

Les stimulateurs des défenses naturelles des plantes (SDN)

Antoine BLANCHARD & Flora LIMACHE

Mars 2005

Rapport bibliographique



Table des matières

Introduction	1
1 Principe des SDN	1
1.1 Les défenses naturelles des plantes	1
1.1.1 Mécanismes généraux	1
Défense passive	1
Défense active	1
1.1.2 Mécanismes moléculaires	3
Reconnaissance de l'agent pathogène	3
Réponse précoce	3
Voies de signalisation et réactions de défense :	3
1.2 Vers les SDN : historique	4
1.2.1 Molécules naturelles et de synthèse	4
1.2.2 Génie génétique	4
1.2.3 Microorganismes vivants	5
2 SDN développés et en projets	5
2.1 Caractéristiques générales des SDN	5
2.2 Revue des molécules SDN	5
2.2.1 Molécules agissant au niveau de la reconnaissance de l'agent pathogène	5
2.2.2 Molécules intervenant dans la cascade de signaux	6
2.2.3 Molécules ayant un mode d'action inconnu	7
2.3 Zoom sur quelques SDN	8
2.3.1 Iodus 40® de Goëmar	8
Propriétés, cible et emploi	8
Développement du produit	8
Efficacité	8
2.3.2 Bion® de Syngenta	9
Propriétés, cible et emploi	9
Efficacité	9
2.4 Intérêt en protection des plantes	9
2.4.1 Intérêt technique	9
2.4.2 Intérêt environnemental	10
2.4.3 Place dans l'agriculture contemporaine	10
3 Perspectives	11
3.1 Progression des connaissances scientifiques	11
3.1.1 Connaissances fondamentales	11
3.1.2 Connaissances appliquées en protection des cultures	11
3.2 Stratégies des firmes phytosanitaires et déploiement de l'offre	12
3.3 Progression chez les agriculteurs et évolution du marché	12
3.4 Demande sociétale et position des pouvoirs publics	13
Conclusion	13

Introduction

L'agriculture contemporaine a un besoin de plus en plus grand de protéger ses cultures et ses récoltes si elle veut maintenir ses hauts rendements et ses marges déjà faibles dans certaines productions. Malheureusement, les pesticides ont une mauvaise image dans le public (en témoigne l'actuelle campagne de communication menée par l'UIPP) et sont de plus en plus sur la sellette pour des questions de toxicité, de pollution. . . Il se pose également le problème de l'efficacité des produits phytosanitaires qui, comme les antibiotiques utilisés en médecine humaine, voient des résistances apparaître qui les rendent inefficaces. Face à ces limitations, l'industrie agrochimique piétine et le développement de nouvelles substances actives – et encore plus de nouvelles familles – semble de plus en plus difficile. Or il existe des voies pour sortir de cette impasse qui révisent complètement les paradigmes régissant la lutte contre les ennemis des cultures. L'une d'entre elles consiste à donner aux plantes les moyens de se défendre elles-même, ou renforcer leurs propres moyens de défense, plutôt que de combattre directement l'agresseur. Dans cette catégorie se trouvent les stimulateurs des défenses naturelles des plantes (SDN), une solution intéressante sur les plans scientifique et agronomique, et qui pourrait bien être une solution d'avenir. Nous commencerons par présenter les mécanismes de défense des plantes avant d'étudier en détail ces SDN et de terminer par une réflexion prospective sur le devenir de ces produits et de leur marché.

1 Principe des SDN

1.1 Les défenses naturelles des plantes

1.1.1 Mécanismes généraux

Défense passive Les plantes, au cours de leur évolution, ont mis en place des barrières protectrices contre les bioagresseurs : cuticule, paroi pectocellulosique. . . Ces barrières mécaniques leur confèrent une résistance constitutive, notamment face aux agents pathogènes [26]. Mais si ceux-ci réussissent à les franchir, ils ont affaire aux mécanismes de défense active.

Défense active Les mécanismes de défense active peuvent débiter par la réaction d'hypersensibilité (HR). La réaction HR est une réaction spécifique basée sur le concept gène pour gène de Flor, dans laquelle le produit du gène d'avorulence du pathogène est reconnu par le produit du gène de résistance de la plante [27]. Cette réaction intense et violente se manifeste par la mort de la cellule hôte qui, avant de s'autodétruire, aura émis des signaux d'alerte vers les cellules voisines pour créer une zone de résistance locale acquise (LAR). Il s'ensuit la synthèse de molécules de défense antimicrobienne à action directe ou indirecte. Ces premières lignes de défense sont très efficaces pour confiner le pathogène et retarder son invasion dans l'organisme. La propagation des signaux et la synthèse des molécules de défense peuvent se généraliser à la plante entière : il s'agit de la résistance systémique acquise (SAR). Ce type de résistance est certes moins intense mais plus durable : la plante est préparée à une nouvelle attaque du pathogène ou d'un autre agresseur et pourra y répondre plus rapidement [26].

Ces mécanismes de défense se décomposent grossièrement en trois phases : reconnaissance, signalisation puis réactions de défense. Nous allons voir plus précisément comment se déroulent ces phases, schématisées figure 1 p. 2.

