الشعبية الديمقراطية الجزائرية الجمهورية REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE SAAD DAHLEB DE BLIDA 1



Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie Département des biotechnologies

THÈSE DE DOCTORAT

En Sciences Agronomiques

CARACTERISATION DES MOLECULES BIOACTIVES CHEZ LES PLANTES HOTES DE LA MINEUSE DE LA TOMATE *TUTA ABSOLUTA* ET PERSPECTIVES DE LUTTE

Par

Radouane ZAID

Devant le jury composé de :

S.A.SNOUSSI	Professeur	U. Blida. 1	Président
Z.E. DJAZOULI	Professeur	U. Blida. 1	Directeur de thèse
N.GAUTHIER	Docteur	I.R.D. Montpellier	Co-Directeur de thèse
L.BENDIFALLAH	Professeure	U.Boumerdes	Examinatrice
A.CHEBLI	M.C.A	ENSA	Examinateur
W.CHAICHI	M.C.A	U. Blida. 1	Examinatrice

RESUME

CARACTERISATION DES MOLECULES BIOACTIVES CHEZ LES PLANTES HOTES DE LA MINEUSE DE LA TOMATE *TUTA*ABSOLUTA ET PERSPECTIVES DE LUTTE.

Maintenir sa production agricole dans un contexte de changement global connu pour faciliter les invasions biologiques et les crises sanitaires supplémentaires qui y sont associées est un véritable challenge. L'agriculture mondiale se trouve de plus en plus confrontée à des bio-agresseurs « exotiques », parmi lesquels les insectes figurent en bonne place. La gestion durable de ces espèces nécessite une bonne connaissance des populations présentes et de leurs niveaux d'infestations, et requière une mise en œuvre de méthodes de lutte efficaces et soucieuses de l'environnement. Dans ce contexte de gestion, les composés volatils des plantes intervenant dans les interactions plante-insecte phytophage peuvent jouer un rôle non négligeable.

Depuis 2008, en Algérie, les cultures de la famille des Solanacées voient leur production régulièrement impactée par la mineuse Sud-Américaine de la tomate, Tuta absoluta (Lepidoptera, Gelechiidae), une espèce à fort pouvoir invasif et de dégâts. Dans ce cadre, après validation par approche intégrative (ie. critères morphologiques diagnostiques et marqueur moléculaire de type Barcode) de l'appartenance des spécimens étudiés à l'espèce *T. absoluta*, notre travail a visé à 1) déterminer l'influence des variations thermiques sur la dynamique des populations de T. absoluta et des infestations inhérentes, durant deux campagnes agricoles, sur trois Solanacées économiquement importantes (la tomate, l'aubergine et la pomme de terre) cultivées en serre ou plein champ, 2) analyser les composés libérés par les feuilles de ces trois plantes-hôtes lorsqu'elles sont attaquées ou non par des chenilles de T. absoluta pour un « criblage » de molécules potentiellement bioactives contre le phytophage. Ainsi, la combinaison des deux critères d'identification utilisés, à savoir les pièces des Genitalia mâles et un fragment d'ADN mitochondrial, ont validé l'identification spécifique faite de visu sur le terrain assignant les spécimens étudiés à l'espèce T. absoluta. Les dénombrements des larves sur le feuillage des plantes-hôtes et la capture par piégeage des adultes mâles ont montré que la dynamique d'abondance des diverses formes biologiques et des populations globales de *T. absoluta* ainsi que les infestations engendrées sont plus importantes et précoces sur tomate que sur pomme de terre puis aubergine. Les paramètres mesurés sont aussi significativement influencés par les variations thermiques maximales et la plante-hôte considérée. La reproductibilité, en 2015 et 2016, de la période d'installation primaire des divers stades de *T. absoluta* dans chaque culture et de la dynamique générale des populations permettent donc de connaître la période adéquate pour surveiller les cultures et intervenir.

L'extraction des composés chimiques de feuilles saines et attaquées réalisée au méthodes complémentaires (fluide cing supercritique. enzymatique, ultrason et dérivation) et l'analyse consécutive par Chromatographie Gazeuse associée à la Spectrométrie de Masse (GC/MS) a permis l'identification d'un large spectre de composés issus de plusieurs familles chimigues. Au total 272 composés chimiques (111 chez la tomate, 79 chez la pomme de terre, 82 chez l'aubergine) ont été identifiés et leur importance relative au sein du mélange de composés identifiés a été calculée. Ainsi, la diversité et l'importance relative des composés émis par les feuilles s'avèrent dépendre de la plante-hôte et de son état sanitaire (sain versus attaqué par T. absoluta). La présence et/ou les variations de taux de certains composés et familles chimiques, déjà connus pour leurs rôles majeurs dans les interactions plantes-insectes, par exemple des terpènes (α-Cymene, de D-Limonene et de Caryophyllene) sont significativement corrélés à l'existence d'attaques du phytophage sur les feuilles. L'ensemble des résultats obtenus sur la 1) dynamique temporelle des populations larvaires et d'adultes de T. absoluta et 2) la nature et l'importance relative des composés chimiques émis par ses trois plantes-hôtes avant et après attaques de T. absoluta, constituent des prérequis indispensables dans la compréhension des interactions Solanacées-T. absoluta et la gestion intégrée durable de ce ravageur invasif majeur des cultures.

Mots clés: *Tuta absoluta*, Ravageur invasif des cultures, Dynamique d'abondances, Interaction plante-insecte phytophage, Molécules bio-actives, GC/MS, Plantes-hôtes, Solanacées.

ABSTRACT

CHARACTERIZATION OF BIOACTIVE MOLECULES IN HOST PLANTS OF THE TOMATO PINWORM, *TUTA ABSOLUTA* AND PERSPECTIVES IN PEST MANAGEMENT.

Maintaining agricultural production in a context of global change known to facilitate biological invasions and the additional health crises associated with them is a real challenge. World agriculture is increasingly confronted with "exotic" pests, among which insects are prominent. The sustainable management of these species requires a good knowledge of the present populations and their levels of infestations, and requires the implementation of effective and environmentally-friendly control methods. In this management context, plant volatile compounds involved in plant-insect interactions may play a significant role.

Since 2008, in Algeria, solanaceous crops have been regularly affected by the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae), a higly invasive and damaging species.

Within this framework, after validation by integrative approach (i.e. diagnostic morphological criteria and DNA barcoding markers) of the belonging of the studied specimens to the *T. absoluta* species, our work aimed to **1)** determine the influence of thermal variations on the population dynamics of *T. absoluta* and the inherent infestations, during two agricultural seasons, on three economically important solanaceous crops (tomato, eggplant and potato) grown in greenhouses or in the field, **2)** analyze the compounds released by the leaves of these three host plants when they are attacked or not by *T. absoluta* caterpillars for a "screening" of potentially bio-active molecules against the phytophage. Thus, the combination of both identification criteria used, namely the parts of the male *Genitalia* and a mitochondrial DNA fragment, validated the specific identification visually made in the field assigning the studied specimens to the species *T. absoluta*.

Larval counts on the foliage of host plants and trapping of male adults showed that the abundance dynamics of the various biological forms and overall populations of T. absoluta as well as the infestations generated were more important and early on tomato than on potato and eggplant crops. The measured parameters were also shown to be significantly influenced by the maximum thermal variations and the host plant considered. The reproducibility, in 2015 and 2016, of the primary establishment period of the various stages of *T. absoluta* in each crop and of the general dynamics of the populations therefore allow to know the adequate period to monitor the crops and to intervene.

Extraction of chemical compounds from non-infested and infested leaves using five complementary methods (supercritical fluid, solvent, enzymatic, ultrasound and derivatization) and subsequent analysis by Gas Chromatography/Mass Spectrometry (GC/MS) allowed the identification of a broad spectrum of compounds belonging to several chemical families. A total of 272 chemical compounds (111 in tomato, 79 in potato, 82 in eggplant) were identified and their relative importance within the blend of identified compounds was calculated. Thus, the diversity and relative importance of the compounds released by leaves were found to depend on the host plant and its phytosanitary status (infested versus non-infested by T. absoluta). The presence and/or variation of the proportion of certain compounds and chemical families, already known for their major roles in plant-insect interactions, such as terpenes (α -Cymene, D-Limonene and Caryophyllene) were shown to be significantly correlated with the presence of phytophagous attacks on leaves. The results obtained on the 1) temporal dynamics of larval and adult populations of T. absoluta and 2) the nature and relative importance of the chemical compounds released by its three host plants before and after T. absoluta attacks, are essential prerequisites for understanding Solanaceae-T. absoluta interactions and for the sustainable integrated management of this major invasive pest.

Key words: *Tuta absoluta*, Invasive crop pest, Abundance dynamics, Plant-phytophagous insect interactionBioactive molecules, GC/MS, Host plants, Solanaceae.

الملخص

توصيف الجزيئات الحيوية في النباتات التي يستضيفها حفار الطماطم Tuta absoluta توصيف الجزيئات الحيوية في النباتات التحكم

يمثل الحفاظ على الإنتاج الزراعي في سياق التغيير العالمي المعروف بتسهيله للغزو البيولوجي والأزمات الصحية الإضافية المرتبطة بها تحديًا حقيقيًا. تواجه الزراعة العالمية بشكل متزايد الأفات "الغريبة"، والتي تحتل الحشرات مكانة بارزة من بينها. تتطلب الإدارة المستدامة لهذه الأنواع معرفة جيدة بالمجموعات الموجودة ومستويات الإصابة بها، وتتطلب تنفيذ طرق مكافحة فعالة وصديقة للبيئة. في سياق الإدارة هذا، يمكن أن تلعب المركبات المتطايرة للنباتات المشاركة في تفاعلات الحشرات المأخوذة من النبات دورًا مهمًا.

منذ عام 2008، في الجزائر، شهدت محاصيل عائلة تأثر إنتاجها بشكل منتظم بالة مناجم أوراق الطماطم أمريكا الجنوبية، وهي نوع ذو قوة اجتياحية عالية وأضرار. في هذا السياق، بعد التحقق من صحة من خلال نهج تكاملي (أي المعابير، بهدف T. Absoluta المعروسة إلى النوع الباركود) لانتماء العينات المدروسة إلى النوع والإصابات المتأصلة، T. Absoluta اعملنا إلى 1) تحديد تأثير الاختلافات الحرارية بيانات عن ديناميكيات تجمعات خلال موسمين زراعيين، في ثلاثة أنواع من الباذنجان ذات الأهمية الاقتصادية (الطماطم والباذنجان والبطاطس) المزروعة في البيوت البلاستيكية أو في الحقول المفتوحة، 2) تحليل المركبات التي تطلقها الأوراق من هذه النباتات المضيفة الثلاثة عندما تتعرض للهجوم من قبل البرقات أو لا تهاجمها من أجل "فحص" الجزيئات التي يحتمل أن تكون نشطة بيولوجيًا ضد المريء. وهكذا، فإن الجمع بين معياري التعريف المستخدمين، وهما قطع الأعضاء التناسلية الذكرية وجزء من الحمض النووي للميتوكوندريا، أثبت صحة التحديد المحدد الذي تم إجراؤه بصريًا في المجال الذي أظهرت أعداد البرقات على أوراق النباتات المضيفة وأسرها عن .Absoluta يوموجية المختلفة ومجموع التجمعات الكلية لـ من .. T طريق اصطياد الذكور البالغة أن ديناميكيات وفرة الأشكال البيولوجية المختلفة ومجموع التجمعات الكلية لـ الطاطس ثم الباذنجان. تتأثر المعلمات التي تم قياسها أيضًا بشكل كبير بالتغيرات الحرارية القصوى والنباتات المضيفة من التي تم أخذها في الاعتبار. إن قابلية التكاثر، في عامي 2015 و 2016 ، لفترة التأسيس الأولي للمراحل المختلفة من في كل محصول والديناميكيات العامة للسكان، تجعل من الممكن معرفة الفترة المناسبة لرصد المحاصيل والتدخل.

تم استخلاص المركبات الكيميائية من الأوراق السليمة والهجوم من خلال خمس طرق تكميلية (سائل فوق الحرج ، مذيب ، إنزيمي ، الموجات فوق الصوتية والاشتقاق) والتحليل اللاحق بواسطة كروماتوغرافيا الغاز المرتبطة بقياس الطيف سمح بالتعرف لمجموعة واسعة من المركبات من عدة عائلات كيميائية. تم تحديد إجمالي 272 (GC / MS) الكتلي مركب كيميائي (111 في الطماطم ، 79 في البطاطس ، 82 في الباذنجان) وتم حساب أهميتها النسبية داخل خليط المركبات المحددة. وبالتالي ، يبدو أن التنوع والأهمية النسبية للمركبات المنبعثة من الأوراق تعتمد على النبات المضيف يرتبط وجود و / أو الاختلافات في مستوى بعض المركبات والعائلات . T صحية مقابل التي تهاجمها) وحالته الصحية (Cymene) الكيميائية ، المعروفة بالفعل بأدوارها الرئيسية في تفاعلات الحشرات والنباتات ، على سبيل المثال التربين

بشكل كبير مع وجود مادة نباتية. الهجمات على الأوراق. جميع النتائج التي (Caryophyllene و D-Limonene و 2) الطبيعة والأهمية النسبية T. Absoluta الديناميكيات الزمنية للبرقات والسكان البالغ من (تم الحصول عليها من 1 المركبات الكيميائية المنبعثة من النباتات المضيفة الثلاثة قبل وبعد هجوم أبسولوتا الإدارة المتكاملة المستدامة لهذه الأفة المغازية الرئيسية للمحاصيل.

الكلمات المفتاحية: آفات المحاصيل، ديناميكيات الوفرة، تفاعل النبات مع الحشرات النباتية، الجزيئات النشطة . بيولوجيًا النباتات المضيفة، الباذنجانية

REMERCIEMENTS

Je voudrais dire combien je suis particulièrement reconnaissant au Professeur DJAZOULI Zahr-Eddine et Docteur GAUTHIER Nathalie, mes directeurs de thèse, pour m'avoir accordé leur confiance en acceptant que je travaille sur ce sujet. Ils ont suivi mes travaux avec beaucoup d'intérêt tout en me prodiguant des conseils toujours aussi judicieux. Ils ont su me redonner du courage et m'aider à traverser des moments difficiles. Je tiens particulièrement à les remercier pour leurs orientations scientifiques et leur grande disponibilité. Pour m'avoir transmis votre passion du métier, je vous témoigne ici ma profonde reconnaissance et vous adresse mon profond respect.

Je voudrais ensuite remercier Madame Flavie Vanlerberghe-Masutti, Directrice de recherche au niveau du centre INRAE- CBGP (Centre de Biologie et Gestion des Populations) de Montferrier Sur Lez (France) pour m'avoir accueilli au sein de son institut pendant la préparation de la thèse.

Je tiens à remercier vivement le Professeur SNOUSSI Sid Ahmed pour l'honneur qu'il me fait en présidant le jury, pour ses compétences et son sens du devoir. Recevez ici le témoignage de mes sincères remerciements et de ma gratitude.

Je voudrais remercier également la Professeure BENDIFALLAH Leila, pour l'honneur qu'elle nous fait en acceptant de participer à ce jury et de juger cette thèse malgré toutes les occupations.

Mes respects et mes sincères remerciements vont au Docteur CHEBLI Abderrahmane qui a accepté d'être membre de jury pour examiner ce travail et l'enrichir.

Je tiens à remercier Docteur CHAICHI Wissam qui a bien voulu accepter de juger ce travail. Je lui exprime ma profonde reconnaissance.

Je souhaite exprimer toute ma gratitude à Mr Jean Marie RAMEL qui m'a ouvert les portes de son laboratoire, m'a guidé et encadré à l'indentification et le montage des genitalias des lépidoptères. Je le remercie aussi pour sa disponibilité même en dehors du laboratoire, pour sa patience, le partage de ses connaissances et de son expérience dans le domaine de la taxonomie.

Je remercie Mr. AMGHAR, ancien Directeur Général de l'ITCMI de Staoueli, pour le vif intérêt qu'il a porté à ce travail et toute l'aide utile que j'ai trouvé auprès de lui.

Mes remerciements les plus sincères s'adressent aussi au Professeur Ramon CANELA, directeur de Département de Chimie, Leida (Espagne) pour m'avoir permis de réaliser l'identification moléculaire de mes échantillons au sein de son laboratoire. Je lui exprime ma profonde reconnaissance pour son amabilité et ses conseils.

Je ne saurais oublier de remercier Mr. SELADJI Lotfi avec lequel j'ai partagé la plus grande partie de mes soucis sur les avancées des travaux de recherche de la thèse. Je lui porte une forte gratitude et une profonde reconnaissance pour son aide si précieuse.

J'exprime mes sincères remerciements et mes amitiés à Mr. TALEB Abderahmane, pour son soutien permanent, ses conseils qui m'ont été d'une grande utilité.

J'adresse ma gratitude à tous les doctorants, techniciens, chercheurs appartenant au CBGP pour leur chaleureux accueil. Ils m'ont fait part de leur passion à la recherche, et n'ont pas hésité à consacrer du temps pour répondre à mes questions.

A tous mes enseignants, mes amis et camarades (particulièrement YEDDOU Amine et BENHALIMA Sohaib), aux personnels des départements d'Agronomie et de l'ITCMI pour leur soutien, leur dévouement et leurs conseils qu'ils n'ont cessé de me donner.

A tous ceux qui m'ont encouragé et soutenu, par leur aide et leur affection, trouvent ici l'expression de ma reconnaissance et qu'ils reçoivent mes plus sincères remerciements.

Pour finir, je voudrais remercier ma mère, mon père, ma sœur Ratiba qui m'ont inculqué l'amour des Sciences Naturelles et aidé à la réalisation de ce travail de recherche. A ma grande famille qui m'a offert la chance d'avoir été élevé et de grandir entouré d'une belle famille remplie d'amour, pour votre encouragement et votre soutien, je vous dis « Merci, je vous aime ».

Red.

Dédicaces

Je dédie cette thèse...

À la mémoire de mes très chers grands parents, Ahmed, Abdelkader, Ouenassa et Zohra

Pour votre amour et votre affection. J'aurais bien aimé que vous soyez présents pour qu'ensemble nous partagions cette joie. Que ce modeste travail soit l'expression des vœux que vous n'avez cessé de formuler dans vos prières incessantes. Comme toujours, vous avez toutes mes pensées. Eternelle reconnaissance.

À mes très chers parents

Pour l'amour que vous m'avez porté depuis ma naissance, les encouragements sincères et les sacrifices que vous avez consentis pour mon bien-être. Vous avez tant souhaité que ce but soit réalisé. Votre joie me comble de bonheur. Que cette modeste contribution à la recherche soit l'accomplissement de vos vœux tant formulés et le fruit de vos inestimables sacrifices. Je vous serai reconnaissant toute ma vie.

Aucune dédicace ne saurait exprimer mes respects, ma reconnaissance et mon profond amour. Puisse Dieu vous préserver et vous procurer santé et bonheur.

À ma très chère sœur

Pour ta générosité, ta douceur et ton savoir-faire dans ton domaine spécifique. Ta gaieté me comble de bonheur. Je te dédie ce travail, en témoignage de mon affection fraternelle, de ma profonde tendresse et reconnaissance avec tous mes vœux de bonheur, de santé et d'avenir meilleur.

À ma future épouse

Ton amour ne m'a procuré que confiance et stabilité. Tu as partagé avec moi les plus difficiles moments de ma vie, tu étais toujours à mes côtés.

Aucun mot ne pourrait exprimer ma gratitude, mon amour et mon respect.

Je remercie le bon Dieu d'avoir croisé nos chemins. Puisse Dieu Tout Puissant nous procurer santé et longue vie.

À mes très chers oncles, tantes, leurs époux et épouses

Pour la fierté que vous portez à ma joie et ma réussite. Veuillez trouver dans ce modeste travail toute mon affection et toute ma reconnaissance pour tous vos efforts durant toutes ces années.

À mes chers cousins et cousines

Pour les moments de détente et des bons souvenirs que nous avons passés ensemble durant toutes ces années. En souvenir de notre profonde amitié, je vous souhaite une vie pleine de santé et de bonheur, et qu'à votre tour vos vœux les plus chers soient réalisés.

À la mémoire de l'époux de ma tante paternelle, BENANA Mokhtar

Pour ta simplicité, ta disponibilité, et les moments de joies. En souvenir de toutes ces années passées ensemble, tu resteras à jamais dans nos cœurs et nos pensées.

À la mémoire de l'époux de ma tante maternelle, BAHALOUL Djamel

Pour les moments agréables et ton amour pour les gens et la vie. En témoignage de ton éternel optimisme, dans nos cœurs à jamais, tu demeureras.

