of defense genes in tomato plants in response to wounding, systemin, and methyl jasmonate, Plant Cell 13 (2001) 179–191.
- [15] P. Gaillardon, P. Leroux, R. Delorme, Évolution des produits phytosanitaires à usage agricole. I – Les herbicides, Phytoma 544 (2001) 10–16.
- [16] P. Leroux, R. Delorme, P. Gaillardon, Évolution des produits phytosanitaires à usage agricole. II – Les fongicides, Phytoma 545 (2002) 8–15.
- [17] R. Delorme, P. Leroux, P. Gaillardon, Évolution des produits phytosanitaires à usage agricole. III – Les insecticides-acaricides, Phytoma 548 (2002) 7–13.
- [18] P. Saindrenan, T. Barchietto, J. Avelino, G. Bompeix, Effects of phosphite on phytoalexin accumulation in leaves of cowpea infected with *Phytophthora cryptogea*, Physiol. Mol. Plant Pathol. 32 (1988) 425–435.
- [19] F. Leconte, J.-L. Bonnemain, L. de Cormis, T. Barchietto, Devenir métabolique, distribution et formes de transport (système xylémienne et système libérienne) du phoséthyl-Al chez *Lycopersicon esculentum* Mill, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 307 (1988) 221–227.
- [20] P.W. Zimmerman, A.E. Hitchcock, Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity, Contr. Boyce Thompson Inst. 12 (1942) 321–343.
- [21] P.S. Nutman, H.G. Thornton, J.H. Quastel, Inhibition of plant growth by 2,4-D and other plant growth substances, Nature 155 (1945) 498–500.
- [22] H. Hansen, K. Grossmann, Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition, Plant Physiol. 124 (2000) 1437–1448.
- [23] K. Grossmann, Mode of action of auxin herbicides: a new ending to a long, drawn out story, Trends Plant Sci. 5 (2000) 506–508.
- [24] J.-M. Béraud, J.-M. Compagnon, F. Kay, Qu'est-ce que la mésotriène ? Herbicide sélectif du maïs, Phytoma 542 (2001) 41–44.
- [25] P. Bye, C. Descoins, A. Deshayes, Phytosanitaires, protection des plantes, biopesticides, Inra Éditions, 1991, 178 p.
- [26] O. Klarzynski, B. Plesse, J.-M. Joubert, J.C. Yvin, M. Kopp, B. Kloareg, B. Fritig, Linear β -1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco, Plant Physiol. 124 (2000) 1027–1037.