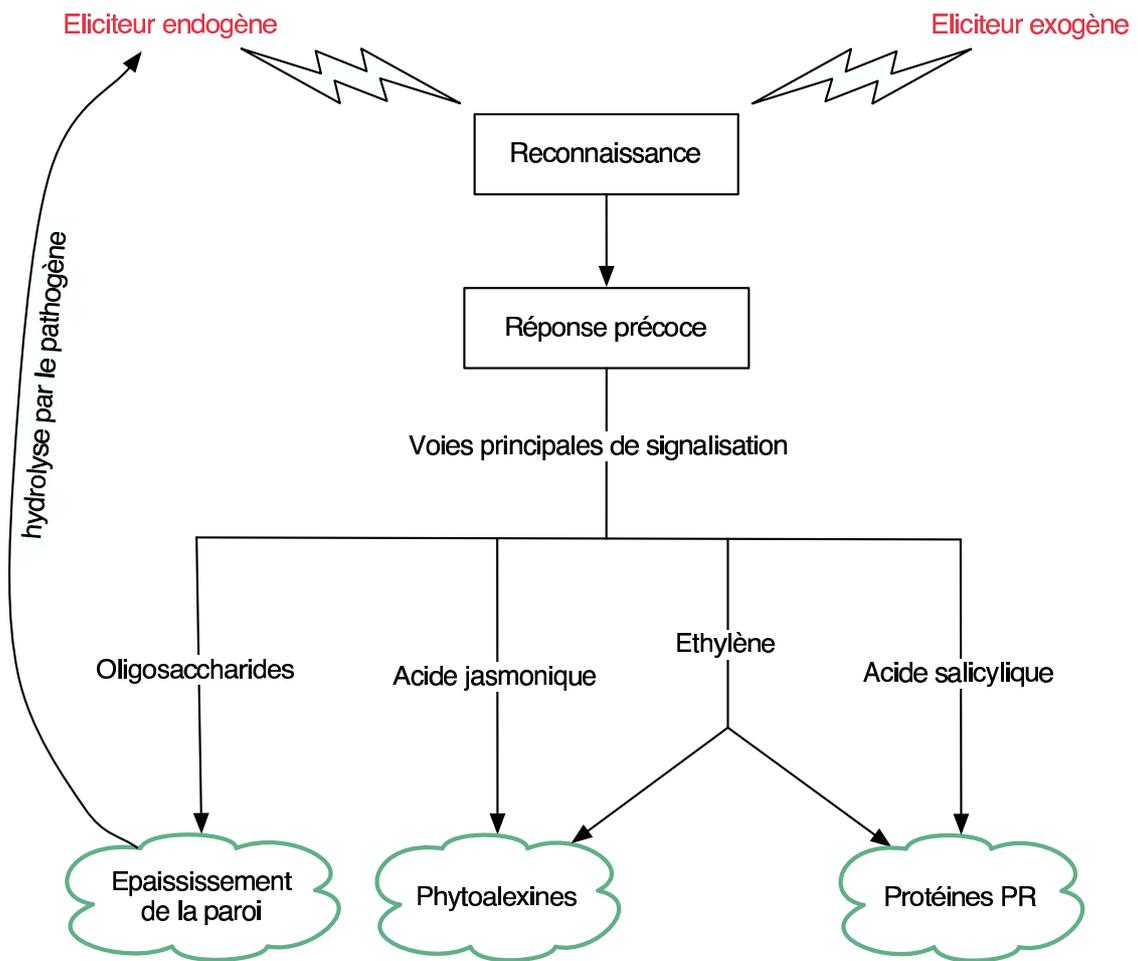


FIG. 1: Principaux mécanismes de défense des plantes

1.1.2 Mécanismes moléculaires

Reconnaissance de l'agent pathogène La perception d'un agent pathogène implique la reconnaissance d'un éliciteur spécifique ou non spécifique (le terme éliciteur a pour origine étymologique le verbe anglais *to elicit* : provoquer).

Le cas le plus connu d'éliciteur spécifique est une protéine exogène synthétisée à partir du gène d'avirulence dans la relation gène pour gène présentée précédemment et qui est reconnue par une protéine végétale codée par le gène de résistance, jouant le rôle de récepteur. La réaction d'hypersensibilité peut être provoquée par d'autres type d'éliciteurs que l'on nomme les éliciteurs généraux.

Les éliciteurs généraux, exogènes ou endogènes, sont de nature chimique variée [26]. Les éliciteurs exogènes sont des molécules provenant directement de l'agent pathogène, par exemple des β -glucanes ou la chitine issus de la paroi des champignons agresseurs [26]. Les éliciteurs endogènes sont des molécules issues de la plante elle-même ; ils peuvent être libérés une fois que la cellule a été attaquée, notamment lors de la dégradation de la paroi cellulaire. Ce sont par exemples des fragments polysaccharidiques ou des oligogalacturonides provenant de la dégradation de la pectine [26, 41].

Réponse précoce Elle a lieu quelques minutes après la reconnaissance des éliciteurs. Cette réponse se manifeste séquentiellement par :

- des flux ioniques à travers la membrane plasmique (influx d'ions calcium et de protons, efflux d'ions potassium et chlorure) ;
- l'activation de protéines kinases, permettant des phosphorylations et déphosphorylations de protéines ;
- l'activation des protéines G généralement associées à des récepteurs membranaires ;
- la production de formes très réactives de l'oxygène [17, 27].

Concernant ces formes réactives de l'oxygène, attardons nous sur l'anion superoxyde O_2^- et le peroxyde d'hydrogène H_2O_2 , qui est la forme la plus stable. Ceux-ci sont essentiellement produits par la NADPH oxydase, localisée sur la membrane des cellules végétales. Leur action dans le cadre d'une réponse précoce est directe : le H_2O_2 inhibe la germination de spores de plusieurs champignons pathogènes. Les radicaux oxydants renforcent aussi la paroi végétale en polymérisant des protéines de la paroi végétale et provoquent la mort des cellules végétales en peroxydant les lipides de leur membrane [26]. La réponse précoce est ensuite amplifiée par des réactions de défense proprement dites qui sont le plus souvent induites *via* une cascade de signalisation.

Voies de signalisation et réactions de défense :

Epaissement de la paroi Pour lutter contre l'action d'enzymes microbiennes digérant la paroi cellulaire végétale, la plante la renforce par diverses macromolécules qu'elle synthétise : protéines, polysaccharides ou polymères aromatiques (ressemblant à la lignine) [26]. Or la dégradation fongique de ces parois accélère encore plus la mise en place d'une résistance puisque les oligosaccharides obtenus servent d'éliciteurs endogènes.

Voie de l'acide jasmonique et production de phytoalexines Les phytoalexines sont des antibiotiques végétaux synthétisés au cours de la réaction d'hypersensibilité ou lors de la SAR. Leur synthèse peut-être provoquée par des métabolites secondaires issus de la réponse précoce comme H_2O_2 ou le monoxyde d'azote NO qui jouent le rôle de signaux.

Cependant, la voie royale de synthèse des phytoalexines est celle de l'acide jasmonique. L'acide jasmonique et son ester méthylique sont responsables de la synthèse des enzymes qui produisent les phytoalexines. Notons au passage que l'acide jasmonique, synthétisé à partir de l'acide linoléique, est un analogue structural des prostaglandines [8].

Voie de l'acide salicylique et production de protéines PR Les protéines de défense les plus connues sont les protéines PR (*pathogenesis related*). Elles ont la propriété de résister à l'activité de protéases issues de la plante ou du pathogène. Elles peuvent attaquer l'agresseur, comme les chitinases capables de dégrader la paroi des pathogènes [5]. La voie de signalisation principale conduisant à leur synthèse est celle de l'acide salicylique (fig. 2 p. 7).

Cette molécule dérivée de la phénylalanine (et précurseur de l'aspirine) joue un rôle clé de messager secondaire dans la mise en place des défenses de la plante. Des études tendent à montrer que l'acide salicylique est le signal responsable de l'établissement de la SAR, mais cela reste à prouver. Des chercheurs ont cependant observé son accumulation dans les plantes suite à une infection locale [35, 37] mais il ne semble pas agir de façon systémique dans la plante [19]. Il participerait également à la réaction HR et au confinement de l'agresseur sur le site primaire [26].

Autres molécules signal Les radicaux oxydants présents dans la réponse précoce peuvent activer la synthèse de gènes de défense et provoquer ainsi la synthèse de protéines de défense [26]. On peut citer le monoxyde d'azote, reconnu comme relais assurant et amplifiant des signaux d'origine végétale [27]. Les formes oxydantes agissent aussi comme des molécules signal dans le déclenchement de la mort cellulaire programmée [26].

L'éthylène est également un médiateur chimique intéressant. Cette hormone végétale volatile est fortement produite en cas de réaction hypersensible. L'éthylène peut induire et stimuler les enzymes de la biosynthèse de phytoalexines, de lignification mais aussi de la biosynthèse de protéines PR [29].

1.2 Vers les SDN : historique

Grâce à une connaissance suffisante des mécanismes de défense, il a été possible d'identifier les éliciteurs ou les messagers chimiques induisant la résistance des plantes. On appelle ces composés – qui présentent un grand intérêt en protection des cultures – des stimulateurs des défenses naturelles des plantes (SDN). Le principe des SDN a été énoncé pour la première fois par Peter Albersheim et ses collègues, il y a plus de 10 ans [27].

1.2.1 Molécules naturelles et de synthèse

Nous trouvons d'abord des molécules d'origine biologique comme les polysaccharides, lipides, et en dernier lieu la laminarine (extrait d'algue). A côté, des produits organiques de synthèse ont été développés à partir des années 1980. Le probénazole, précurseur de la saccharine, fut le premier utilisé au champ et l'est encore contre la pyriculariose du riz au Japon. A la même époque fut développé le foséthyl-Al : cette molécule et son principal métabolite, l'acide phosphonique, sont surtout efficaces contre les oomycètes. Ils agissent indirectement sur les défenses des plantes en provoquant chez le champignon une carence en phosphate qui stimule sa production de substances fongiques élicitrices : ce sont donc en fait des « faux SDN » [32]. Les dernières molécules de synthèse développées sont des analogues de l'acide salicylique, notamment l'acibenzolar-S-méthyl (benzothiadiazole ou BTH) [31].