Redouane

TABLE DES MATIERES

Résume	
Abstract	
ملخص	
Remerciements	
Dédicaces	
Table des matières	
Liste des illustrations, des graphiques et des tableaux	
Introduction	22
CHAPITRE I : Les Interactions plantes- insectes chez les phytophages	
I.1. Les réponses des plantes face aux attaques des bio agresseurs	27
I.1.1. Stratégie d'évitement	28
I.1.2. Stratégie de tolérance	28
I.1.3. Stratégie de résistance	30
I.1.3.1. Traits de défense physique	30
I.1.3.2. Traits de défense chimique	31
I.1.3.2.1. Les barrières de défenses chimiques constitutives	31
I.1.3.2.2. Les barrières de défense chimiques inductibles	32
I.2. Intérêt de la défense chimique des plantes en protection phytosanitaire	34
CHAPITRE II : Les métabolites secondaires chez les solanacées	
II.1. Généralités	35
II.2. Classification et voies métaboliques	35
II.2.1. Les composés phénoliques	36
II.2.1.1. Définition	36
II.2.1.2. Biosynthèse des composés phénoliques	36
II.2.1.2.1. Voie de l'acide shikimique	36
II.2.1.2.2. Voie des polyacétates (i.e. voie acétate / malonate))	37
II.2.1.3. Classification des composés phénoliques	38
II.2.2. Les alcaloïdes	38
II.2.2.1. Définition	38
II.2.2.2. Biosynthèse des alcaloïdes	40
II.2.2.3. Classification des alcaloïdes	41
II.2.3. Les terpènes	44

II.2.3.1. Définition	44
II.2.3.2. Biosynthèse des terpènes	44
II.2.3.3. Classification des terpènes	46
II.2.4. Diversité et rôle des COVs (Composés organiques volatils) dans la	
défense des plantes	48
II.3. Méthodes pour identifier des métabolites secondaires	51
II.3.1. Méthode d'extraction par dérivation	51
II.3.2. Extraction assistée par enzymes	52
II.3.3. Extraction par CO ₂ supercritique	53
II.3.4. L'extraction assistée par ultrasons	53
II.4. Méthode d'analyse par GC/MS (Chromatographie en phase Gazeuse /	
Spectrométrie de Masse)	54
II.5. Quelques plantes cultivées majeures de la famille des Solanacées	55
II.5.1. Généralités	55
II.5.2. Impacts des bio-agresseurs sur les Solanacées	59
II.5.2.1. Arthropodes phytophages	59
II.5.2.2. Champignons	59
II.5.2.3. Bactéries	60
II.5.2.4. Viroses ou maladies virales	60
CHAPITRE III : Le modèle biologique : la mineuse sud- américaine de la	
tomate (<i>Tuta absoluta</i>)	
III.1. Tuta absoluta: un polyphage invasif	61
III.1.1. Classification taxonomique	61
III.1.2. Origine et / répartition mondiale	62
III.1.3. Morphologie et description	63
III.1.4. Biologie générale	64
III.2. Les plantes hôtes de la mineuse de la tomate	66
III.3. Dégâts sur plantes-hôtes	68
III.3.1. Les symptômes	68
III.3.2. Impacts économiques	69
III.4. Stratégies et moyens de lutte	70
III.4.1. Lutte préventive	71
III.4.2. Lutte curative	72

III.4.2.1. Lutte biotechnologique	72
III.4.2.2. Lutte chimique	73
III.4.2.3. Résistance variétale	74
III.4.2.4. Lutte biologique	75
III.4.2.5 Conclusion	77
III.5. Cas d'étude : <i>Tuta absoluta</i> en Algérie	78
CHAPITRE IV : Matériel et méthodes	
IV.1. Présentation de la région d'étude	83
IV.1.1. Situation géographique	83
IV.1.2. Relevés climatiques	84
IV.1.2.1. La température	84
IV.1.2.2. La pluviométrie	87
IV.1.2.3. Diagramme ombrothermique de la région d'étude	87
IV.1.2.4. Climagramme d'Emberger de la région d'étude	90
IV. 2. Structuration de l'étude	91
IV. 3. Identification spécifique de <i>Tuta absoluta</i> (Meyrick, 1917)	92
IV.3.1. Collecte et préservation des spécimens	93
IV.3.2. Identification morphologique	94
IV.3.2.1. Extraction des genitalia	94
IV.3.2.2. Montage des genitalia	95
IV.3.3. Identification moléculaire : Approche Barcode	96
IV.3.3.1. Extraction d'ADN génomique	96
IV.3.3.2. Amplification spécifique d'un fragment d'ADN par Polymérase	
Chain Reaction (PCR)	96
IV.3.3.3. Séquençage du fragment amplifié	96
IV.3.3.4. Identification spécifique des spécimens	97
IV.4. Incidence de <i>T. absoluta</i> sur les solanacées et dynamique des	
populations	97
IV.4.1. Présentation des plantes-hôtes et des installations expérimentales	98
IV.4.2. Méthodologie	100
IV.4.2.1. Dénombrement des adultes par piégeage	100
IV.4.2.2. Abondance des stades larvaires en cultures par	
échantillonnage des plants	101

IV.5. Métabolites secondaires émis par les plantes suite à l'infestation de	
T.absoluta	1
IV.5.1. La récolte des plantes	1
IV.5.2. Préparation des échantillons	1
IV.5.3. Lyophilisation	1
IV.5.4. Extraction des échantillons	1
IV.5.4.1. Extraction classique par solvant organique	1
IV.5.4.2. Extraction par fluide supercritique	1
IV.5.4.3. Extraction par méthode enzymatique	1
IV.5.4.4. Extraction par ultrasons	1
IV.5.4.5. Dérivatisation	1
IV.5.5. Analyses chromatographiques	1
IV.5.5.1. Analyse en Chromatographie en phase gazeuse couplée à une	
spectrométrie de masse (GC-MS)	1
IV.5.5.2. Identification des molécules	1
IV.6. Exploitation des résultats	1
IV.6.1. Paramètres mesurés	1
IV.6.1.1. Evaluation de l'abondance des formes biologiques de <i>T.absoluta</i>	1
IV.6.1.2. Evaluation de l'activité des formes biologiques de <i>T. absoluta</i>	1
IV.6.1.3. Proportion relative des molécules	1
IV.6.2. Analyse statistique des données	1
IV.6.2.1. Analyse de la variance (XLSTAT ver. 2020.3)	1
IV.6.2.2. Analyse des courbes de régression polynomiale (Past ver 3.2.)	1
IV.6.2.3. Test Crosscorrelation (Past ver 3.2.)	1
IV.6.2.4. Test Wilcoxon (Past ver 3.2.)	1
CHAPITRE V : Résultats	
V.1.Validation de l'identification de l'espèce étudiée, <i>T. absoluta</i>	1
V.1.1. Identification morphologique	1
V.1.1.1. Le Gnathos	1
V.1.1.2. Les Valves	1
V.1.1.3. Le Vinculum	1
V.1.1.4. Le Penis ou l'édéage	1
V.1.2. Identification moléculaire	1

V.2. Dynamique des populations et des infestations de <i>T. absoluta</i> sur les trois	
cultures de solanacées	123
V.2.1. Dynamique d'abondance des stades larvaires et adultes de	
T. absoluta selon la plante-hôte	124
V.2.2. Evaluation de l'activité des stades larvaires et adulte de <i>Tuta absoluta</i>	
en fonction de ses plantes hôtes	126
V.2.3. Décalage temporel des populations de T. absoluta dans les cultures	
de plantes-hôtes	128
V.2.4. Influence des variations thermiques sur les dynamiques d'abondance	
des divers stades de <i>T. absoluta</i> et d'infestation de chaque culture	129
V.2.4.1. Caractéristiques climatiques des périodes d'échantillonnage de	
Tuta absoluta	129
V.2.4.2. Influence des variations thermiques sur l'abondance des larves et	
les captures des adultes en fonction des plantes-hôtes	131
V.2.5. Abondance et distribution des populations larvaires de <i>T. absoluta</i> sur	
ses plantes-hôtes	135
V.2.5.1. Abondance de la population larvaire globale de <i>T. absoluta</i> intra-	
et inter-plantes hôtes	135
V.2.5.2. Structure d'âge des formes larvaires infestant les plantes-hôtes	139
V.3. Incidence de l'installation primaire de <i>T. absoluta</i> sur la composition	
chimique des feuilles des plantes	140
V.3.1.Diversité/Description des composés chimiques selon le statut	
d'infestation des plantes hôtes de <i>T. absoluta</i>	140
V.3.2. Importance relative des familles chimiques selon les plantes-hôtes de	
T. absoluta	156
V.3.3. Importance relative des familles chimiques selon le statut des plantes-	
hôtes de <i>T. absoluta</i> (infestées et non infestées)	157
V.3.4. Importance relative des familles chimiques selon l'état sanitaire de	
chaque plante-hôte	159
V.3.5. Importance relative des composés chimiques selon l'état sanitaire des	
plantes-hôtes	161
V.3.6. Tendance de l'expression relative des familles chimiques et de leurs	

composés chez les plantes-hôtes saines ou attaquées par <i>T. absoluta</i>	165
Discussion générale	172
Conclusion générale	188
Appendices	191
Références bibliographiques	204
Article	255

LISTE DES ILLUSTRATIONS, GRAPHIQUES

Figure I.1: Les barrieres structurales des plantes	30
Figure I.2: Interactions entre plantes, phytophages et ennemis naturels	33
Figure II.1 : Squelette de base des polyphénols	36
Figure II.2 :Schéma représentant les voies de biosynthèse des composés	
phénoliques les plus largement distribués	38
Figure II.3 : Schéma représentant les voies de biosynthèse des alcaloïdes	41
Figure II.4: Molécule d'isopréne	44
Figure.II.5 : Schéma de l'IPP et du DMAPP avec la numérotation des carbones	45
Figure II.6 : Voies métaboliques menant à la biosynthèse de divers composés	
terpéniques	46
Figure II.7: Classification des terpènes	47
Figure III.1 : Répartition mondiale de <i>Tuta absoluta</i>	63
Figure III.2 : Morphologie de <i>T. absoluta</i>	64
Figure III.3: Symptômes sur les feuilles	68
Figure III.4 : Symptômes sur les fruits	69 74
Figure III.5: Evolution du ravageur et la lutte	71
Figure III.6 : Complexité des interactions au sein d'un agrosystème tomate attaquée	77
par <i>Tuta absoluta</i>	
Figure III.7: Répartition géographique actuelle de <i>Tuta absoluta</i> en Algérie	79
Figure III.8 : Plan d'action du Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural .	80
Figure III.9 : Piège à phéromone	81
Figure III.10: La punaise prédatrice <i>Nesidiocoris tenuis</i>	81
Figure III.11: Salle d'élevage de <i>Nesidiocoris</i>	82
Figure III.12: Nombre de lâchers réalisés par wilaya et par campagne	82
Figure IV.1: Présentation de la zone d'étude	83
Figure IV.2 : Les températures moyennes mensuelles de la région de Staoueli en 2015 et 2016	85
	00
Figure IV.3 : Variations hebdomadaires des températures sous serre en 2015 et	86
2016 Figure IV.4 : Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen de la région de	00
	89
la région de Staoueli	91
Figure IV.6: Plants symptomatiques pour collecte de larves ou chrysalides	94
Figure IV.7: Planche de référence de <i>T. absoluta</i> Figure IV.9: Précentation de la station d'étude de l'ITCMI (Stagueli, Alger)	95
Figure IV.8: Présentation de la station d'étude de l'ITCMI (Staoueli-Alger)	99
Figure IV.9: Piège de type Delta sur une parcelle de tomate	101
Figure IV.10 : Schéma du dispositif expérimental des échantillonnages des plants en Zig Zag	103
Figure IV.11: Préparation des échantillons	105
Figure IV.12 : Lyophilisation des échantillons	100
Figure IV.13 : Récupération de la biomasse sèche	106
i igui e i v. i	100

Figure IV.14 : Conservation de la poudre végétale	107
Figure IV.15 : Schéma d'extraction avec solvant organique (hexane diethyl ether)	108
Figure IV.16 : Schéma d'extraction avec le fluide supercritique (SFE)	109
Figure IV.17 : Schéma d'extraction enzymatique	111
Figure IV.18 : Schéma d'extraction par ultrasons	113
Figure IV.19 : Schéma d'extraction par dérivatisation	115
Figure IV.20 : Appareil de GC-MS	116
Figure V.1 : Genitalia mâles typique de T. absoluta	122
Figures V.2 : Plages temporelles identifiées des infestations des plantes hôtes par	
les stades larvaires et adulte de <i>Tuta absoluta</i> en fonction des conditions	
climatiques	130
Figures V.3 : Abondance des stades larvaires-et capture des adultes mâles de <i>T</i> .	
aboluta sur la culture de tomate rapportées aux variations thermiques	132
Figures V.4 : Abondance des stades larvaires-et capture des adultes mâles de <i>T</i> .	
aboluta sur la culture d'aubergine rapportées aux variations thermiques	133
Figures V.5 : Abondance des stades larvaires—et capture des adultes mâles de T .	
aboluta sur la culture de pomme de terre rapportées aux variations thermiques	134
Figures V.6 : Abondance de la population larvaire globale de <i>T. absoluta</i> sur ses	
plantes hôtes lors des deux compagnes agricoles	136
Figures V.7 : Taux d'infestation des plantes-hôtes par la population larvaire globale	100
de <i>T. absoluta</i> lors des deux compagnes agricoles	138
Figures V.8 : Infestations des plantes-hôtes rapportées aux formes biologiques	100
(stades larvaires) de <i>T. absoluta</i>	140
Figures V.9: Importance relative des familles chimiques chez les plantes-hôtes	156
Figures V.10: Importance relative des familles chimiques selon le statut	100
d'infestation/sanitaire des plantes-hôtes	159
Figures V.11 : Expression/Importance relative des familles chimiques selon l'état	100
sanitaire des plantes-hôtes (feuilles saines ou infestées)	160
Figure V.12: Importance relative des composés chimiques dans les échantillons	100
de feuilles de tomates	162
Figure V.13 : Importance relative des composés chimiques dans les échantillons de	102
feuilles de pomme de terre	163
Figure V.14 : Importance relative des composés chimiques dans les échantillons de	100
feuilles d'aubergine	164
Figure V.15 : Projection des taux d'expression des familles chimiques de composés	104
pour les échantillons foliaires non infestés des trois plantes hôtes	166
Figure V.16: Ratio des acides gras par plante hôte avant infestation	167
rigure v. 10. Italio des acides gras par plante note avant infestation	107
Figure V.17 : Ratio des Cétones par plante hôte avant infestation	168
Figure V.18 : Projection des taux d'expression des familles chimiques de composés	
chimiques pour les échantillons foliaires infestés des trois plantes hôtes	169
Figure V.19 : Ratio des acides gras par plante-hôte infestée	170
Figure V.20 : Ratio des Terpènes par plante-hôte infestée	171
3	

LISTE DES TABLEAUX

Tableau II.1 : Classification des composés phénoliques	39
Tableau II.2 : Classification des alcaloïdes dérivant d'acides aminés	43
Tableau III.1 : Plantes-hôtes de Tuta absoluta en Amérique du Sud (i.e. zone native)	
versus en Europe et Afrique (i.e. zones envahies)	67
Tableau IV.1 : Les moyennes de pluviométrie mensuelle (mm) de la région de	
Staoueli de l'année 2015 et 2016	87
Tableau IV.2 : Les dates de suivi hebdomadaire des effectifs d'adultes de <i>T</i> .	
absoluta	100
Tableau IV.3: Présentation des plantes-hôtes étudiées	105
Tableau V.1 : Abondance globale des formes larvaires de Tuta absoluta sur les trois	
cultures	125
Tableau V.2 : Capture des adultes mâles de Tuta absoluta dans les trois cultures	125
Tableau V.3 : Activité globale des stades larvaires (%) de Tuta absoluta sur les	
plantes-hôtes entre Janvier à Juin lors des deux campagnes agricoles	127
Tableau V.4 : Activité globale du stade adulte mâle (%) de Tuta absoluta sur les	
plantes hôtes entre Janvier à Juin lors des deux campagnes agricoles	127
Tableau V.5 : Décalage temporel d'installation des populations de Tuta absoluta	
(stades larvaires et adultes males) sur ses plantes hôtes	129
Tableau V.6: Taux moyen des composés identifiés à partir des échantillons de	
feuilles infestées et non infestées de la tomate après utilisation de diverses	
méthodes d'extraction	145
Tableau V.7 : Taux moyen des composés identifiés à partir d'échantillons de feuilles	
infestées et non infestées de la tomate après utilisation de la méthode d'extraction	
par dérivatisation	148
Tableau V 9: Taux moven des composés identifiés à partir des échantillers de	
Tableau V.8: Taux moyen des composés identifiés à partir des échantillons de	
feuilles infestées et non infestées de la pomme de terre après utilisation de diverses	149
méthodes d'extraction	149
Tableau V.9 : Taux moyen des composés identifiés à partir des feuilles infestées et	
non infestées de la pomme de terre après utilisation de la méthode d'extraction par	450
dérivatisation	152
Tableau V.10 : Taux moyen des composés identifiés à partir de feuilles infestées et	450
non infestées de l'aubergine après utilisation de diverses méthodes d'extraction	153
Tableau V.11: Taux moyen des composés identifiés à partir d'échantillons de	
feuilles infestées et non infestées de l'aubergine après utilisation de la méthode	
d'extraction par dérivatisation	155

LISTE DES FOCUS

Focus 01 : La production du maraîchage en Algérie de l'année 2017	23
Focus 02 : La tomate, Solanum lycopersicum	56
Focus 03 : La pomme de terre, Solanum tuberosum	57
Focus 04: Aubergine, Solanum Melongena	58
Focus 05 : La mineuse de la tomate. <i>Tuta absoluta</i>	65

INTRODUCTION GÉNÉRALE

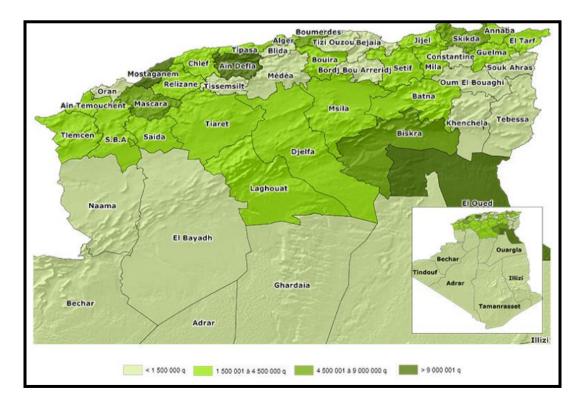
Les cultures maraîchères, végétaux à usage alimentaire, représentent une large gamme de denrées (pomme de terre, oignon, tomate, agrumes, fourrages, etc.) issues de familles botaniques très variées. Elles complémentent d'autres denrées de base de l'alimentation humaine, telles que les céréales et les aliments carnés, et sont d'une importance capitale dans le renforcement de la résistance de l'organisme aux maladies grâce à leur valeur nutritive élevée (énergie, vitamines, sels minéraux, fibres alimentaires, etc.) [1]. De ce fait, les cultures maraîchères constituent une alternative intéressante dans la lutte contre l'insécurité alimentaire dans la mesure où elles améliorent le régime alimentaire de la population. De nombreux pays notamment dans le Bassin Méditerranéen et au Maghreb, voient leur agriculture régulièrement confrontée à des aléas climatiques critiques (régimes des pluies chaotiques et en baisse, températures en hausse) et de nombreuses contraintes biotiques parmi lesquelles figurent moults insectes ravageurs des cultures, ce qui induit des diminutions importantes de productions et s'ajoutent aux difficultés économiques pré-existantes. Nourrir ses populations, lesquelles continuent à augmenter dans certaines régions, devient encore plus compliqué.

Dans ce contexte d'insécurité et de besoins alimentaires croissants, des stratégies agricoles basées sur la diversification des cultures, où les cultures maraîchères jouent un rôle prépondérant, sont conseillées.

Pour augmenter la disponibilité et l'accès de produits agricoles en qualité et en quantité suffisantes à sa population, l'Algérie s'est depuis 2000, appuyée sur le Plan National de Développement Agricole (PNDA). En 2002, ce programme a été élargi et est devenu le Plan National de Développement Agricole et Rural (PNDAR). Dans ce cadre, des Plans de proximité de développement rural intégré (PPDRI) ont été mis en place. Ils ont intégré outre les questions agricoles, des thématiques de santé, d'éducation et de développement des infrastructures [2].

En 2008, ce programme a été réaménagé pour définir une nouvelle politique de renouveau agricole et rural avec la promulgation d'une loi d'orientation agricole affichant des objectifs ambitieux. Celui-ci a accordé des aides financières directes ou indirectes orientées vers les circuits de collecte et les principaux intrants des filières agricoles (céréales, lait, pomme de terre, tomates industrielles, semences, plants, engrais, machinisme, équipements d'irrigation, ...). Il a aussi facilité l'accès au foncier agricole dans le cadre de la concession et l'accession à la propriété foncière agricole dans les Wilayas du Sud et les Hauts Plateaux. Ceci a permis d'enregistrer une hausse de la superficie du maraîchage de plus de 44% dans ces zones durant la période 2010-2017 par rapport à la période précédente 2000-2009 (Focus 01). La production moyenne du maraîchage a atteint 130,2 millions de quintaux dont 12,8 de tomates en 2017, soit une hausse significative, en maraîchage, de plus de 121% durant la période 2010-2017 par rapport à 2000-2009 [3].

L'agriculture maraîchère occupe de ce fait une place stratégique dans le système alimentaire et dans l'économie Algérienne qui par ailleurs a généré près de 12.3% du produit intérieur brut (PIB) en 2017 et employé 10.4% de la population active en 2017 en Algérie [3].



Focus 01 : La production du maraîchage en Algérie de l'année 2017 [3]

Cependant, même si une nette évolution des superficies cultivées et des productions est observable ces dernières années, les rendements restent relativement faibles (300 qx /hectare) par rapport aux normes de production pour l'ensemble des cultures [3]. Ces résultats sont imputables à plusieurs types de facteurs à savoir, abiotiques (facteurs liés au milieu en général, indépendant des êtres vivants) et biotiques (organismes vivants).

Outre leur sensibilité aux facteurs climatiques, les cultures maraîchères sont confrontées aux attaques de nombreux organismes vivants, des ravageurs de cultures parmi lesquels des arthropodes très dommageables (e.g. des aleurodes ; de nombreux pucerons, acariens et thrips ; diverses noctuelles et punaises), des maladies cryptogamiques (e.g. le mildiou, l'alternariose, la moisissure grise, la cladosporiose, l'oïdium, la fusariose vasculaire et la verticilliose) et virales (*Tomato Yellow Leaf Curl Virus* (TYLCV), *Cucumber Mosaic Virus* (CMV)). Ces agents limitent de façon significative leur production, leur développement et leur dispersion [4].

Parmi ces ravageurs majeurs figure la mineuse sud-américaine de la tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae). Depuis son introduction dans la région méditerranéenne en 2006, elle constitue une préoccupation majeure pour toute la filière maraîchage des pays touchés [5]. Cette espèce très invasive et polyphage fut signalée en Algérie pour la première fois en mars 2008 à Mostaganem (ville portuaire au Nord-Ouest du pays). Ensuite, elle s'est rapidement propagée au reste du pays occasionnant des pertes de production non négligeables à de nombreuses cultures à haute valeur ajoutée [6].

En effet, *T. absoluta* est redoutable pour les pertes considérables qu'il occasionne aussi bien sous serre qu'en plein champ ce qui a rendu expressément indispensable la prise de mesures de protection des cultures [7 et 8].

La lutte contre *T. absoluta* se base principalement sur l'utilisation de produits chimiques. Malheureusement, la majorité d'entre eux sont connus pour avoir des effets néfastes sur l'homme, les auxiliaires et l'environnement [9]. De plus, de nombreux travaux de recherche ont démontré, ces deux dernières décennies, que des produits insecticides ont perdu de leur efficacité en raison des résistances développées par l'insecte [10 ; 11 et 12].

Les recherches de méthodes alternatives aux produits chimiques de synthèse sont nombreuses et donnent des résultats satisfaisants et prometteurs. Les luttes biologique (e.g. lâchers d'auxiliaires, confusion sexuelle par phéromones), physique (e.g. filets insect-proof) et culturales (e.g. système de rotation, « Pushpull ») sont des techniques développées concrètement sur le terrain en Algérie et ailleurs dans le monde [13 et 9]. Des méthodes novatrices de stimulation des défenses naturelles de la plante se mettent également en place [14 et 15]. A cet effet, des études ont révélé que les métabolites secondaires des plantes remplissaient diverses fonctions écologiques dont un rôle de protection contre les attaques des agents pathogènes et des phytophages [16]. La réponse des plantes aux attaques de bio-agresseurs implique une large gamme de réponses moléculaires et de signalisations parmi lesquelles figure l'accumulation de composés biochimiques de défense (polyphénols, terpènes, glycoalcaloïdes) antimicrobiens et anti-insectes. Ce mécanisme de défense est constitutif mais peut être aussi être induit par l'attaque d'un bio-agresseur [17]. La plante possède donc des molécules bio-actives dont les concentrations peuvent augmenter localement ou de façon systémique pour rendre les tissus plus résistants, nocifs ou moins attractifs aux diverses et nombreuses attaques [18 ; 19 et 20].

Les plantes de la famille des Solanacées, dont les tomates, sont particulièrement connues pour produire des métabolites secondaires volatils et non volatils, tels que des terpénoïdes, phénylpropanoïdes, flavonoïdes et composés phénoliques [21 et 22] ayant des effets négatifs sur la survie, la croissance, la reproduction et d'autres paramètres de vie de diverses espèces d'arthropodes s'attaquant aux Solanacées [23 et 24]. Du fait de leurs actions multiples, ces molécules sémiochimiques ont un grand potentiel dans le cadre de la gestion des ravageurs des cultures et par extension contre *T. absoluta*.

L'objectif général de notre travail est de contribuer à la gestion durable (i.e. incluant des méthodes soucieuses de l'environnement et de la santé humaine, et efficaces sur le long terme) de *T. absoluta* ravageur majeur des cultures maraîchères en Algérie et dans le monde entier. Dans ce contexte, il est nécessaire de 1) caractériser les populations de *T. absoluta* présentes localement et les dégâts qu'elles occasionnent en fonction de la plante-hôte attaquée et du

contexte climatique, **2**) mieux appréhender les interactions chimiques plante-hôte, et phytophage du fait du rôle important que certaines molécules émises par le végétal peuvent jouer contre lui.

Notre attention s'est ainsi portée sur trois cultures maraîchères d'importance économique en Algérie, à savoir des productions de tomate et d'aubergine sous serres et de pomme de terre de plein champ ainsi que sur les populations de *T. absoluta* les attaquant.