1.2.2 Génie génétique

La connaissance des mécanismes de défense des plantes a aussi permis le développement de plantes transgéniques surexprimant des composants de défense situés en aval de la cascade de signalisation, comme une chitinase ou une β -1,3-glucanase. Les résultats ont été encourageants, les plantes se sont montrées efficaces contre plusieurs pathogènes en laboratoire, mais ils restent à approfondir : il faudrait faire exprimer fortement et simultanément toute une panoplie de gènes de défense pour mimer au mieux le système de défense [27]. Ces solutions, qui ne sont pas des SDN à proprement

parler mais y ressemblent, semblent prometteuses, nonobstant le problème de l'acceptabilité sociale actuelle des OGM.

1.2.3 Microorganismes vivants

Une dernière catégorie de solutions de type SDN existent qui mettent en œuvre des microorganismes vivants. Ainsi, il a été montré que la présence de *Pythium oligandrum* au niveau des racines de tomates cultivées en hors-sol déclenche et amplifie la synthèse de protéines PR d'où l'induction d'une SAR, et ce seulement quand les feuilles sont attaquées par l'agent pathogène *Botrytis cinerea* [30]. Autre exemple, *Verticilium dahliae*, inducteur de la SAR, est testé par la société néerlandaise Arcadis Inc. pour lutter contre la graphiose de l'orme [42]. Considérant que ce ne sont pas des molécules chimiques élémentaires et donc des SDN *sensu stricto*, nous ne reviendrons sur ces microorganismes dans la suite du rapport.

2 SDN développés et en projets

2.1 Caractéristiques générales des SDN

Les SDN ont par nature des caractéristiques en commun. Ainsi, ils sont inactifs sur l'agent pathogène puisqu'ils agissent sur la plante. Ce critère est très fréquemment utilisé en laboratoire pour les discriminer. Par exemple, l'équipe de M. Couderchet a travaillé sur un SDN qui est inactif si appliqué directement sur le champignon *Botrytis cinerea*, même à très forte dose [13]. Deuxième caractéristique, les changements observés au niveau biochimique sont identiques à ceux naturellement présents dans les plantes. C'est également un critère utilisé au laboratoire, avec une dimension quantitative puisque la mesure de ces molécules qui marquent une résistance induite renseigne sur l'efficacité du SDN. Les molécules mesurées peuvent être des protéines PR [5, 13, 30], une enzyme intervenant dans la synthèse de l'acide salicylique, la PAL [5], une phytoalexine [25] ou des peroxydases qui participent à la production d'espèces actives de l'oxygène [36]. Une commission de l'Association française de protection des plantes (AFPP) est même actuellement en réflexion pour décider si l'évaluation du pouvoir des SDN peut se faire sur la base de ces marqueurs induits du métabolisme des voies de défense des plantes.

À ces caractéristiques intrinsèques s'ajoutent des propriétés qui leur sont liées. Ainsi, les SDN sont généralement dépourvus de toxicité pour les êtres vivants et pour l'environnement et complètement biodégradables.

2.2 Revue des molécules SDN

2.2.1 Molécules agissant au niveau de la reconnaissance de l'agent pathogène

La première catégorie de molécules SDN concerne des molécules capables d'éliciter une réponse de défense en agissant au niveau de la reconnaissance du pathogène par la plante. Il s'agit surtout d'oligosaccharides dérivés de parois de champignon ou d'algue et de protéines de champignon, de bactérie ou de crustacé. Elles agissent en déclenchant une hyper-réaction locale et/ou une résistance systémique acquise (SAR). Cette dernière est intéressante car elle met la plante dans un état de veille pendant laquelle elle pourra mobiliser plus rapidement et efficacement ses défenses contre un grand nombre d'agresseurs et pour une période relativement longue, d'où l'expression souvent employée de « vaccin des plantes ».

Ainsi, la laminarine est un β -1,3-glucane extrait d'une algue brune dont la structure est proche de celle d'éliciteurs glucaniques fongiques [27]. C'est la substance active du Iodus 40® développé par Goëmar qui sera évoqué en détail dans le chapitre 2.3.1.

Le chitosan est un chitosaccharide obtenu par déacétylation de la chitine : proche de ce constituant de la paroi des champignons, il est de nature à éliciter une réaction de défense. Les expérimentations au champ avec une formulation-test à 2 % mise au point par Agrolor ont permis de révéler une efficacité de 40 % contre *Botrytis cinerea* (pourriture grise de la vigne) avec deux applications, avant et après l'attaque du pathogène [5]. Le chitosan est également présent dans la spécialité Elexa® développée par GlycoGenesis (anciennement SafeScience) mais vendue en juin 2004. Bien que sa situation actuelle est inconnue, son homologation aux États-Unis court toujours contre oïdium sur raisin, fraise et rose. Remarquons enfin qu'en plus de son activité de SDN, le chitosan est fongistatique, ce qui explique que des applications curatives sont également efficaces.

On peut aussi mimer l'agression d'un pathogène en appliquant des enzymes hydrolytiques sur la plante. Les cellulases produites par *Trichoderma harzianum* sont intéressantes à ce titre, et efficaces puisqu'elles induisent une réaction systémique dont les effets persistent une quinzaine de jours en serre sur melon, concombre, tomate et vigne [36]. D'autres expérimentations des mêmes auteurs montrent que la protection conférée par ces cellulases atteint 60 % sur melon contre *Fusarium oxysporum*. Cette piste des cellulases produites par *Trichoderma harzianum* est explorée par la société de biotechnologie Biophytech, sise à l'Agropolis de Montpellier. Mais on peut aller encore plus loin en cherchant à obtenir des cellulases élicitrices mais non hydrolytiques, en mutant par exemple leur site actif, ce qui éviterait d'entraîner des dommages pour les tissus de la plante. C'est ce que cherche à faire Biophytech [36].

Dans le même ordre d'idée, des protéases issues d'extraits végétaux judicieusement choisis permettent de protéger le melon à 60 % contre *Fusarium oxysporum*, ainsi que contre l'oïdium [36]. Là encore, des recherches sont menées pour obtenir des protéases dénaturées non hydrolytiques mais aussi bien reconnues par les récepteurs de la plante.

2.2.2 Molécules intervenant dans la cascade de signaux

Ces molécules ont des modes d'action divers mais au lieu de mimer l'agression d'un pathogène, elles s'insèrent dans la cascade complexe des signaux de la plante qui la conduisent à mobiliser ses moyens de défense.

La harpine agit au tout début de cette cascade, lors du déclenchement de la réaction hypersensible. La découverte en 1992 de cette protéine isolée de la bactérie *Erwinia amylovora*, agent du feu bactérien, fit du bruit (et la couverture de *Science* [46]); la harpine est le produit d'un cluster de gènes conservés, les gènes *hrp*, qui induisent une HR chez les plantes non-hôtes, sans que l'on sache exactement par quel moyen [17]. Les applications de cette découverte n'ont pas tardé, et la harpine est désormais la substance active du Messenger® (à 3 %), SDN développé aux États-Unis par Eden Bioscience et homologué en Espagne en février 2004 (sur tomate, poivre, concombre, melon, fraise, laitue, agrumes et olives), mais pas encore présent en France. Cette préparation induit une réponse complète de la plante dans les 3 à 5 jours après traitement, qui dure plusieurs semaines ou toute la campagne, selon la culture [18].