Les objectifs spécifiques sont de :

- S'assurer préalablement de l'identité de l'espèce responsable des dégâts occasionnés sur les trois cultures cibles via des approches morphologique et moléculaire,
- Déterminer l'influence des variations thermiques sur la dynamique (i) des populations et des divers stades (adultes, stades larvaires) de *T. absoluta*,
 (ii) des dégâts occasionnés sur les trois cultures de solanacées,
- Analyser les composés libérés par les feuilles de ces trois solanacées lorsqu'elles sont attaquées par des chenilles de *T. absoluta* pour un « criblage » de molécules potentiellement bio-actives contre le phytophage.

CHAPITRE I

Les Interactions plantes- insectes phytophages

Les insectes représentent près de la moitié des espèces vivantes décrites et les trois-quarts de celles du monde animal correspondant ainsi à environ six millions d'espèces [25]. Les végétaux quant à eux, avec environ 300 000 espèces, représentent le groupe d'organismes avec la plus forte biomasse. Les communautés d'insectes et de végétaux jouent un rôle primordial dans le fonctionnement de la biosphère [26]. Les interactions complexes entre les plantes et les insectes sont le résultat d'une longue et commune évolution [27], datant d'environ 100 millions d'année [28].

Cette interaction affecte la distribution et l'abondance des plantes et par conséquent, le fonctionnement et la diversité biologique des écosystèmes [29]. L'étude des interactions plantes-insectes est loin d'être triviale car les plantes sont soumises à des pressions de sélection liées à leurs déprédateurs mais aussi à des contraintes extrêmement fortes de l'environnement. Quant aux insectes, leur longue évolution a conduit à l'apparition de plus de trente ordres d'insectes avec des caractéristiques associées [30]. L'étude de ces interactions représente des enjeux scientifiques et sociétaux extrêmement importants.

I.1. Les réponses des plantes face aux attaques des bio-agresseurs

Les plantes ont développé de nombreuses stratégies de défenses (l'évitement, la tolérance et la résistance) leur permettant d'éviter ou de limiter les effets des contraintes biotiques et abiotiques (essentiellement stress hydrique et associé à la température) [31]. Ces stratégies provoquent des traits de défense qui peuvent être chimiques (métabolites secondaires), physiques, ou reliées à des particularités phénologiques [32].

Parmi les métabolites secondaires, il existe trois familles de composés chimiques principaux utilisées par les plantes pour se défendre : les dérivés azotés, les terpénoïdes et les phénols [33].

I.1.1. Stratégie d'évitement

Cette stratégie consiste à réduire la probabilité d'une plante à être trouvée et donc consommée par les bio-agresseurs. Une plante peut se protéger par un évitement temporel qui se manifeste par des modifications phénologiques, rendant temporairement inaccessible les organes importants en terme de fitness (ex. fleurs) [34]. Il peut aussi s'agir d'un évitement spatial, dans le cas où les traits morphologiques de la plante rendent difficile leur prélèvement par les phytophages (ex. plantes en rosette) ou si la plante pousse dans un endroit inaccessible. Par exemple, certaines plantes assurent leur protection contre les phytophages grâce à leur propriété grimpante et ainsi deviennent hors d'atteinte des ravageurs [35].

En outre, une plante-hôte prisée peut « éviter » ses phytophages grâce à ses plantes environnantes. Lorsqu'un déprédateur sélectionne son alimentation, la plante-hôte peut bénéficier des plantes avoisinantes moins appréciées par le déprédateur, alors la plante-hôte sera délaissée. À l'inverse, lorsque le déprédateur sélectionne son alimentation à l'échelle de l'élément fourrager, une plante pourra bénéficier de plantes voisines très prisées par le déprédateur, puisque ces dernières seront consommées en priorité [36].

I.1.2. Stratégie de tolérance

La stratégie de tolérance permet aux plantes de réduire l'impact négatif des ravageurs en maintenant leur fitness par un phénomène dit de compensation (eg. en favorisant la croissance et la reproduction) pour pallier aux dommages des ravageurs [37]. La défoliation due aux ravageurs se traduit par une diminution de la surface foliaire disponible pour la photosynthèse et donc une diminution de la capacité d'acquisition de ressources par la plante. Chez une plante ayant subi une défoliation partielle, l'augmentation de la photosynthèse par les tissus végétaux épargnés est l'un des mécanismes de tolérance [38]. Il permet d'accroître la production de carbohydrates, fournissant l'énergie nécessaire aux processus cellulaires de la plante qui pourraient permettre de compenser la perte de tissus endommagés par les bio-agresseurs [39]. Cette influence possible des phytophages sur l'activité

photosynthétique des plantes, mise en évidence par une augmentation ou une diminution du contenu en chlorophylle des plantes, a été interprétée comme étant le reflet d'un mécanisme de compensation ou d'une altération de l'état physiologique du végétal [40].

Certaines plantes diffèrent énormément dans leur taux de survie et de reproduction suite à une attaque [37]. Par exemple, une défoliation de 10% réduit de façon significative la *fitness* de *Piper arieianum* (Piperaceae) (Marquis 1984) alors que la ravanelle (*Raphanus raphanistrum*, Brassicaceae) tolère un taux de défoliation de 25% sans diminuer sa production de graines [41].

La stratégie de tolérance peut aussi s'exprimer par le remplacement de tissus endommagés par les bio-agresseurs, grâce à l'activation des méristèmes. Cette croissance dite compensatoire peut se traduire par une élongation des tiges ou encore du nombre de feuilles [42 et 43], et s'accompagner d'un transfert des ressources azotées des racines vers les feuilles, comme chez la Centaurée tachetée (*Centaurea maculosa*, Asteraceae) exposée à des bio-agresseurs racinaires [44].

La capacité de tolérance à la défoliation peut donc être considérée comme un trait adaptatif des plantes en réponse à la pression exercée par les bio-agresseurs. C'est aussi le résultat de plusieurs facteurs incluant une augmentation de la capacité photosynthétique suivant la défoliation, un taux de croissance intrinsèque élevé, une grande quantité de carbone stockée dans les racines directement disponibles et la capacité de passer rapidement ce carbone des racines aux feuilles [45].

I.1.3. Stratégie de résistance

La stratégie de résistance permet aux plantes de limiter la probabilité d'être consommées par les bio-agresseurs grâce à l'expression de traits de défense qui réduisent la préférence ou la performance de ces derniers [37]. Ces traits de résistance ont été classés de multiples façons par les auteurs : en fonction de leur structure (physique ou chimique), de leur mode de production (résistance constitutive ou induite), ou encore leur mode d'action (direct ou indirect).

<u>I.1.3.1. Traits de défense physi</u>que

Les barrières structurales de la plante constituent les premières barrières rencontrées par les bio-agresseurs avant d'entrer en contact avec les parois cellulaires [46]. La cuticule, couche externe, recouvre et protège les premières couches de cellules de l'épiderme, elle en est la plus active [47]. Certaines structures, se trouvant à la surface des feuilles, peuvent retarder la germination de bactéries ou d'œufs d'insectes. A titre d'exemple, les trichomes, poils épidermiques, pointus ou en crochets, peuvent piéger les insectes ou leurs œufs [48]. Les épines, poils urticants, riches en silice, des parois cellulaires [49] ou les substances (cires, latex, résine, mucilage...) peuvent influencer négativement les insectes phytophages (Fig.I.1) [50].



Figure I.1: Les barrieres structurales des plantes [48].

A: Les trichomes; B: Les poils urticants; C: Les épines

I.1.3.2. Traits de défense chimique

La résistance chimique est assurée par les nombreux composés organiques appelés métabolites secondaires assurant entre autres un rôle répulsif ou toxique vis-à-vis des bio-agresseurs [51]. On distingue plusieurs dizaines de milliers de molécules différentes, classiquement regroupées en trois grandes classes : les terpènes, les composés azotés comprenant les alcaloïdes et les composés phénoliques. Ces composés peuvent être constitutifs ou induits, selon leur mode de production [52 et 53].

<u>I.1.3.2.1. Les barrières de défenses chimiques constitutives</u>

Ce type de défense structurale est présent, en toutes circonstances, même en absence d'insectes phytophages. Les cellules végétales produisent de nombreux composés qui les protègent des attaques de bio-agresseurs [54]. Ces molécules, des métabolites secondaires, sont produites continuellement. Elles sont appelées phyto-anticipines et regroupent en particulier les composés phénoliques, les alcaloïdes, les saponines [55 et 56]. Certains métabolites secondaires sont communs à toutes les espèces végétales tandis que d'autres sont spécifiques à un genre végétal ou une famille végétale [57; 58 et 59]. Les phyto-anticipines sont synthétisées dans la plante saine mais aussi suite à une attaque de bio-agresseurs, à partir de molécules déjà présentes dans la plante [60].

Ces composés chimiques, stockés sous forme inactive ou séquestrés dans un compartiment cellulaire, sont respectivement activés suite à une attaque et libérés lors de la décompartimentation des cellules liées à l'attaque [48 et 61]. Ils agissent directement en empêchant la croissance du bio-agresseur ou indirectement en inhibant des enzymes utilisées pour pénétrer dans la plante [62]. Le mode d'action exact de ces composés chimiques est souvent peu ou mal connu mais repose sur des processus tels que l'altération de membranes, l'inhibition du transport des nutriments ou des ions, l'inhibition des signaux de transduction, l'inhibition du métabolisme ou des contrôles hormonaux des processus physiologiques [63]. Ce type de défense structurale des molécules peut également être induit par une

augmentation des teneurs en métabolites secondaires après une attaque des bioagresseurs [64 ; 65 ; 66 et 69].

I.1.3.2.2. Les barrières de défense chimiques inductibles

Au cours de leur évolution, les plantes ont développé un panel de stratégies en l'occurrence des défenses dites constitutives leur permettant de réduire ou de limiter les dégâts occasionnés par les bio-agresseurs [68 et 63].

Les défenses constitutives ou induites se mettent en place suite à une attaque des bio-agresseurs. Elles agissent directement sur la physiologie et /ou le comportement de ceux-ci et aussi indirectement *via* la production des composés organiques volatils (COV) [69 et 70] qui peuvent induire une interaction entre les plantes et des organismes du troisième niveau trophique (par exemple attraction d'ennemis naturels).

Cette défense indirecte intervient de ce fait dans l'interaction phytophage et prédateur/parasitoïde (Fig.I.2). La combinaison défenses directes et indirectes offre à la plante une résistance durable dans l'écosystème [71]. La composition et la dynamique des communautés des déprédateurs sont largement influencées par les traits fonctionnels des végétaux : métabolisme secondaire, biomasse et architecture de la plante, morphologie du feuillage, valeur nutritionnelle de la plante en termes d'eau et de nutriments [26].

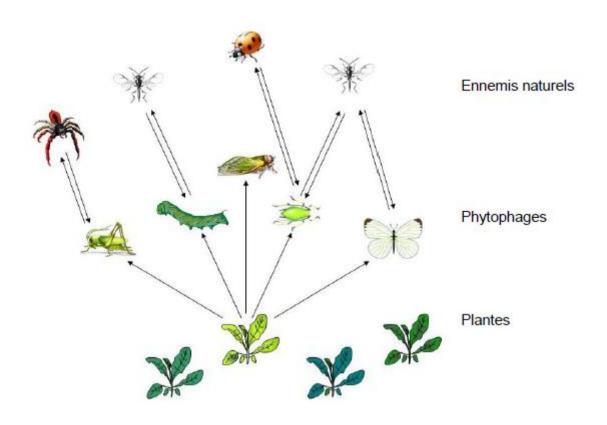


Figure I.2: Interactions entre plantes, phytophages et ennemis naturels [72].

Les plantes répondent aux divers stress par la mise en place de systèmes de défense agissant directement ou indirectement sur les organismes responsables. Dans certains cas, cette réponse est spécifiquement adaptée aux attaques des insectes phytophages. Les réponses de la plante aux attaques d'un phytophage peuvent également être différentes qualitativement ou quantitativement [64 et 65]. Ainsi, une différence qualitative se traduit par la production de molécules bio-actives de nature différente selon le traitement infligé à la plante et une différence quantitative par la production de molécules bioactives identiques mais variant dans leurs concentrations relatives [66 et 67].

Bien que ces trois stratégies (tolérance, évitement, résistance) soient souvent séparément étudiées, elles ne sont en réalité pas totalement indépendantes. En effet, des espèces peuvent à la fois présenter des traits de tolérance et de résistance [73 et 74], ou même les trois stratégies [75]. Cette co-expression de traits représentatifs des différentes stratégies serait le résultat de compromis expliqué par

le coût de production des traits de défenses : l'énergie allouée à la production d'un type de trait se ferait au détriment de la production d'un autre type de trait [75 et 76].

1.2. Intérêt de la défense chimique des plantes en protection phytosanitaire

Les recherches menées sur les sémio-chimiques issus des végétaux ont ouvert des voies nouvelles dans le domaine de la protection des plantes. Les défenses chimiques des plantes ont évolué dans le temps pour être en mesure de survivre contre les bio-agresseurs [77]. Elles ont développé des métabolites secondaires qui sont des substances dont les plantes n'ont pas besoin pour leur développement, leur croissance et leur reproduction mais qui servent dans des conditions spécifiques de défense [62].

La diversité des espèces utilisées et des métabolites secondaires déjà isolés laisse présager une richesse de ce qui reste à découvrir. A ce jour, moins de 10 % des espèces de végétaux qui peuplent actuellement la planète ont été explorées pour leurs propriétés chimiques et biologiques [62]. Si leur rôle écologique reste encore à préciser, leur utilisation par l'homme à des fins thérapeutiques est très largement répandue. Cependant l'amélioration de leur efficacité, l'élargissement de leur action à d'autres cibles et la diminution des éventuels effets secondaires, de leur toxicité sur les divers êtres vivants, font toujours l'objet d'études [77 et 78].

Le plan Ecophyto 2018, à la suite du Grenelle de l'Environnement, visait à réduire l'utilisation des produits phytosanitaires de 50% d'ici 2018 et à s'orienter vers des stratégies alternatives de lutte contre les bio-agresseurs. La recherche est ainsi mise à contribution pour développer et/ou améliorer de telles méthodes alternatives [78].

CHAPITRE II

Les métabolites secondaires chez les solanacées

II.1. Généralités

Les plantes produisent diverses sortes de métabolites dits « secondaires », c'est-à-dire des composés phytochimiques non directement impliqués dans des fonctions vitales pour la plante par opposition aux métabolites primaires que sont les protéines, les glucides et les lipides qui eux participent directement aux fonctions cellulaires indispensables du végétal (croissance, division cellulaire, respiration, photosynthèse, reproduction) [79]. Ces composés secondaires diffèrent avec les espèces et, bien que leurs rôles soient encore mal connus, il est cependant clair qu'ils interviennent dans les relations qu'entretient la plante avec les organismes vivants et les facteurs abiotiques qui l'entourent [80 et 81]. Les métabolites secondaires ont ainsi une importance dans l'adaptation des plantes à leur environnement à savoir dans la protection des plantes contre les phytophages et les pathogènes, l'attraction des pollinisateurs et la répulsion des déprédateurs, les symbioses plante-microbe au niveau des nodules racinaires, ou dans l'adaptation à des facteurs de contrainte de l'environnement (UV, température, etc.) [82]. Ces différentes relations ont donné lieu à une extrême diversification des composés secondaires [81].

Les métabolites secondaires caractérisés par une structure généralement complexe sont souvent synthétisés dans une partie de la plante et stockés en faible quantité dans une autre [81]. Ces molécules bioactives sont produites dans des parties spécifiques de la plante mais différant avec le stade de développement [83].

Le nombre de ces composés phytochimiques identifiés excède le nombre de 100 000, nombre sans aucun doute sous-estimé puisque seules 20 à 30% des plantes ont été étudiées d'un point de vue biochimique [84 et 85].

II.2. Classification et voies métaboliques

On peut classer les métabolites secondaires en plusieurs grands groupes : les composés phénoliques, les terpènes et les composés azotés incluant les alcaloïdes. Chacune de ces classes renferme une très grande diversité de composés possédant une très large gamme d'activités biologiques [86].

II.2.1. Les composés phénoliques

II.2.1.1. Définition

Les composés phénoliques ou polyphénols se caractérisent par un élément structural fondamental qui est la présence d'au moins un noyau benzénique (*i.e.* aromatique) à 6 carbones formant un cycle auquel est directement lié au moins un groupement hydroxyle (OH) (Fig.II.1) ou d'autres groupes fonctionnels (Ester, Méthyle ester, Glycoside, etc.) [62 et 48].

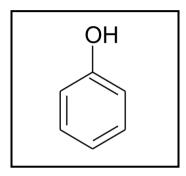


Figure II.1 : Squelette de base des polyphénols [87].

Les composés phénoliques correspondent à une très large gamme de structures chimiques, regroupant à ce jour plus de 10 000 molécules parmi lesquelles figurent les tanins, les flavonoïdes, les alcaloïdes, les coumarines et les acides phénoliques [88]. Leur répartition diffère qualitativement et quantitativement non seulement avec les espèces végétales, mais aussi avec les organes, les tissus et les stades physiologiques considérés [88].

II.2.1.2. Biosynthèse des composés phénoliques

Les polyphénols sont synthétisés selon deux voies biosynthétiques très complexes : celle du shikimate et celle issue des de polyacétates (Fig.II.2) [62].

II.2.1.2.1. Voie de l'acide shikimique

La voie de l'acide shikimique est la voie la plus importante de biosynthèse métabolites secondaires phénoliques et de leurs précurseurs à savoir la tyrosine, le tryptophane et la phénylalanine, des acides aminés aromatiques [89]. Brièvement, cette voie aboutissant à la synthèse du shikimate débute par la condensation de l'acide phospho-énolpyruvique (PEP) issu d'une glycolyse avec l'érythrose-4-phosphate issu de la voie des pentoses phosphate [90]. Cette voie conduit ensuite à

la synthèse d'acides aminés aromatiques dont la phénylalanine. La désamination de cet acide aminé aromatique par une enzyme clé la phénylalanine ammonia-lyase (PAL) conduit à l'acide cinnamique et autres dérivés notamment le p-coumaryl-coA, points de départ de nombreux composés phénoliques, majoritairement des phénylpropanoïdes (eg. Coumarines, flavonoïdes, lignine, lignane, etc.). Le p-coumaryl-coA en particulier peut être associé au malonyl-CoA issu de l'autre voie de biosynthèse des composés phénoliques (eg. voie acétate / malonate) pour former après cyclisation la flavanone qui correspond à la structure de base de tous les flavonoïdes et de ses dérivés (Fig.II.2) [91]. Dans ce groupe, figurent les anthocyanes connus pour participer à la coloration des feuilles, fleurs et fruits des plantes et à la communication à distance [92]. On y retrouve également les isoflavones et les flavones, impliquées dans la protection des plantes et dans la stimulation des Rhizobiales, bactéries symbiotiques présentes dans les nodosités racinaires, permettant la fixation de l'azote atmosphérique et sa transformation en ammonium directement assimilable par la plante [93].

II.2.1.2.2. Voie des polyacétates (i.e. voie acétate / malonate)

Cette seconde voie de biosynthèse conduit à des composés phénoliques possédant plusieurs noyaux aromatiques formés par cyclisation de chaînes polycétoniques, elles-mêmes obtenues par condensation de groupements acétate. Chez les végétaux supérieurs, cette voie des polyacétates concerne un petit nombre de composés mais intervient dans la formation d'un second noyau benzénique pour de nombreux composés possédant déjà un noyau aromatique mais obtenu par la voie du shikimate. Ainsi, sont obtenus les composés mixtes dont les représentants les plus importants sont les flavonoïdes (Fig. II.2) [89 et 90].

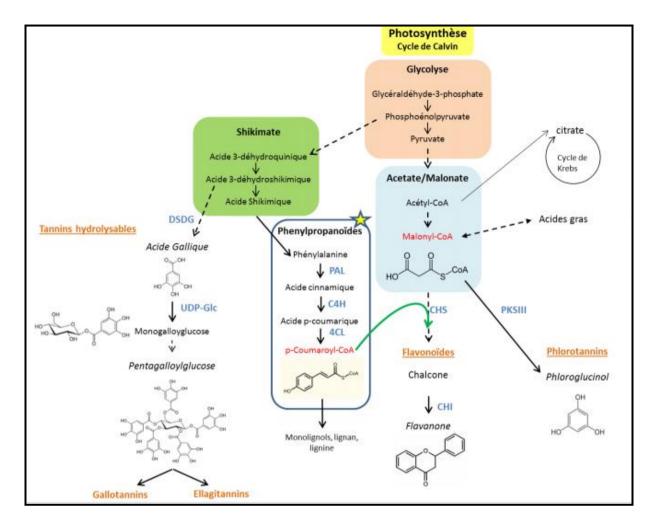


Figure II.2. Schéma représentant les voies de biosynthèse des composés phénoliques les plus largement distribués [94].

II.2.1.3. Classification des composés phénoliques

Les polyphénols sont classés selon le nombre d'atomes de carbone présent dans le squelette de base [95]. Il existe plusieurs classes de polyphénols, principalement, les acides phénoliques simples, les phénols simples, stilbènes, coumarines, tannins, quinones, flavonoïdes, lignanes, lignines et xanthones (Tableau II.1).

Tableau II.1: Classification des composés phénoliques [94].

Nombre de carbones	Structure	Classification	Squelette
6	C ₆	Phénols simple	⊘ −он
7	C ₆ -C ₁	Acide phénolique	СООН
8	C ₆ -C ₂	Acétophénones	€ CH ₃
8	C ₆ -C ₂	Acide phénylacétique	СООН
9	C ₆ -C ₃	Acides cinnamiques	Соон
9	C ₆₋ C ₃	Coumarines	(J°)°
10	C ₆₋ C ₄	Naphtoquinones	Ŷ
13	C ₆ -C ₁ -C ₆	Xanthones	O,O
14	C ₆ -C ₂ -C ₆	Stilbènes (Stilbénoïdes)	0~0
15	C ₆ -C ₃ -C ₆	Flavonoïdes	
18	(C ₆ -C ₃) ₂	Lignanes	
n	(C ₆ -C ₃) n	Lignines	
n	(C ₆ -C ₁) n	Tannins	Polymère hétérogène

II.2.2. Les alcaloïdes

II.2.2.1. Définition

Les alcaloïdes sont des substances naturelles et organiques cycliques peu volatiles provenant essentiellement de plantes ; 20% des plantes à fleurs ont été rapportées comme produisant des alcaloïdes spécifiques [96]. Ils s'accumulent dans la plante en des endroits pouvant être différents de celui de leur synthèse. Ils peuvent se trouver dans toutes les parties de la plante, mais selon l'espèce botanique, ils s'accumulent uniquement dans les écorces, les racines, les feuilles ou dans les fruits [97].

D'un point de vue structural, les alcaloïdes contiennent au moins un atome d'azote dans leur structure chimique laquelle peut être simple comme très complexe [98]. Ce sont des composés relativement stables pouvant provenir de différentes voies biosynthétiques [97] partant majoritairement d'acides aminés précurseurs tels que la lysine, l'ornithine, la tyrosine, le tryptophane, etc. [99].

La plupart des alcaloïdes ont une activité biologique puissante et certains sont de puissants poisons et drogues et d'autres ont un usage médical (morphine, codéine, cocaïne, etc.). Les plantes utilisent aussi la plupart de ces alcaloïdes dans leur système de défense contre les bio agresseurs [100]. Par exemple, la nicotine, alcaloïde trouvé dans le tabac, a été le premier insecticide utilisé par l'homme. Un autre alcaloïde efficace contre les insectes est la caféine trouvée dans les graines et les feuilles de cacao, café et thé. L'acide jasmonique joue un rôle dans la régulation de la réponse des plantes produisant des alcaloïdes [100].