D'autres composés sont capables d'induire directement une résistance systémique induite (SAR), sans passer par la phase de la réaction hypersensible et les dégâts qui peuvent lui être collatéraux (feuilles légèrement nécrosées...). La plupart du temps, cette action correspond à une « potentialisation » : les réactions de la plante ne s'observent qu'en présence d'un pathogène. Ainsi, l'acide salicylique qui est un élément majeur de la cascade de signaux conduisant à la SAR a rapidement été testé comme SDN. Mais il possède l'inconvénient de ne pas être systémique (et donc de n'induire une résistance que dans les feuilles traitées), d'être rapidement dégradé à la surface des feuilles et d'être phytotoxique à des doses relativement faibles [42].

Les chercheurs se sont donc rapidement orientés vers des analogues de l'acide salicylique représentés figure 2 p. 7. Parmi eux, les dérivés de l'acide isonicotinique et en particulier l'acide 2,6-

dichloroisonicotinique (INA) déclenchent bien une réaction de défense dans les 2 jours [42] mais sont phytotoxiques [31], ce qui rend leur utilisation impossible.

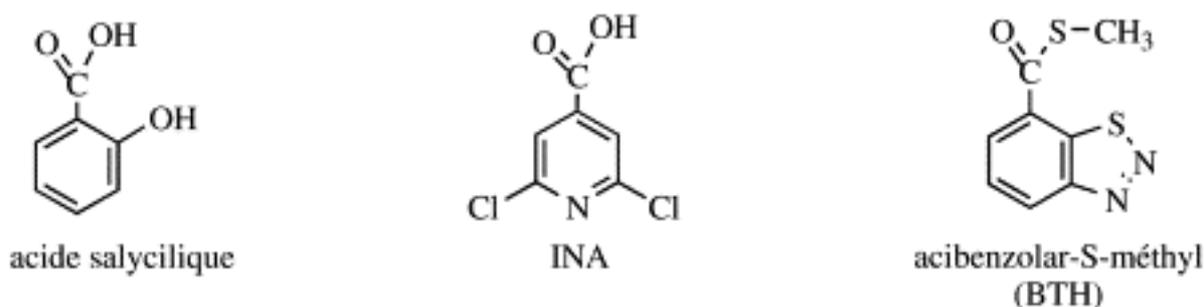


FIG. 2: Formules de l'acide salicylique et de ses analoges SDN [31]

En revanche, l'acibenzolar-S-méthyl (BTH) qui stimule la production de protéines PR, probablement en se substituant à l'acide salicylique, est un SDN idéal. De fait, c'est la substance active du Bion® de Syngenta, sur lequel nous reviendrons dans le paragraphe 2.3.2.

L'acide β -aminobutyrique (BABA), acide aminé non protéique, a été découvert fortuitement (il est très rare dans la nature [24]) et s'est révélé efficace sur un très grand nombre de couples plante-pathogène. Entre autres, notons qu'il est efficace sur tomate contre *Phytophthora infestans*, *Fusarium oxysporum* fsp. *lycopersici* et *Botrytis cinerea* mais aussi sur vigne contre *Plasmopara viticola* (taux de protection avoisinant 75 %), sur chou fleur contre *Phytophthora infestans* et sur laitue contre *Bremia lactuca*; on relève également une résistance induite contre des virus et des nématodes des genres *Meloidogyne* et *Heterodera* [14]. Son mode d'action est encore discuté, mais l'utilisation de mutants d'*A. thaliana* a permis de montrer que le BABA agit par la voie de la SAR, en se passant de l'acide salicylique ou non selon le pathogène présent [24, 48]. De plus, on sait qu'il diffuse de façon systémique dans la plante et s'accumule préférentiellement dans les jeunes organes; la protection ainsi induite dure au moins deux semaines [14].

2.2.3 Molécules ayant un mode d'action inconnu

Les modes d'action des SDN ne sont pas toujours connus, que ce soit dans l'ensemble ou dans le détail, à cause de la complexité des cascade de réactions impliquées. Ainsi, le lactofen est un herbicide – non homologué en France – inhibiteur de la synthèse de l'acétolactate synthétase (ALS) qui induit également la production de phytoalexines. Sur soja, cela permet de réduire la sévérité d'une attaque de *Sclerotinia sclerotiorum* au champ. Mais dans le même temps, des chloroses et nécroses apparaissent avant de disparaître au bout de 35 jours, le développement des parties florales est retardé, la floraison est réduite si bien que le rendement finale n'en est amélioré que pour un seul des huit cultivars testés. Or le mode d'action de ce SDN est encore inconnu [40].

Un autre herbicide laisse songeur, le flumioxazine (FMX), dont des doses « homéopathiques » induisent la production des protéines PR-1 et PR-3 [13]. Ces auteurs ont montré que le FMX pulvérisé à 0,05 mg/L protège mieux le plant de tomate contre *Botrytis cinerea* que l'application de 50 mg/L de BTH, sans lui causer de dégâts. Or là encore, on ignore le lien entre les protéines PR induites et la cible connue du FMX, la protoporphyrène oxydase (PPO), molécule impliquée dans la synthèse de la chlorophylle.

Enfin, le probénazole (substance active du Oryzemate® développé par Meijiseika Co.) est le SDN de synthèse le plus anciennement utilisé au champ (depuis environ plus de deux décennies), pour la lutte contre la pyriculariose du riz au Japon mais aussi contre la bactérie *Xanthomonas oryzae*. C'est un précurseur de la saccharine, qui a des effets de stimulation des défenses naturelles des plantes mais

est phytotoxique. Cependant, son mode d'action est inconnu ; l'analyse des plantes traitées a juste pu indiquer une production accrue de substances lipidiques anti-microtubiennes et la lignification des cellules du riz [31].

2.3 Zoom sur quelques SDN

Cette partie va nous permettre d'approfondir le cas de deux SDN qui sont bien connus et bien étudiés : la laminarine dans sa formulation Iodus 40® et le BTH dans sa formulation Bion®.

2.3.1 Iodus 40® de Goëmar

Iodus 40® est un SDN développé par des laboratoires français basés à Saint-Malo, Goëmar. Il a bénéficié d'une communication relativement large, dans les médias autant que dans les milieux professionnels, d'où sa notoriété actuelle.

Propriétés, cible et emploi Nous l'avons vu dans le paragraphe 2.2.1, la substance active de Iodus 40® est la laminarine (40 g/L), un β -1,3-glucane qui mime les molécules de la paroi des champignons et élicite donc les réactions de défense des plantes lors de la phase de reconnaissance. En fait, les premières réponses de la plante consistent en des flux calciques, un « burst » oxydatif et une alcalinisation du milieu extracellulaire. Puis la laminarine induit l'expression de gènes de défense associés aux voies de l'octodécanoïde, phénylpropanoïde, stilbèneoïde et des protéines PR (notamment la β -1,3-glucanase), sans qu'à aucun moment ne se manifestent les symptômes d'une HR [6, 28].

La laminarine utilisée dans Iodus 40® est extraite d'une algue, la *Laminiaria digitata*. Elle est utilisée telle quelle, sans modification chimique. Il s'agit d'une molécule naturelle qui est biodégradable, sans danger et très faiblement toxique (DL50 (oral, rat) > 2000 mg/kg) d'où l'absence de classement toxicologique et de phrase de risque pour Iodus 40®.

Cette préparation est homologuée sur blé contre l'oïdium, le piétin-verse et la septoriose.

Développement du produit Iodus 40® est homologué et commercialisé en France depuis octobre 2002. Une demande d'homologation a été faite en 2003 pour le Bénélux et pour le Royaume-Uni au début 2004. Goëmar souhaite aussi élargir l'emploi de sa spécialité sur l'escourgeon, l'orge de printemps et le blé dur. A plus long terme, elle espère que le produit sera utilisé en vigne et arboriculture [39].