II.2.2.2. Biosynthèse des alcaloïdes

Contrairement à la plupart des autres types de métabolites secondaires, les nombreuses classes d'alcaloïdes ont des origines biosynthétiques uniques [97]. Les noyaux de base de la grande majorité des alcaloïdes (sauf la caféine par exemple) dérivent d'acides aminés (eg. ornithine, lysine, tyrosine, tryptophane, etc.) du métabolisme primaire qui dans une première phase subissent une décarboxylation [101]. Brièvement, la voie de biosynthèse des alcaloïdes passe par deux schémas généraux : (i) soit à partir du CO₂ capté par les feuilles de la plante, transformé en phospho-enolpyruvate puis à partir de la voie de l'acide shikimique, on obtient les aminoacides aromatiques qui finalement conduisent aux alcaloïdes, (ii) soit par le cycle de l'acide tricarboxylique (cycle de Krebs) qui fournit des aminoacides aliphatiques conduisant aux alcaloïdes (Fig. II.3) [97].

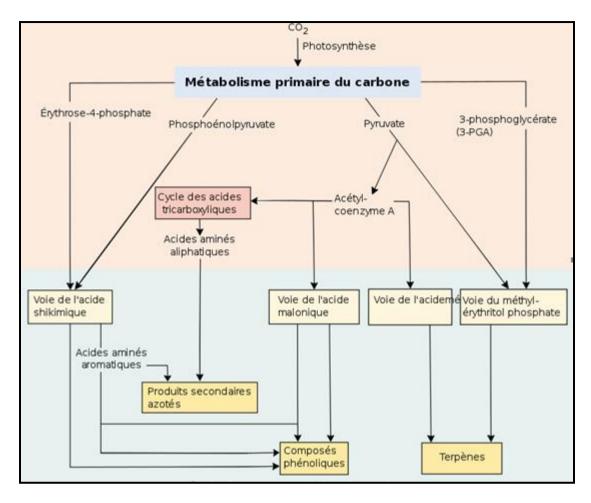


Figure II.3. Schéma représentant les voies de biosynthèse des alcaloïdes [97].

II.2.2.3. Classification des alcaloïdes

De 10 000 à 12 000 différentes structures alcaloïdes ont déjà été identifiées à partir de sources végétales, animales ou de micro-organismes [102 et 103]. Leur classification est une tâche difficile, en raison du grand nombre de composés connus et de la diversité structurale existante. De façon majoritaire mais non exclusive, ils possèdent un squelette hétérocyclique azoté et l'atome d'azote provient d'un acide aminé dont la structure carbonée reste souvent intacte dans la structure finale de l'alcaloïde. Ainsi, les alcaloïdes sont classés selon qu'ils dérivent d'un acide aminé ou non et que l'atome d'azote soit ou non intégré dans un hétérocycle :

- Les **alcaloïdes vrais** dérivent d'acides aminés et possèdent un hétérocycle azoté (e.g. la strychnine)
- Les **proto-alcaloïdes** dérivent d'acides aminés mais l'atome d'azote n'est pas intégré dans un système hétérocyclique (e.g. la colchicine)
- Les **pseudo-alcaloïdes** ne dérivent pas d'acides aminés mais peuvent toutefois être indirectement liés à la voie des acides aminés (*e.g.* la caféine)

Ensuite, les proto- alcaloïdes et alcaloïdes vrais peuvent être classés en divers types (e.g. terpénoïdes indoliques, tropaniques, pyrrolizidiniques, acridoniques, isoquinoliniques et quinolizidiniques) selon l'acide aminé précurseur de la voie de biosynthèse [104] (Tableau II.2)

Tableau II.2 : Classification des alcaloïdes dérivant d'acides aminés [105]

Acide aminé précurseur	Type d'alcaloïde	
H ₂ N CO ₂ H NH ₂ H NH ₂ Ornithine	Pyrrolidines, pyrrolizidines, tropanes	
H ₂ N CO ₂ H NH ₂ H NH ₂	Pipéridines, quinolizidines, indolizidines	
R = H , Phénylalanine R = OH , Tyrosine	Alcaloïdes du type éphédrine, isoquinoléines	
CO ₂ H NH ₂ Tryptophane	Indoles	
COOH NH ₂ Acide anthranilique	Quinoléines, quinazolines, acridines	
CO ₂ H NH ₂ Histidine	Pyridines	

II.2.3. Les terpènes

II.2.3.1. Définition

Les terpènes sont des hydrocarbones naturels essentiellement trouvés chez les plantes, de structure soit cyclique soit à chaîne ouverte [106]. Leur formule brute est $(C_5H_X)_n$: x traduit le degré d'insaturation de la molécule, n peut prendre des valeurs allant de 1 à 8 sauf dans le cas des polyterpènes où n peut atteindre plus de 100 (e.g. le caoutchouc). La molécule de base est l'isoprène de formule C_5H_8 (Fig.II.4).

Le terme terpénoïde désigne un ensemble de substances présentant le squelette des terpènes avec une ou plusieurs fonctions chimiques (alcool, aldéhyde, cétone, acide, lactone, etc.)

Les terpènes sont des métabolites secondaires jouant des rôles écologiques importants notamment au niveau de la communication interspécifique plante/plante ou plante/organismes animaux et de la défense de la plante contre ses bioagresseurs phytophages par exemple [107].

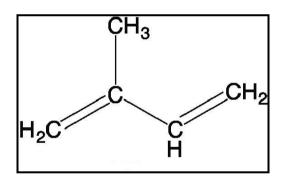


Figure II.4 : Molécule d'isoprène [108].

II.2.3.2. Biosynthèse des terpènes

Les composés de la famille des terpènes ont des structures très variées, allant d'une simple chaîne linéaire d'hydrocarbones jusqu'à des agencements complexes de cycles carbonés. Ces terpènes ont cependant tous en commun le fait d'être constitués de multiples sous unités d'isoprène (C₅H₈) d'où l'appellation d'isoprénoïdes également donnée aux terpènes [106].

Tous les terpénoïdes proviennent d'une unité de base dont le squelette principal a 5 carbones (C5), l'isopentenyl diphosphate (IPP) et son isomère le diméthylallyl diphosphate (DMAPP) (Fig.II.5). Ces deux composés vont successivement s'associer en géranyl-diphosphate (GPP) (précurseur des monoterpènes), en farnésyl diphosphate (FPP) (précurseur des sesquiterpènes et des triterpènes) et en geranyl-geranyl diphosphate (GGPP) (précurseur des diterpènes et des tetraterpènes) grâce à l'action d'enzymes spécifiques, des *isoprényltransférases*. Deux voies de biosynthèse complexes conduisent à ces unités de base à 5 carbones soit dans les plastes soit dans le cytosol des plantes (Fig.II.6) [109 et 110].

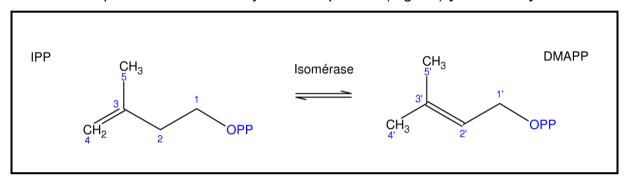


Figure.II.5: Schéma de l'IPP et du DMAPP avec la numérotation des carbones [109].

Il s'agit:

- Dans le cytosol de la plante, de la voie du mévalonate (MVA) qui débute par la condensation de 3 acetyl-CoA, passe par le mévalonate (composé en C6) et débouche sur l'IPP,
- Dans les plastes, de la voie du 2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate (MEP) qui débute par la condensation d'une unité pyruvate avec une unité glyceraldéhyde 3-phosphate pour conduire au MEP puis à l'IPP après plusieurs étapes enzymatiques (Fig.II.6).

Ces deux voies métaboliques ne sont pas totalement disjointes puis que des flux d'IPP entre le plaste et le cytosol existent *via* notamment une régulation opérée par la lumière [111 et 112]. Dans ces voies de biosynthèse, les enzymes *prényltransférase* et *terpène synthase* (TPS) sont responsables de la diversification des terpènes *via* l'addition répétée d'unités isoprènes C5 et la cyclisation, respectivement (Fig.II.6). Les terpènes obtenus sont donc synthétisés soit dans le cytosol (cas des sesqui-, triter- et polyterpènes) soit dans les plastes (cas des isoprènes, mono, di- et tétraterpènes) [113].

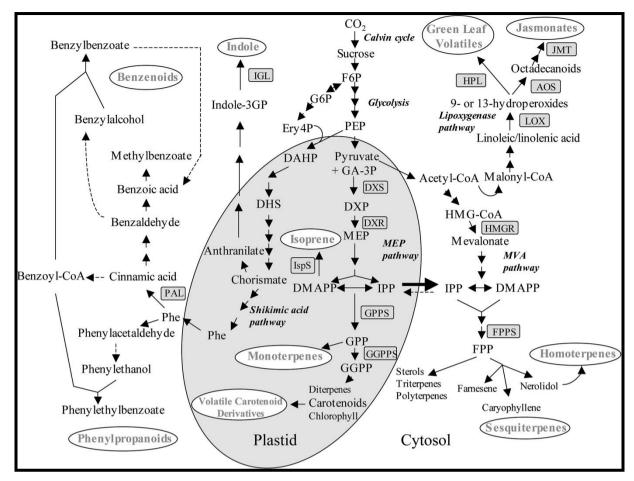


Figure II.6 : Voies métaboliques menant à la biosynthèse de divers composés terpéniques [114].

Les noms des voies sont en italique, les composés volatils sont en gras et les enzymes sont encadrées.

Acetyl-CoA, acetyl coenzyme-A; AOS, allene oxide synthase; DAHP, 3-deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate; DHS,3-dehydroshikimic acid; DMAPP, dimethylallyl diphosphate; DXP, 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate; DXR, DXP reductoisomerase; DXS, DXP synthase; Ery4P, erythrose 4-phosphate; F6P, fructose 6-phosphate; FPP, farnesyl diphosphate; FPPS, FPP synthase; GA-3P, glyceraldehyde-3-phosphate; G6P, glucose 6-phosphate; GGPP, geranylgeranyl diphosphate; GGPPS, GGPP synthase; GPP, geranyl diphosphate; GPPS, GPP synthase; HMG-CoA, 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA; HMGR, 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase; HPL, fatty acid hydroperoxide lyase; IGL, indole-3-glycerol phosphate lyase; Indole-3GP, indole 3-glycerol phosphate; IPP, isopentenyl diphosphate; JMT, jasmonic acid carboxyl methyl transferase; LOX, lipoxygenase; MEP, 2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate; MVA, mevalonate; PAL, phenylalanine ammonia lyase; PEP, phosphoenolpyruvate; Phe, phenylalanine

II.2.3.3. Classification des terpènes

Avec plus de 30 000 composés, les terpènes forment la famille la plus large et variée du point de vue structural de produits naturels d'origine végétale c'est-à-dire trouvés dans les feuilles, les fruits ou les graines. Ces composés sont formés de l'assemblage d'un nombre entier d'unités penta-carbonées, ramifiées, dérivées du 2-méthylebutadiène, appelées unités isopréniques (C5)_n. Plus ou moins lipophiles ou

hydrophiles, volatils ou non-volatils, cycliques ou acycliques, les terpènes sont classés en fonction du nombre d'unités isopréniques contenus (a) et du nombre d'atomes de carbone (b). Ils sont identifiés par la notation a : b (Fig.II.7) [111].

Classe de terpènes	Exemple	Structure		
Monoterpènes (2 : 10)	Géraniol	H ₃ CCH ₃		
Sesquiterpènes (3 : 15)	Farnésol	CH₂OH		
Diterpènes (4 : 20)	Rétinol	ОН		
Sesterpènes (5 : 25)	Haslène			
Triterpènes (6:30)	Squalène			
Tetraterpènes (8 : 40)	α-Carotène			
Polyterpènes (> 100 : > 500)		Caoutchouc		

Figure II.7 : Classification des terpènes [111].

Les plantes sont une « banque » de produits chimiques variés correspondant à une multitude de substances chimiques quantitativement et qualitativement différentes. Ces substances chimiques, souvent volatiles dans la nature, jouent un rôle important dans le comportement des insectes et dans les interactions plantes-insectes. La libération de ces composés organiques volatils (les COVs) peut aider les plantes à s'acclimater au stress biotique ou abiotique.

II.2.4. Diversité et rôle des COVs (Composés organiques volatils) dans la défense des plantes

De façon générale, le terme "composé organique volatil" (COV) regroupe l'ensemble des composés organiques rencontrés à l'état gazeux dans notre atmosphère. Les COV ont deux grandes catégories de sources : les sources anthropiques, liées aux activités humaines, et les sources naturelles, dites biogéniques. Parmi les sources naturelles, la végétation est la source majeure d'émission (98%) de COVs et seuls les COVs d'origine végétale seront abordés dans ce manuscrit.

Dans ce contexte, les COVs sont des composés « odorants » synthétisés par divers organes de la plante (fleurs, fruits, feuilles, racines) de nombreuses espèces de plantes qui sont ensuite émis dans l'atmosphère ou le sol [115]. Leur spécificité par rapport aux autres métabolites secondaires est donc de ne pas être limités aux seuls tissus de la plante mais de pouvoir être émis dans l'environnement. Ces substances volatiles représentent environ 1% des métabolites secondaires synthétisés par les plantes [116]. En écosystèmes naturels ou anthropisés, elles peuvent jouer un rôle de défense et de protection par exemple contre les insectes ravageurs et les pathogènes, et de communication en attirant par exemple des pollinisateurs et d'autres animaux ou micro-organismes bénéfiques [116]. De nombreux facteurs (température, ensoleillement, stade de développement de la plante, attaques par des bio-agresseurs, etc.) peuvent affecter l'émission qualitative et quantitative de ces composés volatils qu'ils soient naturellement constitutifs de la plante ou spécifiquement induits par des évènements. Dans le contexte des interactions plantes-insectes, l'action mécanique des insectes phytophages sur le végétal stimule non seulement l'émission passive des composés constitutifs stockés dans des structures de stockage telles que les trichomes glandulaires mais induit aussi la synthèse et l'émission de nouveaux composés volatils [114 et 115].

La nature des composés émis par les plantes varie d'une espèce à l'autre et selon le facteur déclencheur. Ainsi, plus de 25 000 COVs ont été isolés dans plus de 90 familles de plantes. Ces composés appartiennent à trois groupes majeurs : les terpénoïdes, les composés aromatiques, les dérivés des acides gras [117].

Les terpénoïdes

Les terpénoïdes sont les composés dominants des émissions biogéniques et leurs émissions proviennent essentiellement du feuillage. Plus précisément, les COVs terpéniques émis par les plantes impliquent en premier lieu des hémiterpènes (composés en C5) et de nombreux monoterpènes (composés en C10) puis secondairement les sesquiterpènes (composés en C15), les homoterpènes (composés en C11 et C16) et de nombreux diterpènes (composés en C20), lesquels possèdent une pression de vapeur élevée leur permettant d'être vaporisés dans l'atmosphère [118]. Dans les « bouquets odorants » émis ils sont prépondérants [117].

Les facteurs biotiques et abiotiques déclencheurs de l'émission de COVs terpénoïdes et les propriétés des composés ainsi induits sont très variés.

Contre le stress oxydatif causé par différents facteurs abiotiques tels que la lumière. la température ou la sécheresse, les terpénoïdes peuvent avoir des propriétés protectrices [119]. Le rôle des terpénoïdes dans les interactions plante-insecte a longtemps été négligé, mais il est de plus en plus évident que les terpénoïdes jouent un rôle majeur dans la défense directe et indirecte des plantes [120 et 121]. Il a été prouvé que ces composés jouent un rôle répulsif à l'encontre des insectes phytophages tels que Manduca sexta (L.) (Lepidoptera, Sphingidae) [122] contrairement à Pieris rapae (L.) (Lepidoptera, Pieridae) et Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera, Plutellidae) [123]. Ils peuvent également affecter l'attraction d'un parasitoïde Diadegma semiclausum (Hellen) (Hymenoptera, Ichneumonidae) pour son hôte [123]. Les monoterpènes et les sesquiterpènes en particulier sont toxiques ou dissuasifs pour un large éventail d'organismes [118]. Par exemple, le linalool, un monoterpène, et le (E)-β-farnésène, un sesquiterpène, peuvent être produits par les plantes pour repousser les pucerons [124]. Même si les monoterpènes et les sesquiterpènes sont des COVs constitutifs de la plante, leur émission est fortement induite par les insectes [121]. Pour illustrer cet aspect, l'émission des deux homoterpènes DMNT (4-8)Dimethyl-1.3,7-nonatriène) **TMTT** et trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene) est souvent induite lors d'attaques phytophages de nombreuses espèces végétales, dont la tomate (Solanum *lycopersicum*), [125], le haricot de Lima (*Phaseolus lunatus* L.), le poivron (*Capsicum annuum* L.) [126], le peuplier (*Populus trichocarpa* Torr. & Gray x *P. deltoides* Bartr) [127] et le maïs (*Zea mays*) [128]. Il a été montré lors d'expériences comportementales que le 4,8,12-trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene attirait les acariens prédateurs [129].

En plus de leur rôle dans les interactions plante/insecte, les terpénoïdes interviennent également dans les interactions plante/plante. Certains monoterpènes, tels que le carvovol et le D-limonène, jouent un rôle allélopathique en inhibant la respiration, en bloquant le cycle de l'azote ou en inhibant la croissance et la germination des graines des plantes voisines [130]. Les plantes n'émettent pas seulement des substances volatiles mais les perçoivent ou les reconnaissent dans les communications inter- et intra-plantes. Malheureusement, le mode et les mécanismes sous-jacents à cette reconnaissance volatile sont encore complètement inconnus [131].

• Les composés aromatiques

Ils constituent une large gamme de composés volatils, majoritairement issus de la voie biosynthétique des phénylpropanoides. Ils sont principalement émis par les parties reproductives du végétal mais ils se retrouvent aussi dans les émissions de parties végétatives, dont plusieurs sont connus pour être impliqués dans la défense des plantes contre divers facteurs biotiques et abiotiques [114]. Les phénylpropanoïdes apportent résistance à la lumière UV car ils absorbent le rayonnement UV-B [132]. Au sein de la famille des benzénoïdes, l'émission du salicylate de méthyle (MeSA) est souvent induite par l'attaque d'insectes, laquelle s'avère efficace dans la défense directe et indirecte de la plante contre les bioagresseurs [121]. En outre, le MeSA agit comme un signal au sein d'une plante, menant à l'acquisition d'une résistance systémique [133 et 134].

• Les dérivés d'acides gras

Les dérivés d'acides gras, parmi lesquels figurent le trans-2-hexenal et le cis-3-hexenol, deux composés souvent trouvés dans les COVs émis, proviennent d'acides gras insaturés en C18 tels que l'acide linoléique ou l'acide linolénique, notamment libérés des membranes plasmiques lors de lésions cellulaires [135].

Ensuite désoxygénés, ces acides gras, sont plus facilement métabolisés, entraînant in fine la formation d'aldéhydes C6 et C9 volatils à chaîne courte [eg. (Z) -3-hexénal], d'alcools [e.g. (Z) -3-hexène-1-ol] et d'esters [e.g. l'acétate de (Z) -3-hexényle] [121]. Ces composés appelés volatils des feuilles vertes (GLV ; green leaf volatiles) sont largement émis lorsque le tissu foliaire est endommagé. Ils sont également émis par les tissus végétaux sains c'est à dire non endommagés mécaniquement mais exposés à des conditions abiotiques extrêmes [136].

II.3. Méthodes pour identifier des métabolites secondaires

Plusieurs techniques d'extraction des molécules bioactives à partir des végétaux peuvent être recensées [137]. Il s'agit de méthodes d'extraction à pression ambiante se fondant sur l'affinité des molécules pour différents solvants polaires et apolaires et sur des méthodes pouvant faire intervenir ou non des étapes de chauffage et/ou d'agitation ou centrifugation [138]. On peut citer les quatre méthodes d'extraction suivantes : (i) par entraînement des molécules grâce à la vapeur, (ii) par extracteur de Soxhlet, (iii) par solvants organiques et par (iv) dérivatisation [139]. Cependant présentant plusieurs inconvénients non négligeables (*ie.* longue durée d'extraction, rendements obtenus faibles, consommation importante de solvants toxiques et d'énergie) [140] d'autres méthodes augmentant la productivité, la rentabilité et la qualité des extraits, sont dorénavant privilégiées. Les méthodes d'extraction par fluides supercritiques et par ultrasons en font partie [141].

II.3.1. Méthode d'extraction par dérivatisation

La dérivatisation en chimie a pour principe de greffer à un composé une structure connue et détectable (un agent dérivant) pour former un dérivé plus facilement détectable. La silylation qui consiste en l'introduction d'un groupe silyle (R₃Si-) à un

composé, au moyen d'agents (eg. TMSCI: N, 0- Bis (triméthylsilyl) acétamide (BSA) _ BSTFA: N-O-bis-triméthylsyliletrifluoroacétamide), est une réaction permettant l'obtention de dérivés généralement moins polaires, plus volatils et plus stables thermiquement. De ce fait, les produits dérivés deviennent plus séparables par GC (Chromatographie en phase Gazeuse) et diagnosticables par la suite. Le triméthylsilyléther (TMS) est le groupement éther silylé le plus facile à introduire, mais également l'un des plus labiles en milieu acide ou basique. Pour illustrer, la dérivation par silylation permet de convertir les groupements alcools (-OH) en groupements comportant un atome de silicium entouré de groupements méthyls (-O-Si (CH3)3). Par contre, lors de la silylation, des sels d'ammonium sont produits lesquels sont utiles pour activer les réactions de silylation mais sont en revanche difficiles à éliminer [138].

II.3.2. Extraction assistée par enzymes

Les méthodes faisant intervenir des enzymes (protéases ou polysaccharides hydrolases) ont été développées pour déstructurer les parois cellulaires des tissus oléagineux. La majorité des études menées sur des substrats végétaux indiquent qu'il n'existe pas de règles relatives à l'activité enzymatique et de conditions opératoires à adopter. La pluralité des procédés existants est à rattacher aux propriétés structurales et physicochimiques du substrat utilisé et à la nature des enzymes utilisées [142].

Toutefois, deux méthodes principales sont utilisées ; l'extraction aqueuse assistée par enzymes et la pression à froid assistée par enzymes. Leur efficacité dépend de la nature et de la concentration de l'enzyme lors de l'hydrolyse, de la température, du pH, de la taille des particules à traiter ainsi que du temps d'exposition entre l'enzyme et le substrat. Des solvants apolaires sont ensuite utilisés pour extraire en quantité suffisante l'huile résiduelle contenue dans les structures cellulaires persistantes [143].

II.3.3. Extraction par CO₂ supercritique

Le domaine supercritique est défini quand la température et la pression de la substance dépassent leurs valeurs critiques. Au point critique, les masses volumiques des deux phases (vapeur et liquide) deviennent identiques. Au-delà de ce point, la substance n'existe plus en tant que liquide ou gaz, mais plutôt sous forme d'une seule phase, le fluide supercritique. Le dioxyde de carbone (CO₂) est le fluide supercritique le plus utilisé ceci pour ses multiples avantages : non toxique (solvant éliminé à basse pression ou absence de solvants organiques polluants), ininflammable, chimiquement stable, état gazeux à pression atmosphérique, disponible à une pureté élevée et à bas prix, durée d'extraction courte, sélectivité élevée, température critique relativement basse (31°C) [150] et pression critique (74 bars) faciles à atteindre permettant d'éviter la thermodestruction éventuelle des composés et de minimiser les risques d'hydrolyse et d'isomérisation des produits. Le CO₂ en qualité de solvant a une tension superficielle de surface faible, une diffusivité élevée et une viscosité faible ce qui favorise le transfert de matière et permet la pénétration facile des molécules dans les pores d'une matrice solide [144].

Le pouvoir solvant du fluide supercritique dépend de sa masse volumique. Il est très flexible ; il suffit principalement de modifier la température et/ou la pression pour accroître les rendements d'extraction ou la sélectivité [145]. La méthode d'extraction exige néanmoins une consommation d'énergie importante pour établir les pressions et les températures requises pendant les différentes étapes du processus d'extraction [144]. L'apolarité du CO₂ limite l'extraction des composés polaires mais l'addition de co-solvants modifie la polarité du mélange et rend possible l'extraction de métabolites secondaires polaires.

II.3.4. L'extraction assistée par ultrasons

Les ultrasons sont des ondes vibratoires acoustiques avec des fréquences de plus de 16 kHz. En milieu solide, les ultrasons produisent des échauffements et une vibration du milieu, alors qu'en milieu liquide, ils produisent un phénomène de cavitation. L'efficacité du procédé dépend de la fréquence et de l'amplitude des ultrasons et des solvants utilisés pour extraire les composés organiques ou inorganiques. Cette méthode présente aussi des avantages tels que la diminution

des temps d'extraction et des quantités de solvants utilisés, des rendements d'extraction significatifs et la bonne préservation des molécules thermolabiles au moyen d'une température du milieu basse [139]. Son principe consiste à immerger la matière végétale dans l'eau ou le solvant, laquelle est ensuite soumise à l'action des ultrasons à basses fréquences (20 Khz à 10 Mhz). Pendant la sonication, les ondes sonores induisent des vibrations mécaniques conduisant au phénomène de cavitation à travers une succession de phases de compression (implosion des bulles de cavitation) et de décompression (création des bulles de cavitation) [139]. L'implosion des bulles de cavitation brisent les parois cellulaires facilitant l'extraction de molécules. La libération du contenu intracellulaire dans la solution lui permet d'être ensuite capté par un solvant avec lequel les métabolites possèdent des affinités [139].

II.4. Méthode d'analyse par GC/MS (Chromatographie en phase Gazeuse / Spectrométrie de Masse)

La chromatographie est une technique analytique qui permet la séparation des constituants d'un mélange en phase homogène liquide ou gazeuse. Le principe de base repose sur les équilibres de concentration des composés présents entre deux phases non miscibles en contact dont l'une, dite stationnaire, se trouve dans la colonne, et l'autre, dite mobile, se déplace au contact de la première. La séparation est basée sur l'entraînement différentiel des constituants dans la colonne. Chaque constituant parcourt la colonne avec des temps proportionnels à ses propriétés intrinsèques (taille, structure, etc.) dans la phase mobile et à son affinité avec la phase stationnaire (polarité). Le détecteur mesure en continu, à l'extrémité de la colonne, la quantité de chacun des constituants séparés (transmission d'un signal électrique à un enregistreur). Les résultats apparaissent sur le chromatogramme sous forme de pics. On obtient un chromatogramme et c'est sur celui-ci que sont données toutes les informations nécessaires à l'analyse qualitative et quantitative [146].

La chromatographie en phase gazeuse est aujourd'hui, l'une des techniques les plus utilisées en chimie analytique. Elle permet la séparation des composés gazeux ou susceptibles d'être vaporisés par chauffage sans décomposition. Elle permet

également l'analyse de mélanges très complexes de nature et de volatilité très diverses [146].

La spectrométrie de masse (« Mass Spectrometry » MS) est une méthode de détection dans la chromatographie dont le fonctionnement est basé sur le fait que les molécules sont ionisées, fragmentées puis séparées sur la base du rapport de la masse sur la charge (m/z). La technique de la spectrométrie de masse est constituée de trois parties : une source d'ions, un analyseur de masse et un détecteur. L'échantillon arrive dans la source d'ions via l'admission. L'analyte ou composant est transformé en ions dans la source. Ces ions sont ensuite séparés dans l'analyseur sur la base de leur rapport masse/charge (m/z), puis, le détecteur mesure la quantité du rapport m/z et les données sont ensuite transposées en un spectre de masse (ie. graphique) si la spectrométrie de masse est couplée à un chromatographe. Un spectre de masse est caractéristique d'un analyte ou composant. Cette technique permet conjointement d'identifier un composé en comparant, d'une part, son spectre à ceux contenus dans des bibliothèques de spectres informatisées Wiley, NIST et Adams, et d'autre part, son indice de rétention (ou indices de Kovats) calculé sur deux colonnes de polarité différente en chromatographie en phase gazeuse [147].

II.5. Quelques plantes cultivées majeures de la famille des Solanacées II.5.1. Généralités

La famille des Solanacées contient de nombreuses espèces cultivées et sauvages parmi lesquels on trouve bon nombre de fruits et légumes à intérêt agronomique, des plantes ornementales, des plantes officinales voire hallucinogènes. C'est une des plus grandes familles de plantes avec près d'une centaine de genres et plus de 2 500 espèces. Les membres de cette famille botanique sont présents sur tous les continents, aussi bien dans des climats tropicaux que tempérés même si la majorité des espèces sont originaires d'Amérique du Sud.

Plus de la moitié des Solanacées appartient au genre *Solanum*, qui a donné son nom à cette a famille [148].

Parmi les principales solanacées cultivées et utiles à la consommation humaine, se trouvent la tomate (*Solanum lycopersicum L.*) (Voir focus 2), la pomme de terre (*Solanum tuberosum L.*) (Voir focus 3), le tabac (*Nicotiana tabacum L.*), le poivron (*Capsicum anuum L.*), et l'aubergine (*Solanum melongena L.*) (Voir focus 4).

Focus 2 (La tomate, Solanum lycopersicum)

Nom commun: La tomate

Nom scientifique : Solanum lycopersicum

Famille : Solanacée

Importance: C'est un légume le plus important dans l'alimentation humaine après la pomme de terre et aussi une plante modèle pour la recherche agronomiques. En effet, elle est communément utilisée pour des études physiologiques, biochimiques, moléculaires ou ressources génétiques.

Aire d'origine : Amérique du Sud (Mexique, Pérou, Equateur et Bolivie)

Production mondiale: 177 millions de tonne produites principalement en Chine, Inde, Etats-Unis, Turquie, Egypte, Iran, Italie, Brésil, Espagne,

Production nationale: 1,5 million de tonne (2019).



Dessin d'un plant de tomate

Focus 3 (La pomme de terre, Solanum tuberosum)

Nom commun: La pomme de terre Nom scientifique: Solanum tuberosum

Famille : Solanacée

Importance: La pomme de terre est devenue une des principales cultures destinées à la consommation domestique. En Algérie, la filière pomme de terre dans tous ses volets semences et consommation occupe aujourd'hui une place stratégique dans la nouvelle politique du renouveau agricole et rural.

Cette culture reste parmi les espèces maraîchères, qui occupe une place primordiale tant par l'importance qu'elle occupe dans l'alimentation, les superficies qui lui sont consacrées, l'emploi qu'elle procure que par les volumes financiers qui sont mobilisés annuellement pour sa production locale et/ou son importation (consommation et semence).

Aire d'origine: Pérou dans le sud-ouest de l'Amérique du sud.

Production mondiale: 376 millions de tonne produites principalement en Chine, Inde, Russie, Etats-Unis, Ukraine, Pologne, Allemagne, Pays-Bas France.

Production nationale: 5 millions de tonne (2019).

L'Algérie est le premier producteur de pomme de terre dans le monde arabe et le deuxième en Afrique après l'Afrique du sud.



Dessin d'un plant de pomme de terre

Focus 4 (Aubergine, Solanum melongena)

Nom commun : Aubergine

Nom scientifique: Solanum melongena

Famille : Solanacée

Importance: Elle est d'une importance économique et traditionnelle dans les pays méditerranéens et en Asie. Le fruit de l'aubergine abaisse le taux de cholestérol ; il convient dans un régime alimentaire destiné à régulariser la tension artérielle. Frais, on l'applique en cataplasme sur les hémorroïdes, mais on l'utilise plus couramment sous forme d'huile. Le fruit et son jus sont des diurétiques efficaces.

Aire d'origine: l'Asie du sud

Production mondiale: 51 millions de tonne produites principalement en Chine, Inde, Egypte, Turquie, Iran, Japon, Indonésie, Iraq, Italie.

Production nationale: 127 milles tonne (2019).



Dessin d'un plant d'aubergine

II.5.2. Impacts des bio-agresseurs sur les Solanacées

Mis à part les facteurs climatiques, la productivité et la qualité des Solanacées cultivées reposent en bonne partie sur le contrôle de leurs nombreux bio-agresseurs parmi lesquels on trouve tant des micro- que des macro-organismes à savoir des champignons, bactéries et virus responsables de maladies; des nématodes qui *via* la formation de nodosités sur les racines freinent le développement des plantes ou se nourrissent des racines ce qui fait que les adventices entrent en compétition avec la plante pour la lumière, les nutriments et l'eau; des insectes qui affaiblissent directement et/ou indirectement la plante par succion de la sève, forage ou par transmission de maladies (Appendice A) [149].

II.5.2.1. Arthropodes phytophages

Les insectes et les acariens sont les principaux bio-agresseurs arthropodes des Solanacées. Le type de dégâts dépend du type des pièces buccales que possède le bio-agresseur. La plupart des ravageurs ont des pièces buccales de type broyeur (tels que les chenilles mineuses). Leurs mandibules leur permettent d'arracher et de mâcher des parties de feuilles, tiges ou fruits [150] et de creuser des galeries dans le végétal.

D'autres sont des piqueurs-suceurs. Les dégâts de ces arthropodes apparaissent souvent en taches ou par des déformations des feuilles, fruits et tiges. Ils percent les tissus végétaux et aspirent la sève [149]. L'incidence de ces insectes (Appendice A) (tels que les aleurodes ou les pucerons) en termes de dégâts est souvent associée à leur densité. Néanmoins, les phytovirus (Appendice A) qu'ils peuvent véhiculer et transférer aux plantes lors de la prise alimentaire provoquent des dégâts bien plus importants [151].

II.5.2.2. Champignons

Les champignons pathogènes des Solanacées (Appendice A) sont caractérisés par un mycélium formé de filaments nommés hyphes. Ce sont des organismes hétérotrophes qui prélèvent leurs nutriments dans leur(s) plante(s)-hôte(s) [151]. La pénétration de leur mycélium dans les tissus végétaux peut se faire de différentes manières : directement à travers la cuticule et la paroi des cellules, par les ouvertures naturelles telles que les stomates et les blessures. La phase de contamination du

végétal est causée par la germination de spores fongiques présentes sur la plante et leur pénétration à l'intérieur des tissus. Puis s'en suit la phase d'infection où les champignons commencent à prélever leur nourriture chez leur hôte [152].

II.5.2.3. Bactéries

Elles possèdent seulement un chromosome circulaire [152]. Les bactéries responsables de maladies sur Solanacées présentent des formes variables : sphérique, ellipsoïdale, filamenteuse, etc. La majorité de celles attaquant les Solanacées sont sous forme de bâtonnets, sont donc des bacilles [152]. L'infection par une bactérie ne peut se faire que *via* des zones affaiblies de la plante telles que des ouvertures naturelles (stomates) ou des blessures de taille [152]. Après leur entrée dans les tissus, les bactéries se développent d'abord dans les espaces intercellulaires puis tuent rapidement les cellules. [152].

La plupart des maladies bactériennes se développent dans des conditions d'hygrométrie élevée soit liée à l'eau présente sur les plantes ou l'eau stagnante au sol [151 et 152]. Tous les organes de la plante peuvent être affectés : feuilles, fruits, racines, moelle de la tige, système vasculaire. Les symptômes associés aux maladies bactériennes peuvent être de trois sortes : des taches huileuses sur les feuilles et les tiges, des infections vasculaires et des tumeurs qui affectent surtout les racines [160]. Les bactéries qui affectent les Solanacées sont regroupées dans 6 genres bactériens : *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Xanthomonas*, *Clavibacter*, *Pectobacterium* (anciennement *Erwinia*) et *Agrobacterium* (Appendice A) [152].

II.5.2.4. Viroses ou maladies virales

Les virus sont généralement transmissibles par les insectes vecteurs (pucerons, aleurodes et thrips). Ils provoquent des anomalies dans la croissance des organes de la plante et dans son fonctionnement. On observe des mosaïques, ou enroulement du limbe foliaire, ou encore des malformations avec nanisme de certaines pousses.

Les différentes viroses sur tomate sont provoquées par : le TMV (Virus de la Mosaïque du Tabac), le TSPWV (*Tomato Spotted-Wilt* Virus), le TYLCV (Virus de la mosaïque du Concombre), le PVY (Virus Y de la pomme de terre) et le TMV (Virus de la mosaïque de la luzerne) (Appendice A) [152].

CHAPITRE III

Le modèle biologique : la mineuse sud- américaine de la tomate (*Tuta absoluta*)

III.1. Tuta absoluta: un polyphage invasif

Tuta absoluta (Meyrick 1917), communément appelé la mineuse sud-américaine de la tomate, est un micro-lépidoptère de la famille des Gelechiidae. Son expansion géographique rapide à quasiment tous les pays du monde (Fig.III.1) et l'ampleur des dégâts occasionnés sur de nombreuses cultures majeures font que cette espèce figure parmi les ravageurs agricoles majeurs de ces 20 dernières années, et notamment de la filière mondiale de la tomate [6].

Cette espèce a de ce fait un statut réglementaire particulier. Elle est classée sur la liste A2 de l'OEPP (Organisation Européenne et méditerranéenne pour la Protection des Plantes) signifiant que l'OEPP recommande à ses états membres, dont fait partie l'Algérie, de réglementer cette espèce d'importance économique présente sur le territoire en tant qu'organisme de quarantaine.

III.1.1. Classification taxonomique

La mineuse de la tomate a été décrite pour la première fois en 1917 au Pérou par un entomologiste britannique, E. Meyrick (Meyrick, 1917) [153] sous le nom de *Phthorimaea absoluta* [154]. La dénomination du Genre a ensuite successivement été changée par D. Povolny avant de devenir *Tuta absoluta* en 1994 :

- Gnorimoschema absoluta [155]
- Scrobipalpula absoluta [156]
- Scrobipalpuloides absoluta [157]
- > Tuta absoluta [158]

Sa position taxonomique est la suivante :

Règne	Animalia	
Embranchement	Arthropoda	
Classe	Insecta	
Ordre	Lepidoptera	
Superfamille	Gelechioidea	
Famille	Gelechiidae	
Sous-famille	Gelechiinae	
Genre	Tuta	
Espèce	absoluta	

III.1.2. Origine et / répartition mondiale

La mineuse de la tomate est originaire d'Amérique Centrale probablement des Hauts Plateaux du Centre du Pérou [159 et 160]. Dans les années 1960, elle a commencé à étendre son aire de répartition aux autres pays d'Amérique Latine [161] et dorénavant tous sont touchés [162; 163 et 164]. Hors de son continent d'origine, *T. absoluta* a été détecté pour la première fois en Europe à la fin de l'année 2006 dans le sud de l'Espagne [5].

De 2006 à 2008, il s'est tout d'abord répandu aux pays d'Europe et d'Afrique du Nord ayant un climat méditerranéen tel que le sud de la France, le Maroc, l'Algérie et l'Egypte [165 ; 166 ; 167 et 168]. Dès 2010, il s'est propagé dans certains pays de la Corne de l'Afrique tels que le Soudan [169], l'Ethiopie [170] et le Kenya en 2014 [171]. En Afrique de l'Ouest, en 2012 le Sénégal fut le premier pays à déclarer la présence de *T. absoluta* [172] sur son territoire et à ce jour cette espèce a envahi 41 des 54 pays africains [173]. Les derrières signalisation de *T. absoluta* concernent des pays d'Afrique du Sud [174 et 175] et récemment en Chine dans la région Xinjiang Uygur (Ili, Xinjiang) [176] (Fig.III.1).

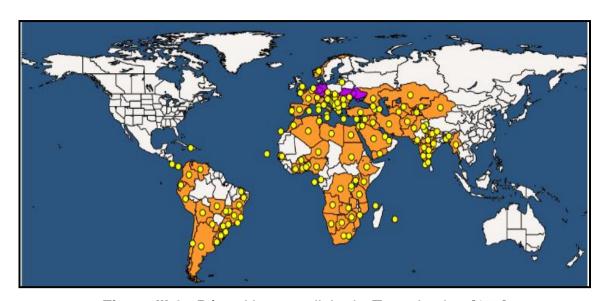


Figure III.1 : Répartition mondiale de *Tuta absoluta* [177]

Compte tenu de son potentiel invasif, reste à craindre que cette espèce n'envahisse d'autres régions présentant des conditions climatiques et de ressources favorables à l'installation des populations de *T. absoluta*, telles que les Etats-Unis [178]. D'ailleurs, ce grand territoire applique des mesures phytosanitaires et une réglemention strictes au niveau des échanges commerciaux, mène des prospections agricoles régulières en vue d'une détection précoce du ravageur c'est-à-dire avant son installation [179]. A ce jour, si l'aire d'origine de *T. absoluta* ne fait plus aucun doute, les routes d'invasion suivies restent putatives.

III.1.3. Morphologie et description

T. absoluta est un micro-lépidoptère de couleur gris-argentée, qui mesure 6 à 7 mm de longueur avec des antennes filiformes et des taches brunes sur les ailes [180]. La femelle est légèrement plus grande que le mâle [181] (Fig.III.2). Les femelles pondent les œufs, de forme ovale et de couleur crème, sous les feuilles ou sur les tiges [7]. Après éclosion, la chenille L1 passe par quatre stades de développement aux couleurs différentes. Le stade L1 est de couleur crème ; les stades L2 et L3 sont verdâtres et le stade L4 est rose [180]. Les larves de la mineuse pénètrent dans les feuilles, les fruits ou les tiges où elles se nourrissent et se développent. La chrysalide, de 4 à 5 mm de longueur, est verdâtre puis devient brunâtre à l'approche de l'émergence de l'adulte (Voir focus 5) [182].

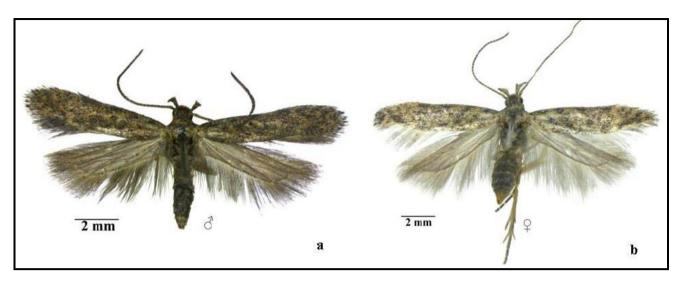


Figure III.2 : Morphologie de *T. absoluta* [183].

(a) Mâle ; (b) Femelle

III.1.4. Biologie générale

Les femelles de *T. absoluta* pourraient s'accoupler jusqu'à six fois [184] et pondre jusqu'à 260 œufs au cours de leur vie [185]. Ainsi, 2 à 3 jours après l'accouplement, les femelles commencent à pondre majoritairement sur la face inférieure des feuilles (73% de la ponte), puis sur les jeunes tiges tendres (21%) et/ou sur des fruits immatures (6 %) [186].

Dès l'éclosion des œufs, les jeunes larves pénètrent les organes végétaux, particulièrement les feuilles pour s'en nourrir, tout en creusant des mines. La présence de mines et d'excréments dans le mésophylle, provoque une baisse de rendement au niveau de la photosynthèse, de la croissance et du développement de la plante [184]. Il a été montré que pour une surface foliaire de 2,8 cm² consommées par des larves de derniers stades, 2,2 cm² (78%) l'étaient par la larve L4 [187]. Ensuite, la métamorphose s'opère ; soit la larve quitte sa galerie et grâce à un fil de soie descend au sol pour se nymphoser et demeurer jusqu'à l'émergence [188], soit la nymphose se déroule dans une cavité de feuille.

Focus 5 : (La mineuse de la tomate, Tuta absoluta)

Nom commun: La mineuse de la tomate

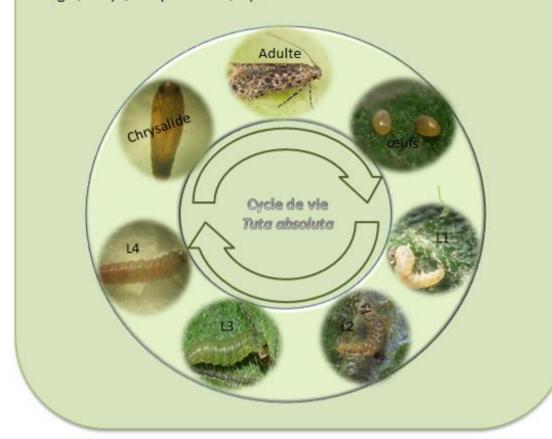
Nom scientifique : Tuta absoluta

Famille: Gelechiidae

Importance: Ravageur le plus important en Amérique du sud, considéré comme très dangereux en Europe depuis son apparition en 2006

Aire d'origine : Amérique du Sud

Répartition: Amérique du Sud (Argentine, Bolivie, Brésil, Chili, Colombie, Equateur, Paraguay, Pérou, Uruguay,...), Europe (Espagne, Italie, France, Malte, Royaume-Uni, Suisse, Portugal,...), Afrique (Maroc, Algérie, Tunisie, Libye, Sénégal, Kenya, Afrique du sud,...)



La biologie de populations de *T. absoluta* issues d'origines géographiques variées a été largement étudiée et ceci sous différentes conditions bioclimatiques [189 et 190]. Ainsi, de nombreuses caractéristiques biologiques et comportementales (durée de développement, longévité, nombre de générations/an, mobilité de l'insecte, etc...) s'avèrent étroitement dépendantes des conditions de température [191 ; 192 et 193]. Son cycle biologique peut être achevé en moins d'un mois à des températures supérieures ou égales à 30°C [194 ;195 et 196], se traduisant dans certains pays d'Afrique à la présence de 10 à 14 générations de *T. absoluta* par an [195]. En Algérie, le cycle de développement de *T. absoluta* peut se réaliser en 21 jours et 3 générations sur une période de 5 mois ont été signalées [197].

III.2. Les plantes-hôtes de la mineuse de la tomate

T. absoluta attaque diverses espèces cultivées et sauvages, majoritairement de la famille des Solanacées telles que la tomate sa plante-hôte privilégiée, l'aubergine, la pomme de terre, des adventices et des plantes ornementales [198]. D'autres familles botaniques sont également attaquées [173] (Tableau III.1).

Tableau III.1 : Plantes-hôtes de Tuta absoluta en Amérique du Sud (i.e. zone native) versus en Europe et Afrique (i.e. zones envahies)

Continent	Famille botanique	Espèces	Nom commun	Références
Amérique du sud	Solanacées	Solanum lycopersicum	Tomate	[199]
		Solanum tuberosum	Pomme de terre	[200]
		Solanum melongena	Aubergine	[201]
		Solanum sisymbriifolium	Tomate litchi	[201]
		Capsicum annuum	Poivron	[202]
rig		Nicotiana tabacum	Tabac	[203]
né		Nicotiana rustica	Tabac rustique	[7]
Ā		Nicandra physalodes	Nicandre faux-coqueret	[7]
		Solanum dulcamara	Morelle douce-amère	[199]
	Solanacées	Lycopersicon hirsutum	Tomate sauvage	[204]
		Solanum tuberosum	Pomme de terre	[7]
		Solanum melongena	Aubergine	[7]
		Solanum muricatum	Pépino	[205]
		Capsicum annuum	Poivron	[206]
) dc		Nicotiana tabacum	Tabac	[7]
Europe		Hysalis peruviana	Coqueret du Pérou	[182]
ш	Amaranthacées	Chenopodium album	Chénopode blanc	[206]
		Beta vulgaris	Betterave	[206]
	Convolvulacées	Convolvulus arvensis	Liseron des champs	[206]
	Convolvulacees	Calystegia sepium	Liseron des haies	[206]
	Fabacées	Phaseolus vulgaris	Haricot	[205]
Afrique		Solanum lycopersicum	Tomate	[207]
	Solanacées	Solanum tuberosum	Pomme de terre	[6]
		Solanum melongena	Aubergine	[6]
		Solanum aethiopicum	Aubergine africaine	[208]
		Capsicum annuum	Poivron	[209]

III.3. Dégâts sur plantes-hôtes

III.3.1. Les symptômes

Les attaques des larves de *T. absoluta* ciblent en priorité les feuilles, puis les tiges et les fruits verts [210] induisant l'apparition de taches à l'entrée des galeries ou mines sur lesquelles on retrouve les chenilles avec leurs déjections noirâtres. En cas d'infestation élevée, les feuilles se déforment et se nécrosent. Les dégâts occasionnés aux fruits favorisent l'apparition de maladies cryptogamiques notamment la pourriture avant ou après la récolte [211].