Efficacité Nous n'avons pas pu accéder aux tests d'efficacité au champ de Iodus 40®, mais celle-ci semble faire l'objet d'un débat épineux. La spécialité n'est en effet homologuée que provisoirement, à charge pour Goëmar de fournir de « nouveaux essais de valeurs pratiques s'inscrivant dans le cadre d'un programme » avant le 11 octobre 2005. Qui plus est, Iodus 40® a essuyé un refus d'homologation en 2002 sur orge, seigle, triticales et avoine, pour des raisons qui restent secrètes. Enfin, selon Robert Delorme, expert membre du Comité d'homologation, Iodus 40® aurait été homologué surtout pour des raisons de convictions et de stratégie (« pour ne pas rater le coche et ouvrir une nouvelle voie ») et non pas pour son efficacité qui est très aléatoire et située entre 15 et 20 %, à comparer avec les 90 % des fongicides usuels [15]. Le comité d'homologation a d'ailleurs spécialement créé une nouvelle catégorie de produits phytosanitaires, les « Stimulateurs de défense ».

Selon Goëmar, Iodus 40® protège la culture contre la septoriose pendant les 40 jours qui suivent le traitement en T1 (même sur les souches résistantes aux strobilurines [3]) ; la culture doit ensuite être traitée classiquement, avec un fongicide associant une strobilurine et une triazole. Iodus 40® diminue également la pression oïdium et piétin verse mais la notice technique conseille « d'intervenir avec un fongicide anti-oïdium » en cas de développement trop important d'oïdium et « de compléter l'action de Iodus 40® avec un fongicide anti-piétin verse spécifique » [21] !

En plus des maladies des céréales, Goëmar revendique une efficacité de son produit sur vigne contre la pourriture grise et le mildiou, sur pommier contre la tavelure, sur pommes de terre contre le mildiou. . . [21]

2.3.2 Bion® de Syngenta

Le Bion® a été développé par Novartis et, suite aux fusions en série de ces dernières années, se trouve désormais dans le giron de Syngenta. Cette appellation regroupe en fait deux spécialités homologuées en France, le Bion 50 WG® à 50 % d'acibenzolar-S-méthyl et le Bion MX® contenant 4 % d'acibenzolar-S-méthyl et 40 % du fongicide mefenoxam. Le premier est le plus intéressant, d'autant plus que c'est également celui qui est présent sur le marché américain (sous le nom d'Actigard 50 WG®).

Propriétés, cible et emploi L'acibenzolar-S-méthyl, ou BTH, est connu pour se lier à la protéine SABP2 (salicylic acid-binding protein 2), qui normalement interagit avec l'acide salicylique [16]. On sait aussi, par l'étude de mutants d'*A. thaliana* et de tabac, que l'acide salicylique, l'INA et le BTH induisent la résistance en passant par la même voie de régulation et que le BTH intervient en aval de l'acide salicylique [16, 23, 44]. Ainsi, le BTH induit une SAR efficace contre un large spectre de pathogènes [44].

Le Bion® doit être appliqué en préventif, en comptant un temps de latence de 3 à 7 jours avant apparition de la résistance complète. Il est systémique et efficace contre les champignons, bactéries et certains virus [23]. En particulier, le Bion 50 WG® est homologué en France sur blé contre oïdium et sur tomate contre bactériose. Aux États-Unis, Actigard 50 WG® est homologué en plus sur crucifères contre le mildiou et la bactérie *Xanthomonas campestris*, sur épinard contre le mildiou et la rouille. . .

Efficacité Là encore, il est difficile de trouver des tests d'efficacité au champ. On sait malgré tout, grâce à des publications scientifiques concernant des tests en laboratoire, que le Bion® est efficace à plus de 80 % sur chou-fleur contre le mildiou *Peronospora parasitica*, pendant au moins 30 jours [47] ou que Actigard® diminue la sévérité d'une attaque de *Alternaria solani* sur tomate de 8 à 12 % mais n'a aucun effet contre *Leptosphaeria maculans* sur colza [7]. La plupart des résultats sont élogieux [11], le blé étant même protégé au champ contre l'oïdium pendant toute une saison suite à un traitement de BTH à 30 g/ha (dose homologuée), soit une meilleure performance que l'INA et l'acide salicylique [22] !

Pourtant, selon l'expert Pierre Leroux, l'efficacité du Bion® sur céréales est discutable et n'est permise que par des traitements systématiques. C'est pourquoi son usage en France est peu développé [32].

2.4 Intérêt en protection des plantes

Les SDN sont donc une nouvelle voie que la science a ouverte dans le domaine de la protection des plantes. Il reste cependant à bien préciser leur intérêt pour l'agriculture, aussi bien sur les plans technique que environnemental. Enfin, nous verrons quelle place peuvent prendre ces nouveaux moyens de lutte dans l'agriculture contemporaine.

2.4.1 Intérêt technique

On l'a vu précédemment, les SDN induisent les réactions de défense de la plante, qui mobilise alors ses moyens propres. Or le plus souvent il s'agit d'une résistance systémique acquise, qui est efficace contre un large spectre d'agresseurs. C'est un confort pour l'agriculteur, en même temps qu'une économie du nombre de passages au champ par rapport à l'application de plusieurs spécialités

ciblées. De plus, ce large spectre de résistance permet d'envisager une lutte contre les viroses et les phytoplasmoses contre lesquelles on ne possède actuellement aucun traitement. Les SDN sont aussi souvent efficaces sur un grand nombre de cultures, ce qui peut sauver des cultures mineures pour lesquelles le nombre de produits phytosanitaires disponibles est quasi-nul.

Parce qu'ils ont un mode d'action indirect, il semble impossible que les SDN entraînent des résistances (qui seraient en fait des résistances aux propres systèmes de défense de la plante) [23, 34]. Qui plus est, l'utilisation de SDN en alternance avec des produits phytosanitaires « classiques » permettrait d'éviter ou de retarder l'apparition de résistances à ces produits et donc augmenterait leur durabilité. Or c'est là un enjeu majeur de la protection des plantes pour les années à venir.

Nous avons déjà évoqué la question de l'efficacité de ces molécules au champ, qui souvent n'arrive pas à la hauteur des espérances permises par les essais en laboratoire, sans que l'on sache pourquoi. Ainsi, si les SDN ne supplantent pas les produits « classiques », il devraient néanmoins trouver leur place dans les programmes de lutte. Surtout que certaines expérimentations s'accordent pour montrer que l'association d'un fongicide et d'un SDN est significativement plus efficace que la simple juxtaposition des deux produits [23, 25]. Il y aurait un effet de synergie intéressant à exploiter, permettant de réduire encore plus le nombre de traitements fongicides grâce au gain d'efficacité.

2.4.2 Intérêt environnemental

Les SDN sont le plus souvent des analogues ou des dérivés de molécules naturelles, efficaces à très faible dose et avec un profil éco-toxicologique généralement bon (certains sont même exempts de classement toxicologique et éco-toxicologique, comme Iodus 40®). Ce sont donc des molécules très respectueuses de l'environnement, ce qui est crucial quand on sait qu'il s'agit d'une préoccupation majeure du public comme des pouvoirs publics et des agriculteurs, concrétisée notamment à travers les exigences de la Directive européenne 91/414 définissant un nouveau cadre pour l'autorisation de mise sur le marché des pesticides. Par conséquent, elles n'ont généralement pas de contraintes de limite maximale de résidus (LMR) et de délai avant récolte (DAR) d'où une meilleure flexibilité pour l'utilisateur.

Enfin, les SDN sont une méthode de lutte qui complète bien les autres méthodes utilisées, comme la lutte chimique mais aussi la lutte biologique (les SDN n'ont aucun effet sur les auxiliaires), la sélection variétale, les pratiques culturales. . . Elles ont donc leur place dans les programmes de gestion intégrée des ravageurs (*Integrated Pest Management* ou IPM) qui se développent de plus en plus, notamment dans une optique de respect de l'environnement.

2.4.3 Place dans l'agriculture contemporaine

Il reste la question importante de la place que les SDN peuvent prendre dans l'agriculture contemporaine, notamment face à la lutte chimique « classique ». Nous pensons qu'il serait illusoire de vouloir remplacer l'un par l'autre, d'autant qu'une cohabitation semble bénéfique (*cf.* la synergie évoquée au chapitre 2.4.1), que ce soit au sein d'un programme de lutte ou d'une formulation. Or il y a des cultures pour lesquelles le programme de lutte est très chargé (comme la vigne et ses 20 traitements fongicides par an) et où le remplacement de 2 ou 3 traitements par des SDN pourrait être envisagé [15]. Ce serait déjà d'un intérêt évident pour les raisons environnementales et techniques évoquées précédemment et « éthiquement satisfaisant » [15]. Autre exemple, sur des cultures à cycle court comme le chou-fleur d'automne ou le chou-fleur Romanesco, un traitement SDN conférant une protection durable (30 jours) serait suffisant pour lutter contre le mildiou et remplacerait plusieurs traitements fongicides, avec en plus un gain économique [47].

Enfin, les SDN ont un rôle important à jouer dans les programmes de lutte intégrée, ceux-là même qui tendent à réduire l'utilisation des produits phytosanitaires « classiques », notamment en leur apportant une nouvelle approche, un complément d'efficacité et une plus grande flexibilité [34].

Dans tous les cas, l'utilisation des SDN ne peut se faire que par des agriculteurs suffisamment au point techniquement, pour les raisons suivantes :

- il faut compter un certain délai avant que la réaction de la plante soit efficace ;
- il s'agit de traitements préventifs qui doivent si nécessaire être renforcés par des traitements curatifs « classiques » ;
- l'efficacité des SDN est variable ;
- l'effet des SDN n'est encore pas tout à fait connu, il reste des zones d'ombre.

Cela correspond à une vision d'une agriculture technicienne, plutôt intégrée et non intensive.

3 Perspectives

3.1 Progression des connaissances scientifiques

Face aux nombreuses inconnues liées à l'emploi des SDN et à leur mode d'action complexe, il va de soi que la première perspective d'avenir sur cette thématique est la progression des connaissances scientifiques grâce à une recherche active.

3.1.1 Connaissances fondamentales

On a pu voir que les mécanismes des défenses naturelles, notamment les cascades de signaux, sont complexes. C'est pourquoi il serait bon d'en développer notre compréhension, dans une optique de « recherche fondamentale » mais avec à terme une visée sur l'appliqué.

Par exemple, il serait bon de travailler à mieux comprendre le mode d'action d'éliciteurs comme le BABA qui demeure mal connu. Il serait également intéressant d'approcher plus finement la cascade de signaux et en particulier le rôle de l'acide salicylique, et ce sur d'autres espèces végétales que les classiques modèles de laboratoire, le tabac et *A. thaliana*.

3.1.2 Connaissances appliquées en protection des cultures

Il reste également beaucoup à faire pour pouvoir utiliser plus judicieusement les SDN au champ, en maîtrisant tous les paramètres. Ainsi, il serait bon d'identifier les éliciteurs les mieux adaptés à une plante donnée, même s'il faut garder en tête que la spécificité hôte-agresseur est liée au déterminisme initial de la résistance et non pas aux mécanismes de défense [36]. Les recherches doivent également être poursuivies pour améliorer la pénétration des SDN, qui comme certains produits classiques peuvent être sujets à des problèmes de lessivage. De plus, le stade optimal d'application reste à définir, même si on sait que les SDN doivent être appliqués préventivement et souvent plusieurs fois. Par exemple, le stade T1 du blé semble le plus adapté pour appliquer Iodus 40®, et c'est ce qui est prescrit [39]. De même, une meilleure connaissance des délais d'activation des SDN ainsi que de leur durée d'action permettrait une meilleure utilisation au champ.

Enfin, l'étude des SDN et leur utilisation en protection des plantes peuvent laisser entrevoir de nouveaux moyens de lutte contre les insectes. On sait que les plantes disposent de défenses directes contre les insectes herbivores (épines, composés toxiques) mais aussi indirectes : après une attaque, elles libèrent des substances volatiles attirant les ennemis naturels qui pourraient être utilisés au champ [12]. Autre piste, celle de l'acide jasmonique vu précédemment qui induirait aussi les défenses contre les insectes herbivores en tant qu'éliciteur exogène. Utilisé en application foliaire sur des plants de tomates, le composé augmente le taux de polyphénol oxydase, une enzyme oxydative impliquée dans la résistance contre plusieurs insectes herbivores. Il a en outre l'avantage de ne pas causer d'effet négatif sur le rendement des tomates [45].

3.2 Stratégies des firmes phytosanitaires et déploiement de l'offre

La stratégie des firmes phytosanitaires vis-à-vis de ce segment de marché est difficile à connaître pour des raisons de confidentialité. Mais il ressort de nos recherches qu'étonnamment, ce marché est surtout couvert par des entreprises de taille plus modeste que les firmes phytosanitaires multinationales, souvent des laboratoires de biotechnologies (citons les exemples de Goëmar, Biophytech et Agrolor en France et d'Eden Bioscience et GlycoGenesis aux États-Unis). Ceci peut s'expliquer par le fait que ces molécules sont d'une toute autre nature que les pesticides « classiques », et que leur mise au point nécessite des techniques particulières. Mais il doit y avoir aussi le poids de l'habitude, qui a pour l'instant éloigné les firmes phytosanitaires de ce marché (excepté Syngenta et le Bion®) en attendant de voir ce qu'il devenait, quitte à rattraper le train en marche par la suite. Syngenta, en tous cas, ne semble pas pressé de développer sa gamme de SDN ; ceci nous a été confirmé par Jean-Philippe Albert, chef de marché fongicides céréales chez Syngenta, qui en a imputé la cause au manque flagrant d'efficacité de ces molécules au champ. Par contre, il y voit effectivement une opportunité pour des *start-up* innovantes[4].

Or tout n'est pas rose dans le secteur des SDN puisqu'on a pu déjà assister au retrait du Synermix® de Goëmar, à des refus d'homologation pour Iodus 40® et que le devenir d'Elexa® est incertain. Peut-être que ce sera désormais plus facile avec la création de la catégorie des « Stimulateurs de défense », mais il reste pour l'instant difficile de défendre ce type de molécules, à la fois face aux comités d'homologation qui veulent des tests d'efficacité probants (on ne reviendra pas sur la particulière exigence du comité français) et face au marché, encore peu mûr (sauf exception, comme au Japon pour le probénazole).

Enfin, la question du marketing des SDN mérite d'être posée. Face à la diversité des appellations proposées sur le marché (« bio-fongicides » pour Agrolor, « vaccin des plantes » pour Goëmar qui a vu cette appellation critiquée par le Comité d'homologation, « stimulateurs des défenses naturelles » pour les scientifiques, « stimulateurs des défenses » pour la réglementation) et face à l'intrication avec d'autres concepts assez vagues (les « bio-fongicides » d'Agrolor comprennent également le Neem tandis qu'à côté existent les « bio-stimulants » comme les extraits d'ortie), il est difficile d'être lisible. Des efforts restent à faire dans ce sens.