Sur tomate, après éclosion, les larves L1 pénètrent entre les deux épidermes de la feuille [212] (Fig.III.3A) et la consomment en formant des galeries (Fig.III.3B) [163]. Ces galeries peuvent être confondues avec celles creusées par les larves de petites mouches mineuses du genre *Liriomyza* (Diptera, Agromyzidae) [213]. Les galeries ou mines se nécrosent et brunissent [214]. Les divers stades larvaires de *T. absoluta* se nourrissent du mésophylle et laissent intact l'épiderme (Fig.III.3C) mais ils affectent la capacité photosynthétique de la plante [187].



Figure III.3: Symptômes sur les feuilles

A : Pénétration de la larve après éclosion [215] ; B : Galeries ou Mines au niveau des feuilles [216] ; C : Larve L3 se nourrissant du mésophylle [215]

Les larves peuvent également attaquer les fruits en formation ou mûrs en y pénétrant et creusant des galeries ; ce qui les rend impropres à la consommation et à la vente (Fig.III.4). Ces mines sont autant de portes ouvertes à l'installation d'agents pathogènes tels que les bactéries et les champignons [181].



Figure III.4: Symptômes sur les fruits (ZAID, Original)

Sur aubergine et pomme de terre, les larves de *T. absoluta* attaquent principalement les parties aériennes ; elles ne se développent pas sur les tubercules de pomme de terre [217 et 218].

III.3.2. Impacts économiques

Les Solanacées et en particulier la pomme de terre, la tomate et l'aubergine, représentent une source considérable de revenus pour l'économie et une source nutritionnelle précieuse (e.g. minéraux, vitamines, antioxydants et fibres) pour les populations humaines du monde entier [219]. Ces trois espèces de Solanacée et plus particulièrement la tomate sont fortement sujettes aux déprédations de la part des larves de *T. absoluta* dont l'importance est fonction du système de production (sous abri, plein champ) et du niveau d'intensification des cultures et des conditions climatiques [7]. *T. absoluta* et indirectement les agents pathogènes qui s'introduisent à la faveur des attaques du ravageur occasionnent des pertes de production de tomate variant de 50 à 100 % et une dépréciation de sa valeur commerciale [174]. Les pertes de récolte en tomate sont par exemple estimées à 25 millions d'euros / an au Pays-Bas, deuxième producteur mondial de tomate, auxquels il faut rajouter le prix de la lutte estimé à 4 millions d'euros / an [220].

En Afrique, les conséquences associées à la présence de *T. absoluta* sur cultures sont souvent économiquement très lourdes. Au Nigeria, pays représentant 5% de la surface mondiale plantée en tomate, les pertes en tomate fraîche ont été estimées à 100 000 tonnes et 411,764 dollars en 2015 et plus de 90% de 17 000 hectares de tomate ont été entièrement perdus à Kano en 2016, faisant exploser le prix de la tomate et la mettant ainsi hors de portée pour la majorité de la population du pays [7]. En Tanzanie, après l'arrivée de *T. absoluta* en 2014, le prix de la tomate a subi une hausse phénoménale passant de 3 dollars à 29,41 dollars le carton. Au Sénégal, des petits producteurs ont dû abandonner l'exploitation de leurs parcelles de tomate de plein champ durant la campagne de 2014, suite aux attaques de *T. absoluta* [208].

Par conséquent, les impacts économiques associés aux attaques de *T. absoluta* concernent non seulement les pertes directes de production et de revenus, l'inaccessibilité au produit pour une certaine tranche de la population, la perte d'emplois et de partenaires du fait de restrictions à l'exportation vers des pays non infestés mais aussi les coûts indirects nécessaires associés à la mise en œuvre de nouveaux moyens de lutte [221].

III.4. Stratégies et moyens de lutte

Plusieurs méthodes de lutte sont appliquées contre ce ravageur afin de réduire son impact sur les cultures notamment de la tomate [222].

Plus l'intervention est précoce, plus elle est efficace et globalement économiquement rentable, d'où l'intérêt de la prévention dans les stratégies de lutte contre tous les insectes ravageurs des cultures et en particulier de type invasif comme *T. absoluta* puisque localement il n'existe pas de moyens de lutte déjà expérimentés ou adaptés (*i.e.* les ennemis naturels) à l'espèce exotique.

Il est important de distinguer la lutte curative de la lutte préventive. Tant que le seuil de nuisibilité n'est pas atteint, la lutte reste préventive, que la population du ravageur soit présente ou non. Au-delà du seuil de nuisibilité, l'intervention devient curative, car elle a pour but de réduire et de réguler la population de la mineuse de la tomate pour redescendre en-dessous du seuil de nuisibilité [223] (Fig.III.5).

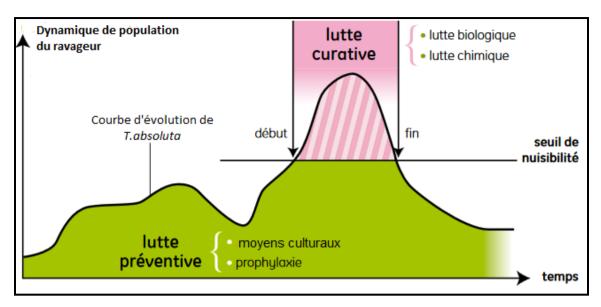


Figure III.5: Evolution du ravageur et la lutte [224]

III.4.1. Lutte préventive

La prévention contre une espèce invasive peut s'entreprendre à plusieurs échelles spatiales.

Pour un pays encore exempt de l'espèce, tel que les Etats-Unis actuellement, il s'agit d'empêcher l'espèce cible d'entrer sur le territoire *via* par exemple des mesures phytosanitaires et de contrôles aux frontières et par la mise en place de règlementations telles que :

- Tout fruit importé doit être exempt de symptômes potentiellement causés par la mineuse de la tomate,
- Les équipements agricoles et les véhicules de transport provenant de zones infestées doivent être maintenus propres,
- Les pays exportateurs doivent veiller à ce que les caisses issues des opérations d'emballage soient stérilisées,
- Tous les emballages contenant des fruits infestés doivent être éliminés [222].

Pour ce qui est de l'Europe, la présence de *T. absoluta* sur le territoire serait liée au passage inaperçu de chrysalides *via* du matériel d'emballage de fruits infestés [225].

Pour un pays où l'espèce est déjà présente, à savoir la grande majorité des pays producteurs de Solanacées, la prévention contre *T. absoluta* correspond à la mise en place d'un ensemble de mesures phytosanitaires ayant pour but d'empêcher la multiplication et l'expansion de l'espèce *via* notamment une détection précoce de sa présence lorsque les effectifs sont encore faibles, la surveillance des sources potentielles d'infestation (plants de pépinières, zone de transit commercial, etc.), des pratiques culturales limitant la présence de zones et plantes-hôtes potentiellement refuges pour le phytophage en l'absence des cultures privilégiées (arrachages des adventices, éviter les monocultures, etc.) [226].

De nombreuses mesures peuvent être conseillées et aisément applicables. Avant le repiquage, les pépiniéristes de plants de tomate doivent éliminer systématiquement les plants atteints au niveau de leurs pépinières. La destruction des résidus de récolte infestés et l'élimination des chrysalides et des larves enfouies en profondeur du sol sont nécessaires afin d'éviter toute contamination et l'émergence des adultes de ce ravageur [227]. L'élimination des plantes -hôtes adventices est également nécessaire. L'emploi du paillage du sol et l'installation de filets anti-insectes (ie. *insect-proof*) sont vivement souhaités. En pleine culture, l'élimination des feuilles contaminées de la partie basale de la plante est une bonne pratique car elle constitue un moyen de réduction des infestations par les larves [228]. La rotation des cultures avec des plantes moins attractives ou non hôtes peut participer au contrôle du bio-agresseur [229].

III.4.2. Lutte curative

A l'heure actuelle diverses méthodes de lutte curative sont testées et utilisées, seules ou combinées, en protection des cultures contre *T. absoluta*.

III.4.2.1. Lutte biotechnologique

Le piégeage massif qui consiste à installer de nombreux pièges à phéromone sexuelle susceptibles d'attirer spécifiquement les mâles adultes dans les zones de culture, permet de détecter le ravageur dès son apparition, d'évaluer le risque potentiel pour la culture et de contribuer à la régulation du niveau des populations [230]. Souvent associé à d'autres moyens de lutte, le piégeage massif a montré son efficacité en limitant la fréquence et la dose des traitements insecticides chimiques appliqués sur les cultures de tomate [231]. Il intervient donc tant en qualité de méthode préventive que curative.

III.4.2.2. Lutte chimique

La lutte chimique reste encore prioritaire dans bon nombre de pays malgré ses impacts néfastes sur l'environnement (diminution de la biodiversité, contamination du milieu, etc.), la santé humaine et animale (effets toxiques, cancérigènes, etc.) et le développement de résistance chez les insectes cibles. Cette capacité des insectes induit la baisse d'efficacité des molécules actives et une tendance chez les agriculteurs à sur-utiliser des produits entraînant ainsi un surcoût de production [232]. Le peu d'efficacité de nombreux produits chimiques peut aussi être dû au mode de vie endophyte des larves de l'espèce qui se nourrissent et se développent à l'intérieur du végétal, dans des mines, les rendant moins accessibles aux molécules actives des insecticides chimiques [186 et 233]. Le phénomène de résistance chez les populations de *T. absoluta* peut finalement apparaître quelles que soient les familles chimiques de molécules actives [234 ; 235 et 236].

Historiquement, à partir des années 1960 et 1980, les composés Organophosphorés et les Pyréthroïdes furent respectivement parmi les premiers insecticides disponibles en Amérique du Sud (i.e. zone d'origine de l'espèce) pour lutter contre *T. absoluta* [237 et 234]. Vers les années 1970, une diminution de leur efficacité était déjà observée en Bolivie et au Chili [238]. Dès les années 1980, le Cartap qui agit sur le système nerveux des insectes et l'Abamectine sur la transmission de l'influx nerveux et de la contraction musculaire des arthropodes et nématodes, ont pris le relai pour une utilisation seule ou en combinaison avec les Pyréthroïdes [239 et 240].

En 2003, l'utilisation des Organophosphorés a rapidement diminué dans les pays de l'Union européenne, notamment en France, en raison de leur toxicité avérée chez l'homme et sur l'environnement et des évolutions réglementaires qui menèrent au retrait d'une trentaine de substances actives de la liste des produits homologués [241].

Depuis les années 2000, de nouvelles catégories de molécules insecticides, notamment des inhibiteurs de chaînes de biosynthèse (e.g. Diflubenzuron, Téflubenzuron, Triflumuron) [240] ou/et nématicides (e.g. Pyrroles, Spinosyns, Diamides) car introduites contre l'Oxyure (un ver rond) de la tomate [242 et 243] sont utilisées et homologuées contre *T. absoluta* dans les pays du bassin méditerranéen notamment en Espagne et au Portugal [243].

Plusieurs travaux ont indiqué que 90% des molécules des pesticides chimiques appliqués pénètrent dans les diverses ressources environnementales (plante, sol, eau) à la suite du ruissellement, exposant les agriculteurs ainsi que les consommateurs des produits agricoles à de graves problèmes de santé [244]. Cependant, malgré des résultats mitigés et des effets secondaires indéniables, la lutte chimique demeure incontournable mais n'est plus exclusive dans tout programme de lutte contre la mineuse de la tomate [245].

Une attention croissante est accordée à la mise au point de moyens variés (variétés résistantes de plantes, lutte biologique, bio-pesticides, etc.) de lutte qui seraient respectueux de l'environnement et de la santé humaine, et efficaces dans la lutte antiparasitaire ciblée.

III.4.2.3. Résistance variétale

L'utilisation de variétés résistantes appartenant à la famille des Solanacées représente une des méthodes alternatives possibles à la lutte chimique. Depuis presque 30 ans, des travaux sont conduits pour identifier des variétés de tomates résistantes [159] et les substances naturelles (*i.e.* des bio-pesticides) émises par les espèces du genre *Solanum* ayant des propriétés répulsives et/ou toxiques contre les phytophages tels que la mineuse de la tomate [18 et 246].

Ainsi, les espèces sauvages du genre *Lycopersicon* dont la tomate sauvage *L. hirsutum f. glabratum* contiennent des substances toxiques contre divers ravageurs de la tomate [247] dont *T. absoluta* [248]. Le principal facteur toxique impliqué dans la résistance de l'espèce *L. hirsutum* aux insectes est un composé méthylcétone, le 2-tridécanone (2TD), localisé à l'extrémité des trichomes glandulaires (type VI) qui recouvrent le feuillage [249]. On peut également citer le zingiberène allélochimique, un sesquiterpène excrété par certains trichomes glandulaires de *L. hirsutum var. hirsutum* (accession PI 127826). Le zingiberène, en particulier mais aussi la 2-tridécanone et certains acylglycérols possèdent des effets répulsifs sur la mineuse de la tomate [250; 251; 252 et 253] et la sélection de tomates ayant une teneur foliaire élevée en zingibérène est d'ailleurs envisagée comme technique de lutte contre *T. absoluta* [251].

III.4.2.4 La lutte biologique

La lutte biologique consiste à utiliser des organismes vivants ou des dérivés d'organismes vivants d'origine animale ou végétale (bio-insecticides) pour contrôler d'autres organismes vivants dans les écosystèmes naturels ou anthropisés afin de diminuer leur niveau populationnel, réduire leur impact écologique et les pertes économiques associées [254]. Contre *T. absoluta*, cette méthode de lutte est souvent incluse dans des programmes de gestion intégrée ou IPM (Integrated Pest Management [255; 256 et 257]. Elle offre souvent une alternative durable et moins onéreuse à l'utilisation des produits chimiques de synthèse [258; 259 et 260].

❖ Bio-pesticide d'origine végétale

Les recherches menées au cours des dernières années ont confirmé l'efficacité de certains bio-pesticides d'origine végétale. Le bio-pesticide le plus anciennement et communément utilisé est l'azadirachtine, métabolite secondaire de la famille des limonoïdes trouvé dans l'huile extraite des graines d'*Azadirachta indica* aussi appelé margousier ou neem.

Le bio-pesticide Spinosad issu de la fermentation d'une bactérie, Saccharopolyspora spinosa induit chez T. absoluta une inhibition de la mue nymphale. Il entraîne également une diminution significative de l'activité spécifique de l'AChE (enzyme Acétylcholinestérase) aux différents stades de la génération parent (G0) mais aussi ceux de la génération suivante (G1). Une baisse dans les contenus en glucides et protéines au cours des deux générations (G) successives apparaît mais le contenu en lipides demeure stable. Le Spinosad perturbe, également, la vitellogenèse chez les femelles de T. absoluta chez la G0 et la G1 [261].

L'azadirachtine, naturellement présent chez le neem, est un composé clé de la lutte biologique contre les ravageurs des cultures, en particulier contre les insectes tels que des Thysanoptères, Lépidoptères et Hémiptères. Il agit par contact et ingestion et est utilisé pour ses actions multiples à savoir anti-appétante, répulsive, inhibitrice de la croissance et du développement des stades larvaires, et inductrice de stérilité en empêchant la ponte et en interrompant la reproduction sexuée. Agissant sur le système hormonal de l'insecte, ce composé ne peut *a priori* pas induire de phénomène de résistance chez les organismes cibles [262].

Par ailleurs, l'azadirachtine appartient à la classe générale des limonoïdes, lesquels sont reconnus pour leur relative innocuité pour les mammifères et les insectes utiles (pollinisateurs, parasitoïdes, prédateurs). D'autres limonoïdes du neem tels que la salanine, le méliantriol et la nimbine ont démontré, mais de façon moindre que l'azadirachtine, leur capacité à bloquer la croissance des insectes [263]. Il est à noter que toutes les parties du neem peuvent, avec plus ou moins d'efficacité, être utilisées dans la lutte phytosanitaire contre les insectes tels que *T. absoluta* [264].

Ainsi, au Niger, où l'espèce fut décrite en 2013 et se propagea rapidement à toutes les zones de cultures maraîchères du pays, l'utilisation d'extraits aqueux de feuilles et de graines de neem contribua ponctuellement à la diminution des dégâts occasionnés par *T. absoluta* en milieu rural [265].

Dans les systèmes de production de tomates biologiques, la plupart des agriculteurs utilisent les bio-pesticides tels que le Spinosad (*i.e.* produit dérivé de deux toxines de la bactérie du sol, <u>Saccharopolyspora spinosa</u>), l'Azadirachtine (*i.e.* composé naturel de l'huile extraite des graines du margousier, *Azadirachtina indica*) et le <u>Bacillus thuringiensis</u> (toxines Bt) [244].

Ennemis naturels : insectes parasitoïdes, prédateurs

Plus de 70 espèces d'insectes ennemis naturels de *T. absoluta* ont été recensées en Amérique du Sud, son aire d'origine et dans les zones envahies plus récemment à savoir dans le Bassin méditerranéen et l'Afrique [266] dont 20% sont des prédateurs (Appendice B) et 80% d'espèces de parasitoïdes (Appendice C). Certains d'entre eux ont déjà été intégrés dans des programmes de lutte biologique contre *T. absoluta* [267 ; 268 et 269]. Il s'agit essentiellement de punaises (Hémiptère) de la famille des Miridae et des Anthocoridae et des microguêpes (Hyménoptère) de la famille des Eulophidae, Braconidae et Trichogrammatidae [270 ; 271 ; 272 et 273]. Dans le bassin méditerranéen, *Macrolophus pygmaeus* et *Nesidiocoris tenuis*, deux espèces de mirides [269] et *Necremnus artynes* et *N. tutae*, deux parasitoïdes sont les principaux ennemis naturels utilisés contre *T. absoluta* [274 ; 275 et 276].

Les microorganismes

D'autres agents biologiques tels que des nématodes entomopathogènes, la bactérie *Bacillus thuringiensis* [277 et 278] et le champignon *Metarhizium anisoplia* [279] sont communément utilisés, seuls ou conjointement aux insectes utiles, dans les programmes de lutte intégrée contre la mineuse de la tomate. Ainsi, les femelles adultes de *T. absoluta* infectées par le champignon muscadine *M. anisopliae* (Metschn.) n'ont pas réduit leur ponte ou leur fécondité. Cependant, l'infection par *M. anisopliae* a entraîné 37 pour cent de mortalité féminine selon les travaux [280].

III.4.2.5 Conclusion

La lutte contre *T. absoluta* doit s'inscrire dans le cadre de programmes de protection intégrée c'est-à-dire combinant toutes les mesures phytosanitaires et moyens disponibles, applicables et compatibles entre eux, à savoir des méthodes prophylactiques et de gestion effective, incluant des pratiques culturales, des moyens physiques, chimiques raisonnés et de plus en plus biologiques (macro- et microorganismes, plantes et ses dérivés). La protection d'une culture telle que la tomate nécessite la prise en compte de la complexité des interactions biotiques (Fig.III.6) et abiotiques présentes au sein de l'agrosystème.

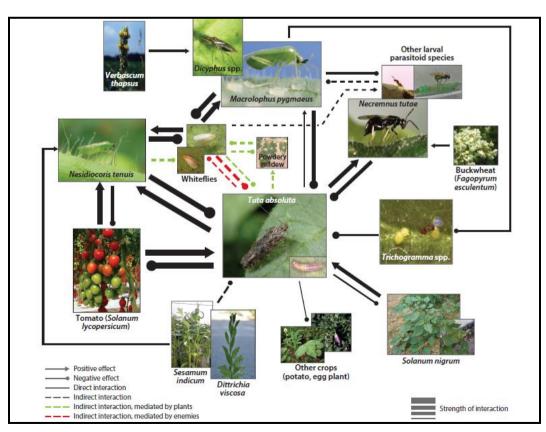


Figure III.6 : Complexité des interactions au sein d'un agrosystème tomate attaquée par *Tuta absoluta* [276]

III.5. Cas d'étude : Tuta absoluta en Algérie

En Algérie, la présence de *T. absoluta* fut signalée en 2008 par l'autorité phytosanitaire (ONPV) (service de rapports OEPP n°07-2008), sur la tomate cultivée sous serres dans la wilaya de Mostaganem [6]. *T. absoluta* aurait suivi la même voie que deux autres insectes invasifs nuisibles aux agrumes [*Aleurothrixus floccocus*, aleurode floconneux des citrus (Hemiptera, Aleyrodidae) et *Phyllocnistis citrella*, la mineuse des agrumes (Lepidoptera, Gracillariidae)] pour entrer en Algérie à savoir *via* les côtes espagnoles. A la faveur de facteurs climatiques favorables tels que le vent et les échanges commerciaux [281], l'insecte aurait été introduit puis rapidement dispersé sur le territoire. Ainsi, dès mai 2008, toutes les cultures de tomates sous serres de la région puis les autres wilayas du pays furent touchées [281]. Aujourd'hui, toutes les wilayas productrices de cultures maraîchères dont la tomate (Mostaganem, Chlef, El Tarf, Oran, Aïn Defla, Boumerdès, Alger, Bouira, Tizi Ouzou, Béjaïa, Jijel, Skikda, Mila, Tlemcen, M'sila et Biskra) sont concernées par le problème *T. absoluta* [282] (Fig.III.7).

La mineuse de tomate occasionne des dégâts dans la culture de tomate sous serre avec une répercussion nette sur le niveau de la production. *T. absoluta* cause des dégâts sur les fruits qui deviennent de petit calibre et de mauvaise qualité. Les fruits sont alors invendables et impropres à la consommation [283].

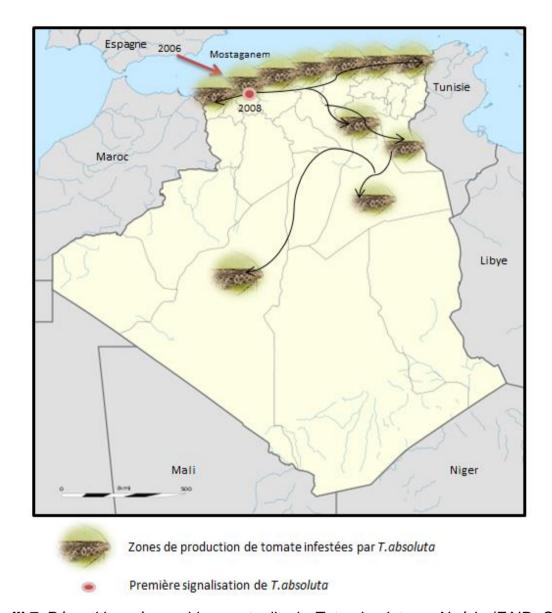


Figure III.7: Répartition géographique actuelle de Tuta absoluta en Algérie (ZAID, Original)

Suite aux dégâts considérables causés par *T. absoluta,* le Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural (MADR) a élaboré dès 2008 un plan d'actions de lutte avec le concours de la FAO. L'institut national de la protection des végétaux (INPV) et les directions des services agricoles de wilayas (DSA) ont été chargés de sa mise en place. Ce plan d'action de lutte intégrée (Fig.III.8) comprenant des mesures phytosanitaires, biotechnologiques, biologiques et chimiques ont eu pour objectif essentiel de diminuer les effectifs de *T. absoluta* en dessous d'un seuil économiquement acceptable pour le pays.

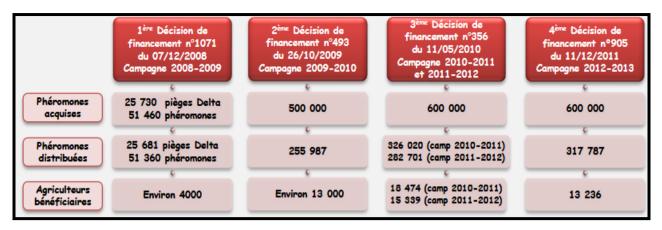


Figure III.8 : Plan d'action du Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural

Les agriculteurs ont également bénéficié d'actions de formation sur la conduite de la culture de tomate, le cycle de vie de la mineuse de la tomate, les symptômes et les dégâts causés par ce bio-agresseur. Ils ont bénéficié de phéromones à titre gracieux par l'Etat et d'un encadrement technique sur le terrain. Parallèlement, des travaux de recherche sur la bio-écologie de ce ravageur ont été entrepris par la communauté scientifique de façon à mieux maîtriser son développement dans son milieu naturel et récolter le maximum de données sur sa biologie, sur la dynamique des populations et sur ses ennemis naturels autochtones, des prédateurs et/ou des parasitoïdes [284; 285; 286 et 287], des champignons entomopathogènes [288] et des biopesticides homologués [289].

Depuis mars 2009, la lutte est essentiellement fondée sur le piégeage massif des mâles de la mineuse *via* des pièges à phéromones (Fig.III.9) mis à la disposition des agriculteurs. L'objectif est d'estimer et diminuer le niveau des populations de la mineuse de la tomate et d'interrompre son cycle de reproduction par manque de partenaires sexuels. La lutte chimique associée est de type raisonnée car basée sur l'utilisation d'un nombre réduit de traitements insecticides, spécifiques et ciblés dans l'espace et le temps.



Figure III.9: Piège à phéromone (ZAID, original)

De façon complémentaire, des programmes de lutte biologique reposant sur des lâchers inondatifs (*i.e.* lâchers massifs pour une maîtrise rapide d'organismes nuisibles) de l'espèce de punaise prédatrice *N. tenuis* (Fig.III.10), ont été lancés en 2010 par l'INPV, avec le concours du MADR et de la FAO. Les punaises importées d'Espagne voient tout d'abord leur effectif multiplié au niveau des stations rattachées à l'INPV (Fig.III.11) et ensuite les spécimens sont lâchés dans les serres de tomate à l'échelle de toute l'Algérie (Fig.III.12). Le nombre de lâchers est passé de 7 avec 3600 individus pour la période 2010 à 2011 à 32 avec 17 300 individus pour la campagne 2013-2014.



Figure III.10: La punaise prédatrice Nesidiocoris tenuis [290].



Figure III.11: Salle d'élevage de Nesidiocoris tenuis [215].

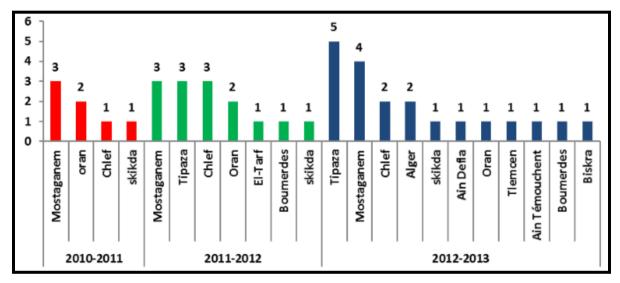


Figure III.12: Nombre de lâchers réalisés par wilaya et par campagne (de 2010 à 2013) [291].

Aujourd'hui, bien que *T. absoluta* soit toujours responsable de lourdes pertes sur cultures maraîchères et en particulier de tomate, les agriculteurs semblent délaisser les recommandations et les actions de lutte nécessitant persévérance et régularité notamment, celles associées à l'utilisation des phéromones sexuelles. Les mesures prophylactiques et l'utilisation raisonnée des insecticides sont également moins suivies. Ainsi, ces dernières années, l'utilisation de capsules de phéromones dédiées à la protection des cultures de tomate sous serre et de plein champ a régressé et le niveau d'attaques du feuillage et des fruits par *T. absoluta* a augmenté dans toutes les zones productrices de tomate. Cette situation a montré les limites du dispositif de lutte mis en place depuis 2008 [292 et 293].

CHAPITRE IV MATÉRIEL ET MÉTHODES

IV.1. Présentation de la région d'étude

IV.1.1. Situation géographique

Notre étude a été réalisée dans la commune de Staoueli (36°45'21.4"N 2°51'56.5"E) située à 29km d'Alger et dans une région du littoral ouest de la wilaya d'Alger (Fig.IV.1). La commune est insérée dans l'anticlinal du sahel d'Alger qui au Nord et au Nord-Ouest présente un relief étagé en escaliers dont la continuité s'étend vers la mer méditerranée par une plaine côtière, par contre au Sud la topographie est mamelonnée. Le relief a une altitude ne dépassant pas les 194 mètres et il est échancré par un réseau hydrographique exoréique (réseau des eaux raccordé au niveau des mers) dont l'écoulement se fait du Sud-Est au Nord-Ouest. Les sols sont constitués par des marnes, argiles et des dunes consolidées plus ou moins lapidifiées.

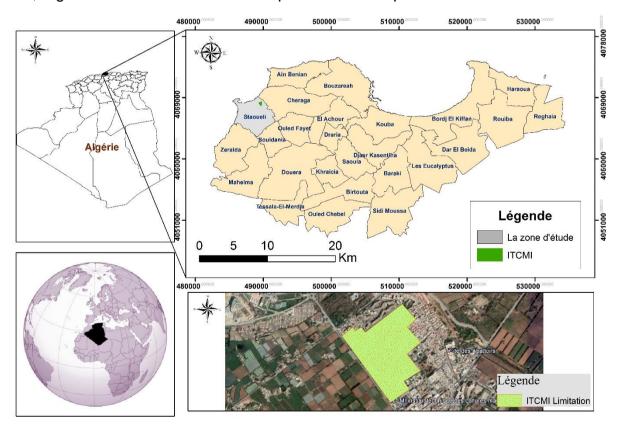


Figure IV.1 : Présentation de la zone d'étude

IV.1.2. Relevés climatiques

L'obtention des caractéristiques climatiques de la zone pendant les campagnes 2015 et 2016 de notre étude revêt une importance capitale dans la mesure où la température et l'humidité en particulier sont connues pour influencer le cycle végétatif des cultures et le cycle de développement des insectes.

Ces données ont été relevées auprès de la station de météorologie de l'Institut Technique des Cultures Maraîchères et Industrielles (I.T.C.M.I) pour les valeurs de plein champs et sous serre.

IV.1.2.1. La température

La température représente un facteur limitant majeur car elle contrôle l'ensemble des phénomènes métaboliques, des activités biologiques et écologiques des êtres vivants. Elle conditionne de ce fait la répartition des organismes et leur comportement général dans la biosphère. Il est donc pertinent d'évaluer l'effet de ce facteur sur la dynamique des populations de *T. absoluta* [294].

Les valeurs thermiques sont représentées par les températures moyennes minimales (m), maximales (M) et moyennes mensuelles [(M+m)/2]. Elles ont été recueillies en extérieur (Figure IV.2) pour obtenir les conditions climatiques de culture de plein champs et en serre (Figures IV.3 & IV. 4) pour des cultures en systèmes de production protégés.

Ainsi, en 2015, les températures hivernales furent généralement élevées puisque les températures moyennes minimales atteignirent 13.9°C et les températures moyennes maximales 22.4°C en décembre. Les moyennes de températures les plus élevées enregistrées en juillet et août, furent respectivement 31.3°C et 29.1°C, avec un mois de février froid (9.1°C) (Fig.IV.2). En 2016, les températures maximales atteignirent 34.2°C et 34.4°C en juillet et août, respectivement, et le mois le plus froid fut mars avec une température moyenne de 11.5°C (Fig. IV.2).

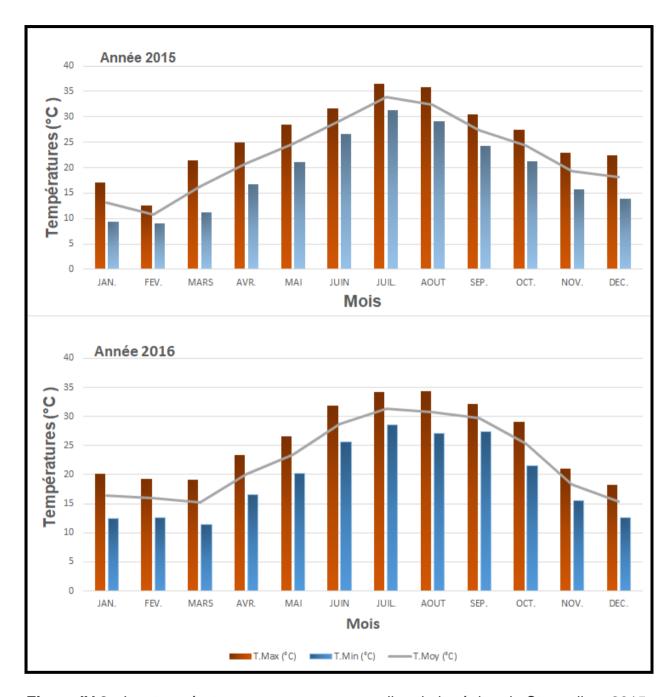


Figure IV.2 : Les températures moyennes mensuelles de la région de Staoueli en 2015 et 2016

Les températures enregistrées en extérieur ont montré une variabilité saisonnière (Fig.IV.2). En 2016, les températures hivernales furent supérieures à celles de 2015 avec une température minimale de 16.4°C et 15.9°C respectivement en janvier et février. Par contre, l'année 2015 a montré un été exceptionnellement chaud avec une température maximale de 36.5 °C en juillet.

Sous serre, les valeurs enregistrées témoignent également d'une grande variabilité de températures d'un mois à l'autre et sur la période expérimentale, et d'une différence entre les valeurs moyennes de plein champ et sous serre.

Les températures moyennes sous serre les plus élevées ont été enregistrées en juin avec 27°C en 2015 et 30.5°C en 2016; les plus basses ont été relevées en janvier et février avec respectivement 12.5°C et 14.3°C en 2015 et 13.3°C et 17.7°C en 2016 (Figures.IV.3).

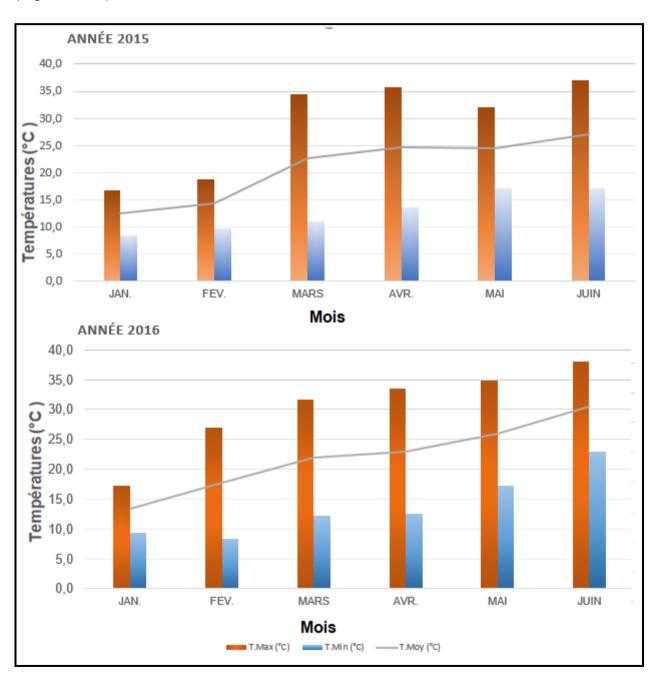


Figure IV.3: Variations mensuelles des températures sous serre de janvier à juin en 2015 et 2016.

Globalement, sous serre, la période d'échantillonnage conduite de janvier à juin a connu des températures moins élevées en 2015 qu'en 2016.

IV.1.2.2. La pluviométrie

La pluviométrie (évaluation quantitative des précipitations, de leur nature et distribution) influence non seulement la physiologie des plantes mais aussi celle des insectes donc les pullulations de ravageur des cultures.

La pluviométrie est une mesure climatique essentielle pour caractériser les mois secs et humides des deux périodes expérimentales, 2015 et 2016. En 2015, le mois de février fut le plus pluvieux avec 101.14 mm et juillet le plus sec avec seulement 2.83 mm (Tableau IV.1). L'année 2016 a connu une sécheresse avec une valeur maximale moyenne de pluie de seulement 38.5 mm en mars. L'abondance annuelle des pluies est irrégulière au cours des 2 années.

Tableau IV.1: Les moyennes de pluviométrie mensuelle (mm) de la région de Staoueli de l'année 2015 et 2016.

		P moy (mm) / Mois										
	JAN.	FEV.	MARS	AVR.	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEP.	OCT.	NOV.	DEC.
2015	67.41	101.14	41.8	10.7	24.67	19.7	2.83	19.25	29.63	38.7	24.5	5.64
2016	16.45	25.46	38.51	31.1	18.45	11.23	3.06	3.77	14.13	12.32	27.66	22.74

P moy (mm) : pluviométrique moyenne exprimée en mm

IV.1.2.3. Diagramme ombrothermique de la région d'étude

La répartition en saison sèche ou humide est déterminée par le diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen (1953) [295], effectué à l'aide de la relation P=2T. D'après Dajoz (1985) [294], la sècheresse s'établit lorsque pour un mois donné le total des précipitations exprimées en millimètres (P) est inférieur au double de la température (T) exprimée en degré Celsius soit quand P< 2T.

Ces diagrammes établis pour les 2 années expérimentales mettent en évidence qu'en :

- 2015, la période humide s'étale de janvier à mars et la période sèche le reste de l'année (*i.e.* 9 mois) (Fig.IV.4. A),
- 2016, la période humide est enregistrée en mars, une première période sèche est relevée de janvier à février et la deuxième d'avril jusqu'à la fin de l'année, soit 9 mois (Fig.IV.4. B).

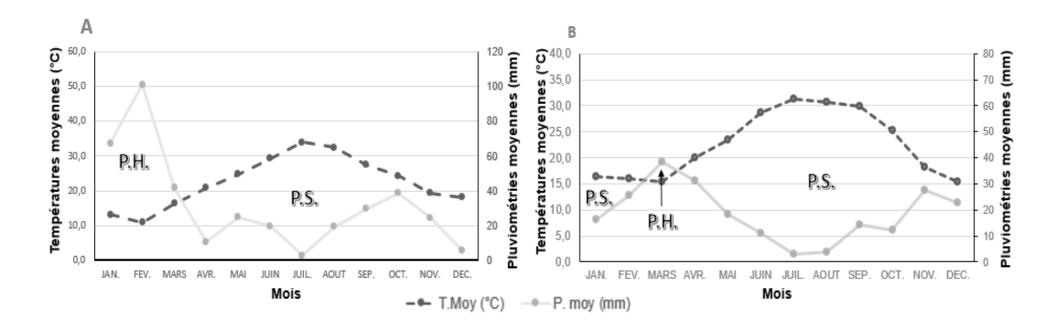


Figure IV.4 : Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen de la région de Staoueli. A : Année 2015 ; B : Année 2016

P.S.: Période Sèche; P.H.: Période Humide; T moy: Températures moyennes en Celsius; P.moy: Pluviométrie moyenne en millimètre

IV.1.2.4. Climagramme d'Emberger de la région d'étude

Le quotient pluviométrique (Emberger, 1952) [296] permet de distinguer les différentes nuances du climat méditerranéen c'est-à-dire de déterminer l'étage bioclimatique auguel appartient un site. Il est calculé selon la formule suivante :

$$Q_2 = 3,43 (P/(M-m))$$

P : pluviométrique annuelle moyenne exprimée en mm.

M : moyenne des températures maximales du mois le plus chaud exprimée en °C.

m : moyenne des températures minimales du mois le plus froid exprimée en °C.

En reportant la valeur Q2 (57.55) de l'année 2015 et Q2 (48.05) de l'année 2016 dans le climagramme d'Emberger (Appendice D), il en ressort que le littoral algérois où se situe notre site expérimental se situe dans l'étage bioclimatique semi-aride à hiver chaud. La pluviosité moyenne annuelle est en général très faible. D'après les données recensées, la région de Staoueli a reçu en moyenne 385.97 mm en 2015 et 224.88 mm en 2016. Ces données sont par exemple très faibles comparées à celles de l'année 2012, où une pluviosité de 812.4 mm avait été enregistrée [216].

IV.2. Structuration de l'étude

La structure de notre étude est synthétisée dans le schéma conceptuel présenté en Figure IV.5. Ce schéma décrit les deux approches complémentaires suivies et les objectifs associés tant au niveau de l'insecte que de l'interaction insecte/plante-hôte.

Notre approche **biologique** concerne 1) le volet identification, sur la base de critères morphologiques diagnostics, de spécimens de l'espèce « attendue » *T. absoluta* et 2) l'évaluation des relations entre le phytophage *T. absoluta* et ses plantes-hôtes et l'établissement de la dynamique du bio-agresseur en relation avec ses plantes-hôtes privilégiées (Fig.IV.5).

Notre approche **moléculaire** participe à l'identification spécifique 1) du bio-agresseur *via* une approche de type Barcode, de façon à valider ou non l'identification précédente basée sur les critères morphologiques et 2) des métabolites secondaires émis par les Solanacées hôtes de *T. absoluta*.

La méthodologie et les objectifs de notre étude sont détaillés dans les paragraphes qui suivent.

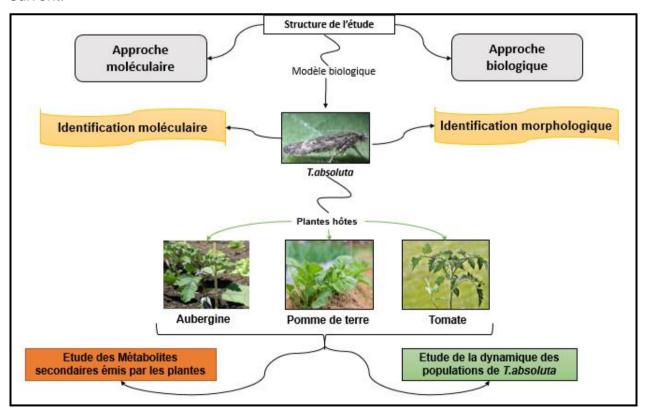


Figure IV.5 : Schéma conceptuel de l'étude

IV. 3. Identification spécifique de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917)

Les lépidoptères ravageurs de Solanaceae responsables de pertes importantes sur les cultures de tomate sont nombreux. Ces insectes appartiennent à diverses familles taxonomiques, en particulier aux Noctuidae. Parmi ces noctuelles, nous pouvons citer *Autographa gamma* (L.), *Chrysodeixis chalcites* (Esper), *Helicoverpa armigera* (Hübner), *Lacanobia oleracea* (L.) et *Spodoptera exigua* (Hübner). On retrouve ces espèces et bien d'autres, dans de nombreuses zones de production du monde où les chenilles occasionnent des dégâts parfois considérables dans les cultures de plein champ et sous abri, et ceci à plusieurs des stades phénologiques de la plante. La famille des Gelechiidae comprend également des espèces nuisibles de première importance telle que la mineuse sud-américaine de la tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) et la teigne de la pomme de terre, *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873).

Les symptômes sur feuilles, tiges et/ou fruits associés aux attaques de ces diverses chenilles peuvent être difficilement attribués à une espèce en particulier du fait de leur ressemblance entre diverses espèces. Par ailleurs, les stades adultes et/ou larvaires des espèces responsables sont parfois morphologiquement distinguables entre elles.

Ainsi, *T. absoluta* qui provoque de lourds dégâts sur les cultures de tomate en plein champ et sous serre en Algérie est morphologiquement proche de la teigne de la pomme de terre laquelle s'attaque aussi à toutes les parties végétatives de nombreuses Solanacées, d'où la pertinence de s'assurer de l'identification spécifique des adultes et chenilles de *T. absoluta* collectés. Cette identification spécifique peut se faire sur la base d'une double approche, morphologique et moléculaire.

L'identification des spécimens collectés sur la base de critères morphologiques doit se faire par observation sous microscope des *genitalia* mâles préalablement disséqués et préparés. Les *genitalia*, pièces sclérotinisées de l'appareil reproducteur mâle et femelle, jouent un rôle primordial dans l'identification des Lépidoptères et sont parfois les seuls critères fiables dans la systématique des microlépidoptères [297].

L'approche moléculaire de type Barcode (« *DNA-Barcoding* ») permet, pour peu qu'existe des séquences de référence dans des bases de données, de conforter ou d'infirmer l'identification morphologique.

Brièvement, cette approche « *DNA-Barcoding* » est un outil taxonomique qui utilise un fragment standard de l'ADN pour déterminer l'appartenance spécifique des organismes [298]. En effet, telles les empreintes digitales, la variabilité nucléotidique de ce fragment détermine des combinaisons uniques permettant l'identification des espèces. Le séquençage de ce fragment, à ce jour, a été réalisé pour de nombreux spécimens de nombreuses espèces, créant une véritable base de données de référence qui sert de système global d'identification moléculaire. Le fragment d'ADN choisi est un fragment du gène codant pour la première sous-unité du Cytochrome Oxydase (COI) lequel offre divers avantages : 1) sa vitesse d'évolution permettant une accumulation suffisante de mutations au niveau intra-spécifique voire même populationnel pour discriminer les espèces et parfois des entités intra-spécifiques (eg. souche/races-hôtes/lignées), 2) son nombre de copies importantes dans les cellules facilitant son séquençage, 3) ses amorces suffisamment robustes pour être utilisables au sein d'un même grand groupe d'organismes.

IV.3.1. Collecte et préservation des spécimens

Des infestations ont été observées sur les trois cultures maraîchères (tomate sous serre, pomme de terre en plein champ et aubergine sous serre) (Fig.IV.6) au niveau de l'Institut Technique des Cultures maraîchères de Staoueli. Des feuilles infestées ainsi que des larves de différents stades ont été collectées et amenées au laboratoire. Les larves ont été maintenues sur support végétal jusqu'à émergence des adultes pour d'éventuels besoins futurs d'identification.

Les adultes capturés dans les systèmes de production de la station ont été mis vivants dans de l'alcool à 70% afin de procéder à une identification de quelques spécimens. Seize mâles adultes ont été analysés à la section Entomologie du Laboratoire de la Santé des Végétaux de Montpellier (ANSES-LSV) pour une étude des *genitalia* (*i.e.* structures génitales) et sur un plateau technique de Biologie Moléculaire pour l'identification moléculaire. Ces deux structures sont hébergées au Centre de Biologie pour La Gestion des Populations (CBGP, Montferrier sur Lez, France).

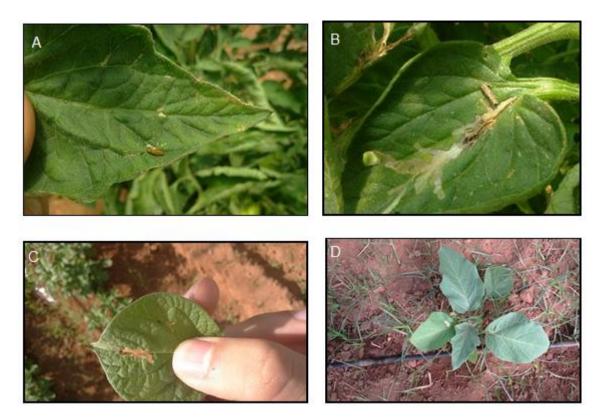


Figure IV.6: Plants symptomatiques pour collecte de larves ou chrysalides.