3.3 Progression chez les agriculteurs et évolution du marché

De nouvelles petites entreprises comme Elicityl, qui développe des éliciteurs stimulant la plante dans ses défenses contre le gel, arrivent ou prévoient d'arriver sur le marché des SDN. Et selon Serge Perez, co-fondateur de cette start-up, « c'est en France que les applications [des éliciteurs] paraissent le plus avancées » [43]. Paradoxalement, c'est dans notre pays que les SDN semblent avoir le plus de mal à démarrer. Même en l'absence de données sur le marché et les ventes des SDN, on ne peut que constater qu'il s'agit véritablement d'une niche minuscule. Le contre-exemple est celui de Iodus 40® pour lequel on possède quelques retours. Ils indiquent que les agriculteurs et les distributeurs l'ont adopté et intégré dans leur programme fongicide : lors de la première année de mise sur le marché, sur 50 distributeurs ciblés par la société Goëmar, 40 ont référencé le produit, ce qui a permis de traiter 20 000 ha. De plus, une enquête menée en 2003 auprès de 150 céréaliers montre que Iodus 40® a bénéficié d'une notoriété spontanée de 9 %, égale à celle des deux nouvelles strobilurines de Bayer et Syngenta lors de leur lancement, ce qui prouve que la publicité et la communication par les médias et le bouche à oreille ont bien fonctionné. Enfin, 80% des agriculteurs interrogés ont prévu de reconduire leurs achats en 2004 à hauteur de 150 % de 2003 [39].

Il n'en reste pas moins que jusqu'à maintenant, en grandes cultures et céréales, les agriculteurs ont plutôt boudé les SDN pour leur manque d'efficacité. Un autre inconvénient qu'ils y voient, souligné par l'ITCF, est que le surplus d'énergie dépensée par la plante pour se défendre pourrait pénaliser le rendement [38]. Si bien que les agriculteurs ne semblent pas prêts à utiliser les SDN en complément

de l'arsenal phytosanitaire « classique », et encore moins à les utiliser exclusivement. En agriculture biologique, les exploitants y sont peut-être plus favorables mais les SDN doivent faire leurs preuves ; certains considèrent que leurs moyens de protection actuels sont suffisants [20]. Le train se met en marche, mais il a encore beaucoup de chemin à parcourir.

3.4 Demande sociétale et position des pouvoirs publics

Les SDN semblent correspondre en tous points aux demandes de la société en matière de produits phytosanitaires : respect de l'environnement, absence de danger pour l'homme, faibles doses. . . C'est même une certaine vision de l'agriculture qu'ils transmettent avec eux. Mais les SDN sont plus encore : ce sont des molécules qui aident la plante à se défendre, un peu comme les vaccins, avec une image plus saine et plus proche de la nature. C'est ce que met en avant Goëmar avec son slogan « La nature qui stimule la nature », à même de convaincre les utilisateurs.

Ce sont également des molécules dont le principe est simple et intuitif, ce qui séduit le consommateur. Cela les rend aussi facilement vulgarisable dans les médias, aussi bien scientifiques (*Pour la Science* [1], *Science & Vie* [2]) que généralistes (*L'Express* [10]). Il y a même une frange de la population qui est extrêmement réceptive aux SDN : les passionnés de nouvelles technologies, qui sont aussi les *early adopters* qui se ruent sur un nouveau produit ou une nouvelle idée (articles parus dans *Wired* [9] et sur *transfert.net* [33]). Qui sait, peut-être lanceront-ils un mouvement de fond ?

Finalement, on se demande si les SDN ne sont pas un des instruments de la « réconciliation du public avec l'agriculture » de plus en plus rebattue. C'est également ce qu'affirme Goëmar sur son site [21]. En tous cas, cela contribuerait à donner un poids supplémentaire aux SDN.

Il semble que les pouvoirs publics y soient sensibles, ne serait-ce que par l'attitude plutôt *pro* du Comité d'homologation. Mais dans le même temps, on peut regretter que ces tendances ne se traduisent pas toujours dans les faits. Ainsi, l'ADAR (Agence de développement agricole et rural, établissement public sous tutelle du Ministère) n'a pas retenu pour son appel à projets 2004 un dossier conduit par Astredhor et réunissant des laboratoires de recherche publics et privés, des chambres d'agriculture et des organismes interprofessionnels qui se proposait, sur 3 ans, d'évaluer l'efficacité et l'intérêt des SDN sur vigne et sur cultures légumières et fruitières.

Conclusion

L'étude des mécanismes de défense naturelle des plantes a permis de mettre en évidence l'existence d'éliciteurs exogènes ou endogènes et de molécules signal induisant la mise en place de résistance. Les SDN, dont le principe a découlé de ces découvertes, offrent une stratégie supplémentaire dans les programmes de lutte contre les pathogènes des cultures au champ. Ils ont montré une efficacité relative difficilement comparable avec celle des traitements chimiques ordinaires et peu adaptée aux exigences actuelles de production : c'est pourquoi les recherches doivent être poursuivies quant au mode d'action, à la formulation, au mode d'application de ces produits délaissés par l'industrie phytosanitaire mais qui suscitent l'intérêt de petites entreprises de biotechnologies végétales. Ainsi, on pourra envisager la cohabitation des méthodes de lutte « classiques » et des SDN, selon un usage plus raisonné.

Si la demande est encore quasi-inexistante en France, l'offre s'y étoffe si bien que cela ne devrait pas durer, notamment en comparaison des autres pays européens ou outre-Atlantique. Or la stratégie des SDN s'inscrit pleinement dans la nouvelle approche de complémentarité des moyens de lutte. Cette nouvelle approche, dénommée lutte intégrée, constitue une réponse non négligeable aux attentes grandissantes de respect de l'environnement et de la santé humaine, enjeu dont est pleinement consciente l'industrie phytosanitaire.

Références

- [1] État de veille prolongé. *Pour la Science*, 255, janvier 1999.
- [2] Vacciner les plantes. *Science & Vie*, 994, juillet 2000.
- [3] Iodus 40 : intérêt confirmé en T1. *Agro performances*, p. 53, février 2005.
- [4] J.-P. ALBERT : Communication personnelle. (Chef de marché fongicides céréales, Syngenta Agro France), 2005.
- [5] E. AMBORABÉ, A. AZIZ, P. TROTEL-AZIZ, D. QUANTINET, L. DHUICQ et V. GUY : Stimulation des défenses naturelles de la vigne. Essais d'emploi du chitosan contre *Botrytis cinerea*. *Phytoma*, 571:26–29, 2004.
- [6] A. AZIZ, B. POINSSOT, X. DAIRE, M. ADRIAN, A. BÉZIER, B. LAMBERT, J.-M. JOUBERT et A. PUGIN : Laminarin elicits defense responses in grapevine and induces protection against *Botrytis cinerea* and *Plasmopara viticola*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16:1118–1128, 2003.
- [7] U. R. BISHNOI et R. S. PAYYAVULA : Effect of plant activators on disease resistance and yield in tomato and canola. In *4th International crop science congress*, 2004.
- [8] J.-L. BONNEMAIN et J.-F. CHOLLET : L'arsenal phytosanitaire face aux ennemis des plantes. Considérations générales. *C. R. Biologies*, 326:1–7, 2003.
- [9] J. H. CASE : A vaccine for plants. *Wired*, (04/09/2002), 2001.
- [10] L. CHAUVEAU : Les plantes en thalasso. *L'Express*, (24/10/2002), 2002.
- [11] D. L. COLE : The efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance, against bacterial and fungal diseases of tobacco. *Crop Protection*, 18:267–273, 1999.
- [12] A.-M. CORTESERO et E. THIBOUT : Des insectes gardiens de plantes. *La Recherche*, 380, novembre 2004.
- [13] M. COUDERCHET, G. LE FLOCH, P. REY et Y. TIRILLY : Effet du flumioxazine sur l'attaque de feuilles de tomate par *Botrytis cinerea*. In AFPP, éd. : *7ème Conférence internationale sur les maladies des plantes*, Tours, 2003.
- [14] X. DAIRE, B. POINSSOT, M. BENTÉJAC, D. SILUÉ et A. PUGIN : Stimulation des défenses de la vigne contre les pathogènes. Des résultats encourageants vis-à-vis du mildiou. *Phytoma*, 548:24–26, 2002.
- [15] R. DELORME : Communication personnelle. (Directeur de recherche INRA Versailles), 2005.
- [16] J. DURNER, J. SHAH et D. KLESSIG : Salicylic acid and disease resistance in plants. *Trends in Plant Science*, 2(7):266–274, 1997.
- [17] J. EBEL et A. MITHÖFER : Early events in the elicitation of plant defence. *Planta*, 206:335–348, 1998.
- [18] EDEN BIOSCIENCE : <http://www.edenbio.com>.
- [19] T. GAFFNEY, L. FRIEDRICH, B. VERNOOIJ, D. NEGROTTA, G. NYE, S. UKNES, E. WARD, H. KESSMANN et J. RYALS : Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. *Science*, 261:754–756, 1993.
- [20] C. GÉRÉ : Communication personnelle. (Agriculteur biologique en Mayenne), 2005.
- [21] GOËMAR : <http://www.goemar.fr>.
- [22] J. GÖRLACH, S. VOLRATH, G. KNAUF-BEITER, G. HENGY, U. BECKHOVE, K.-H. KOGEL, M. OOSTENDORP, T. STAUB, E. WARD, H. KESSMANN et J. RYALS : Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *The Plant Cell*, 8:629–643, 1996.

- [23] M. L. GULLINO, P. LEROUX et C. M. SMITH : Uses and challenges of novel compounds for plant disease control. *Crop Protection*, 19:1–11, 2000.
- [24] G. JAKAB, V. COTTIER, V. TOQUIN, G. RIGOLI, L. ZIMMERLI, J.-P. MÉTRAUX et B. MAUCH-MANI : β -aminobutyric acid-induced resistance in plants. *European Journal of Plant Pathology*, 107:29–37, 2001.
- [25] P. JEANDET, M. ADRIAN, J.-M. JOUBERT, F. HUBERT et R. BESSIS : Stimuler les défenses naturelles de la vigne. Un complément à la lutte phytosanitaire contre le Botrytis. *Phytoma*, 488:21–25, 1996.
- [26] S. KAUFFMANN, S. DOREY et B. FRITIG : Les stratégies de défense. *Pour la Science*, p. 116–121, janvier 2001.
- [27] O. KLARZYNSKI et B. FRITIG : Stimulation des défenses naturelles des plantes. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, 324:953–963, 2001.
- [28] O. KLARZYNSKI, B. PLESSE, J.-M. JOUBERT, J.-C. YVIN, M. KOPP, B. KLOAREG et B. FRITIG : Linear β -1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco. *Plant Physiology*, 124:1027–1037, 2000.
- [29] M. KNOESTER, C. LEENDERT, L. C. VAN LOON, J. Van der HEUVEL, J. HENNIG, F. J. BOL et J. M. HUUB : Ethylene-insensitive tobacco lacks non host resistance against soil-borne fungi. *Plant Biology*, 95:1933–1937, 1998.
- [30] G. LE FLOCH, P. REY, F. DÉNIEL, N. BENHAMOU, K. PICARD et Y. TIRILLY : Enhancement of development and induction of resistance in tomato plants by the antagonist, *Pythium oligandrum*. *Agronomie*, 23:455–460, 2003.
- [31] P. LEROUX : Mode d'action des produits phytosanitaires sur les organismes pathogènes des plantes. *C. R. Biologies*, 326:9–21, 2003.
- [32] P. LEROUX : Communication personnelle. (Directeur de recherche INRA Versailles), 2005.
- [33] A. LINDIVAT : De belles plantes, naturellement. <http://www.transfert.net/a7225>, 2001.
- [34] G. D. LYON et A. C. NEWTON : Do resistance elicitors offer new opportunities in integrated disease control strategies? *Plant Pathology*, 46:636–641, 1997.
- [35] J. MALAMY, J. P. CARR, D. KLESSIG et I. RASKIN : Salicylic acid : a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 250:1002–1004, 1990.
- [36] C. MARTINEZ, O. BESNARD et J.-C. BACCOU : Stimulation des défenses naturelles des plantes. Cellulases et protéases d'origine biologique : deux exemples d'éliciteurs. *Phytoma*, 521:16–19, 1999.
- [37] J.-P. MÉTRAUX, H. SIGNER, J. RYALS, E. WARD, M. WYSS-BENZ, J. GAUDIN, K. RASCHDORF, E. SCHMID, W. BLUM et B. INVERARDI : Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science*, 250:1004–1006, 1990.
- [38] J. MOULLART : Avec le lancement d'Iodus 40, on reparle des SDN. *Agro performances*, p. 36–37, janvier-février 2003.
- [39] J. MOULLART : Des débuts prometteurs pour Iodus 40 de Goëmar. *Agro performances*, p. 41, février 2004.
- [40] K. A. NELSON, K. A. RENNER et R. HAMMERSCHMIDT : Cultivar and herbicide selection affects soybean development and the incidence of sclerotinia stem rot. *Agronomy Journal*, 94: 1270–1281, 2002.
- [41] V. PAUTOT, C. RABAGLIA et J.-C. PERNOLLET : La résistance des plantes aux agents pathogènes. *Phytoma*, 521:10–15, 1999.

- [42] G. C. PERCIVAL : Induction of systemic acquired resistance in plants : potential implications for disease management in urban forestry. *Journal of Arboriculture*, 27(4):181–192, 2001.
- [43] S. PEREZ : Communication personnelle. (Co-fondateur d'Elicityl et directeur de laboratoire au CERMAV-CNRS), 2005.
- [44] J. A. RYALS, U. H. NEUENSCHWANDER, M. G. WILLITS, A. MOLINA, H.-Y. STEINER et M. D. HUNT : Systemic acquired resistance. *The Plant Cell*, 8:1809–1819, 1996.
- [45] J. S. THALER : Induced resistance in agricultural crops : effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. *Environmental Entomology*, 28:30, 1999.
- [46] Z.-M. WEI, R. J. LABY, C. H. ZUMOFF, D. W. BAUER, S. Y. HE, A. COLLMER et S. V. BEER : Harpin elicitor of the hypersensitive response produced by the plant pathogen *Erwinia amylovora*. *Science*, 257:85–88, 1992.
- [47] S. ZIADI, J. GODARD, S. BARBEDETTE, E. PAJOT, D. LE CORRE, C. MONOT et D. SILUÉ : Deux nouvelles molécules, le benzothiadiazole (BTH) et le phytogard (K_2HPO_3) permettent de protéger le chou-fleur contre le mildiou provoqué par *Peronospora parasitica*. In 30ÈME CONGRÈS DU GROUPE FRANÇAIS DES PESTICIDES, éd. : *Produits phytosanitaires : analyse, résidus, métabolites, écotoxicologie, modes d'action, transfert...*, p. 239–255, Reims, 2001. Presses universitaires de Reims.
- [48] L. ZIMMERLI, J.-P. MÉTRAUX et B. MAUCH-MANI : β -aminobutyric acid-induced protection of *Arabidopsis* against the necrotrophic fungus *Botrytis cinerea*. *Plant Physiology*, 126:517–523, 2001.