A : Présence d'une chrysalide sur feuille de tomate ; B : Infestations des larves sur feuille de tomate C : Infestations des larves sur feuille de pomme de terre ; D : Infestations des larves sur feuille d'aubergine.

IV.3.2. Identification morphologique

IV.3.2.1. Extraction des genitalia

L'identification de 16 spécimens mâles a été menée en collaboration avec Jean-Marie Ramel (Chargé de mission de l'ANSES-LSV, Montferrier sur Lez, France).

Sous loupe binoculaire, l'abdomen de l'insecte est séparé du reste du corps à l'aide d'une paire d'épingles entomologiques. Le fragment sectionné de l'abdomen est mis dans une solution de potasse à 10% (KOH) puis chauffé sur une plaque chauffante pendant 40 minutes. Du fait de sa corrosivité pour les tissus, seules les parties les plus sclérifiées telles que les *genitalia* vont subsister. Ces pièces génitales sont ensuite séparées de l'abdomen par déchirure ou par coupure de la membrane qui relie les deux organes situés généralement à l'extrémité du huitième segment abdominal chez les mâles et du sixième ou septième chez les femelles. Un rinçage à l'eau distillée de 20 minutes neutralise l'effet du KOH. Les *genitalia* des différents spécimens vérifiés sont

déshydratés dans deux bains successifs d'éthanol, 70% puis 96% pendant 5 minutes, puis placés dans l'essence de lavande pendant 60 minutes.

IV.3.2.2. Montage des genitalia

Le montage est réalisé entre lame et lamelle dans une goutte de baume de Canada en prenant soin de bien étaler les valves et détacher aussi l'édéage (organe d'intromission de l'insecte mâle par lequel le sperme est excrété pendant la copulation avec la femelle) du *genitalia* mâle.

Toutes les caractéristiques des *genitalia* ont été comparées avec celles décrites par Povolny (1975) [299] dans une planche de référence (Fig.IV.7).

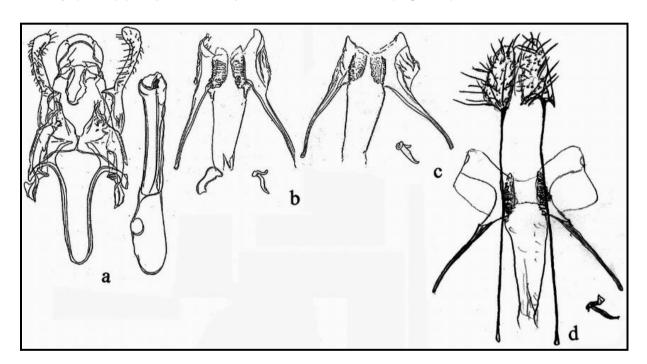


Figure IV.7 : Planche de référence de *T. absoluta* [299]

a : genitalia male ; b,d,c et d : genitalia femelle

IV.3.3. Identification moléculaire : Approche Barcode

IV.3.3.1. Extraction d'ADN génomique

L'ADN génomique du thorax de 4 spécimens parmi les 16 étudiés morphologiquement est individuellement extrait de façon non destructrice (thorax non écrasé avec un piston) au moyen du Kit DNeasy Bood and Tissue (Qiagen) en suivant les instructions du fabricant.

IV.3.3.2. Amplification spécifique d'un fragment d'ADN par Polymérase Chain Reaction (PCR)

Un fragment de l'ordre de 750 pb du gène codant pour la sous-unité I du Cytochrome Oxydase (COI) a été amplifié et séquencé pour 4 individus au moyen des amorces Barcode suivantes : LCOI490 [GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG] et HCOI2198 [TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA] [298 et 300]. Les amplifications PCR sont réalisées dans un volume final de 25µL contenant 12.5 µL de mélange multiplexe PCR Qiagen Master Mix (2X) (incluant de la Taq, 200 µM de chaque dNTP et 1.5 mM MgCl₂), 1.75 µM d'amorces, 1 µL d'ADN génomique, et de l'eau RNase-free. Toutes les amplifications PCR ont suivi les étapes suivantes : (i) phase de dénaturation initiale à 95°C pendant 5 min ; (ii) 40 cycles successifs comportant une phase de dénaturation à 94°C pendant 1 min, une phase d'hybridation à 50°C pendant 90 s, une phase d'élongation à 72°C pendant 1 min ; puis (iii) une élongation finale à 60°C pendant 30 min.

IV.3.3.3. Séquençage du fragment amplifié

Les fragments COI amplifiés sont séquencés par la société de service Eurofins MWG (France) dans les deux directions. Les séquences consensus résultantes sont alignées avec le logiciel Muscle ([301]; http://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/muscle/) et vérifiées visuellement.

IV.3.3.4. Identification spécifique des spécimens

Les séquences obtenues sont comparées par Blast (Basic Local Alignment Search tool sur NCBI https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi) aux séquences homologues présentes dans GenBank pour connaître l'identité spécifique des 4 spécimens analysés et sont ensuite déposées dans Genbank pour l'obtention d'un numéro d'enregistrement (ie. *Accession Number*).

IV.4. Incidence de *T. absoluta* sur les solanacées et dynamique des populations

La dynamique des populations d'insectes ravageurs qui s'intéresse à la fluctuation dans le temps des effectifs populationnels de l'espèce ciblée dépend fortement des conditions climatiques et des ressources disponibles dans l'environnement. Mener cette étude pour *T. absoluta* est de ce fait un élément important pour mieux connaître les processus et les facteurs environnementaux influençant le niveau de ses populations et de dégâts occasionnés sur ses plantes-hôtes au fil du temps, les caractéristiques biologiques et écologiques des populations présentes et ainsi conduire des actions de contrôle des populations plus pertinentes.

Cette étude de dynamique des populations a été menée sur deux années consécutives (2015 et 2016) et sur trois cultures de solanacées d'importance économique en Algérie à savoir la tomate (*S. lycopersicum*), la pomme de terre (*S. tuberosum*) et l'aubergine (*S. melongena*). Nous avons suivi la dynamique d'abondance et d'installation des différents stades (larvaires sur plantes, adultes sur pièges) de *T. absoluta* dans les cultures de façon à pouvoir 1) évaluer la gradation de l'installation primaire de l'espèce dans les cultures et la structure d'âge des stades larvaires présents sur chaque plante-hôte 2) établir l'ordre de préférence de *T. absoluta* pour les trois plantes-hôtes étudiées, 3) mieux cerner le rôle des variations thermiques sur les captures d'adultes, l'abondance des stades larvaires et les niveaux d'infestations de chaque culture.

Dans cette partie sont donc précisément présentés la démarche méthodologique suivie et les paramètres mesurés sur le terrain pour répondre à nos objectifs.

IV.4.1. Présentation des plantes-hôtes et des installations expérimentales

Les larves de *T. absoluta* sont capables d'infester de nombreuses espèces de plantes de la famille des Solanacées. Cependant, pour ce présent travail, nous avons choisi la tomate, l'aubergine et la pomme de terre d'après des critères bio-écologiques et économiques clés (e.g. préférence et performance de *T. absoluta* sur les plantes, importance économique pour le pays, etc.) décrits dans la littérature [166]. Nous nous sommes également appuyés sur des données d'inventaire des plantes-hôtes de *T. absoluta* en Algérie [6], la réalisation de plusieurs prospections préalables au niveau de sites maraîchers de la zone de Staoueli potentiellement infestés par la mineuse de la tomate et la faisabilité d'un suivi sur une longue période.

Les suivis expérimentaux ont été menés au niveau de l'Institut Technique des Cultures Maraîchères et Industrielles (ITCMI) de Staoueli-Alger (Fig.IV.8), au niveau de :

- Plants de tomate de la variété Tavira (variété issue de semences hybrides F1) cultivés sous serre sur une surface de 400 m². Cette variété de forte vigueur, présente des fruits de gros calibre, charnus très fermes et une croissance rapide et indéterminée,
- Plants d'aubergine de la variété Galine (variété issue de semences hybrides F1)
 cultivés sous serre sur une surface de 400 m². Cette variété est très précoce,
 très productive et donne de très beaux fruits pourpres-noirs brillants,
- Plants de pomme de terre de la variété Spunta cultivés sur une parcelle de plein champ d'une superficie de 1000 m². Cette variété à maturité demi-précoce est essentiellement destinée à la consommation. Elle produit une forte proportion de gros tubercules allongés, réguliers à peau jaune et à la chair jaune.

Durant ces deux années d'observations, en dehors des dégâts provoqués par la mineuse de la tomate, nous n'avons pas remarqué de dégâts significatifs imputables à d'autres espèces d'insectes ravageurs des cultures.



Figure IV.8 : Présentation de la station d'étude de l'ITCMI (Staoueli-Alger)

A : Installation de la culture de tomate ; B : La culture de tomate ; C : Installation de la culture de pomme de terre ; D : La culture de pomme de terre ; E : Installation de la culture de l'aubergine ; F : La culture de l'aubergine

IV.4.2. Méthodologie

IV.4.2.1. Dénombrement des adultes par piégeage

L'évolution des effectifs d'adultes mâles de *T. absoluta* a été estimée dans chaque installation expérimentale (serre de tomate, serre d'aubergine, champ de pomme de terre) au moyen de pièges de type Delta trap (Fig.IV.9). Ces pièges sont composés d'une plaque en carton engluée contenant une capsule qui libère de la phéromone sexuelle attirant spécifiquement les mâles de *T. absoluta*. Les mâles piégés restent collés sur la plaque et sont visuellement identifiés puis comptés. Un seul piège est suspendu au milieu de chaque structure de production de tomate, aubergine ou pomme de terre (serre ou parcelle) mais la capsule de phéromone est changée toutes les quatre semaines. La collecte des plaques sur lesquelles sont capturés les mâles est réalisée une fois par semaine. Le dénombrement des adultes par piège se fait ensuite de *visu* en laboratoire.

Le suivi hebdomadaire des effectifs d'adultes mâles de *T. absoluta* a été réalisé au cours de la saison principale de cultures de tomate, d'aubergine et de pomme de terre d'où des dates différentes d'une culture à l'autre (Tableau IV.2).

Tableau IV.2 : Les dates de suivi hebdomadaire des effectifs d'adultes de T. absoluta

Cultures	Année 2015	Année 2016
Culture de tomate	11/01/2015 au 02/06/2015	10/01/2016 au 05/06/2016
Culture de pomme de terre	29/03/2015 au 02/06/2015	27/03/2016 au 05/06/2016
Culture d'aubergine	03/03/2015 au 02/06/2015	06/03/2016 au 05/06/2016



Figure IV.9 : Piège de type Delta sur une parcelle de tomate

IV.4.2.2. Abondance des stades larvaires en cultures par échantillonnage des plants

L'abondance de la population de *T. absoluta* et le niveau des dégâts associés sur plantes-hôtes ont été évalués sur 2 cycles de chacune des 3 cultures de solanacées (serre de tomate, serre d'aubergine, champ de pomme de terre), soit un cycle par an de janvier 2015 à juin 2016.

Les observations ont été réalisées sur l'ensemble des plants de la culture de tomate sous serre durant toute la durée de la campagne selon la méthode d'échantillonnage, légèrement modifiée, élaborée par Gomide et *al.*, (2001) [302]. Chaque semaine, une feuille choisie de façon aléatoire et en zigzag par étage foliaire (définie en fonction des bouquets floraux de la plante de tomate) et par plant a été prélevée faisant un total de 6 feuilles sur 6 étages foliaires/plant par semaine (Fig.IV.10). Le nombre total de plantes échantillonnées étant de 60, un total de 360 feuilles a été observé sur l'ensemble des étages foliaires afin de pouvoir procéder à des estimations de l'abondance des stades larvaires du déprédateur et détecter ainsi les premiers foyers de *T. absoluta*.

Pour la pomme de terre et l'aubergine, la même méthode d'échantillonnage a été suivie à l'exception du fait qu'une seule feuille par plant a été prélevée. Le nombre total de plants échantillonnés étant de 60 pour chaque culture, un prélèvement respectif de 60 feuilles pour la pomme de terre et 60 feuilles pour l'aubergine a été réalisé (Fig.IV.10).

Après prélèvement, le matériel végétal frais est mis dans des sachets en papier étiquetés (date et niveau d'étage foliaire) ensuite conservés au réfrigérateur à 4°C, pour être examiné sous loupe binoculaire afin de 1) s'assurer de l'identification spécifique des spécimens collectés, 2) déterminer le stade de développement des larves et 3) dénombrer chacun des stades (adultes, larves).

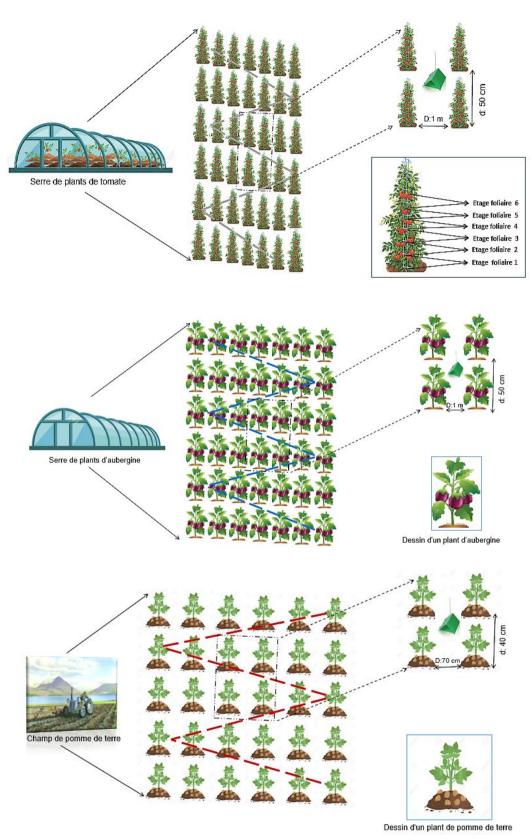


Figure IV.10. Schéma du dispositif expérimental relatif aux échantillonnages des plants selon une méthode en Zig Zag

D : Distance entre les ligne ; d : Distance entre les plants ;

IV.5. Métabolites secondaires émis par les plantes suite à l'infestation de T. absoluta

Dans cette partie de notre travail, nous visons à identifier 1) les molécules émises par les feuilles de tomate, de pomme de terre et d'aubergine suite à l'activité des larves de *T. absoluta* (consommation du mésophylle, formation des mines, etc.) et 2) celles potentiellement bioactives contre la mineuse pour une utilisation en lieu et place des molécules synthétiques chimiques.

Une des hypothèses communément admise en écologie des interactions plantephytophage est que la diversité des métabolites secondaires émis suite à une/aux attaque(s) d'un phytophage reflète une partie de l'investissement de la plante dans sa défense contre son agresseur.

Les molécules présentes avant et après infestation vont de ce fait différer quantitativement et/ou qualitativement permettant de cibler les éventuelles molécules bioactives de l'espèce végétale contre l'espèce de phytophage. La présence de certains composés peut être le résultat d'une interaction passée avec un déprédateur ou bien ne pas être utile dans des conditions normales.

Nous nous proposons d'examiner certains aspects de la variabilité de la composition en molécules bioactives émises par les feuilles des Solanacées avec cinq méthodes d'extraction.

Cette partie porte sur 1) l'identification des composés propres à chaque espèce de Solanacée étudiée, 2) l'identification des métabolites secondaires émis par différents étages foliaires des plants de tomate du fait d'attaques par *T. absoluta*, 3) l'influence de la méthode d'extraction sur la diversité des composés obtenus.

IV.5.1. La récolte des plantes

La partie foliaire des plantes étudiées a été récoltée avant et après les infestations du végétal par les chenilles de la mineuse de la tomate au niveau de l'Institut Technique des Cultures Maraîchères et Industrielles ITCMI de Staoueli (Tableau IV.3).

Tableau IV.3	. Présentation	des pl	lantes-hôtes	étudiées
--------------	----------------	--------	--------------	----------

La plante hôte	Variété	Les étages foliaires	Codage de l'échantillon		
		Partie non infestée	F-N-INF		
Tomate	Tavira	Partie infesté	F-INF		
Aubergine	Galine	Partie non infestée	F-N-INF		
, tabergine		Partie infestée	F-INF		
Pomme de terre	Spunta	Partie non infestée	F-N-INF		
40 10110		Partie infestée	F-INF		

IV.5.2. Préparation des échantillons

Après la récolte du matériel végétal, le délai entre la collecte et la conservation ne doit pas excéder une heure sachant que les métabolites étudiés sont sensibles aux hautes températures. Nous avons préparé des échantillons de végétaux à partir d'au minimum 500 grammes de feuilles fraîches (Fig.IV.11) lesquels ont été lavées à l'eau du robinet pour supprimer tout élément externe au végétal (terre, poussières, etc.). Les feuilles ont été ensuite séchées sur du papier absorbant. Seuls les limbes des feuilles ont été conservés à une température de - 24C° pour la suite des expériences.









Figure IV.11. Préparation des échantillons

IV.5.3. Lyophilisation

Les feuilles des Solanacées contiennent une quantité élevée d'eau ; la lyophilisation est un procédé connu pour conserver les propriétés d'un produit et les molécules relativement intactes notamment au sein des végétaux ce qui est crucial pour des analyses bio/chimiques ultérieures [303].

Cette lyophilisation a été menée au niveau du Centre de Recherche Physico-Chimique de Bousmail (CRAPC). La lyophilisation a été faite dans un lyophilisateur (marque Martin Christ) sur les échantillons de feuilles de tomate, d'aubergine et de la pomme de terre précédemment obtenus durant un cycle de 50 h, sous une pression de 0.630 mbars et une température du condenseur entre à -90°C à -100°C (Fig.IV.12).



Figure IV.12. Lyophilisation des échantillons

Après lyophilisation, les biomasses sèches (Fig.IV.13) ont été pesées et les échantillons transformés en poudre à l'aide d'un broyeur de type TT-HM1000 sont tamisés à l'aide d'un tamis de 2 mm de diamètre pour enlever les impuretés.



Figure IV.13. Récupération de la biomasse sèche

En attendant les différentes analyses, les échantillons de poudres végétales (i.e. broyats) ont été conservés dans des fioles PYREX de 25 ml (Fig.IV.14) à l'abri de la lumière et de l'humidité et gardées à une température de -20°C jusqu'à utilisation ultérieure.



Figure IV.14. Conservation de la poudre végétale

IV.5.4. Extraction des échantillons

L'extraction est une étape importante de la préparation d'un échantillon avant une analyse par chromatographie. Elle implique d'isoler des composants cibles au sein d'un échantillon complexe ou d'un volume d'échantillon beaucoup plus grand. Le procédé élimine les composants de l'échantillon qui interfèrent et sont susceptibles de colmater les colonnes de la chromatographie gazeuse (GC). Il augmente également la sensibilité de la détection et contribue à obtenir une analyse chromatographique plus fiable.

Le broyat constitue la matière sèche qui va servir à l'extraction. Les molécules ont donc été extraites à partir des broyats de feuilles de tomate (F-N-INF et F-INF), aubergine (F-N-INF et F-INF) et pomme de terre (F-N-INF et F-INF) (cf. codage Tableau IV.3) par cinq méthodes d'extraction différentes, à savoir par solvant, fluide supercritique, enzyme, dérivatisation et hexane diethyl-ether.

IV.5.4.1. Extraction classique par solvant organique

L'extraction a été réalisée avec une quantité de 3 g de poudre végétale (i.e. F-N-INF et F-INF) pesés avec une balance de précision, de type OHAUS PIONNER, PA 4102. Ces 3 g ont été introduits dans des tubes de 15ml dans lesquels on a ajouté 10ml de solvant

hexane-diéthyl éther (v/v). Les tubes de mélange ont été agités dans un agitateur de type vortex Génie 2 pendant 24 h ; les phases organiques obtenues ont été récupérées dans des nouveaux tubes de 15 ml, ensuite centrifugés à 3500 tours/min pendant 20 minutes. Après centrifugation 1 ml de la phase organique obtenue est prélevé dans les différents tubes à des fins d'analyse (Fig.IV.15)

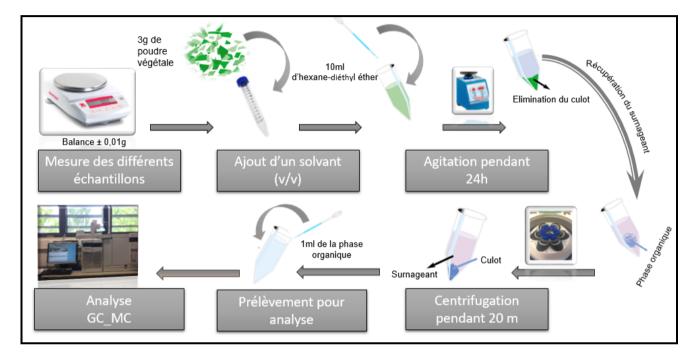


Figure IV.15. Schéma d'extraction avec solvant organique (hexane-diethyl ether).

IV.5.4.2. Extraction par fluide supercritique

3 g de poudre fine des échantillons de feuilles infestées ou saines de tomate (F-N-INF et F-INF), aubergine (F-N-INF et F-INF) et pomme de terre (F-N-INF et F-INF) ont été placés dans une cellule d'extraction de 11 ml de fluide supercritique (Speed SFE, Applied separations), sous une pression de 30 MPa et température de 40°C pendant 20 min. Le débit de CO₂ a été maintenu entre 3 et 4 L/min. Les extraits des huit échantillons ont été récupérés immédiatement dans un flacon en verre de 15 ml après la décompression (Fig. IV.16).

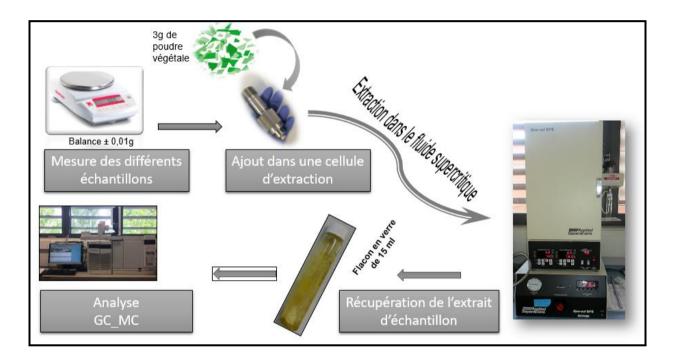


Figure IV.16 : Schéma d'extraction avec le fluide supercritique (SFE)

IV.5.4.3. Extraction par méthode enzymatique

L'extraction enzymatique a été réalisée à partir d'un mélange réactionnel de 1.5 g de poudre fine de chaque échantillon de feuilles de tomate saines et infestées de tomate (F-N-INF et F-INF), aubergine (F-N-INF et F-INF) et pomme de terre (F-N-INF et F-INF) auquel on a ajouté 150 mg de solution enzymatique commerciale Biocon, Biocelulasa Wy W-P dans 60 ml de tampon (acide citrique 0.1M et NaOH 1M) à pH 4,8. Le mélange réactionnel a été continuellement agité (stirred orbital) à 50°C pendant 24 h. Par la suite, le contenu a été équitablement séparé dans 2 flacons de 50 ml dans lesquels on a ajouté 10 ml de solvant hexane-diéthyl éther. Les 2 flacons de mélanges réalisés ont été agités à l'aide d'un vortex pendant 1 h. Les phases organiques obtenues de ces deux flacons ont été récupérées dans un flacon de 15 ml auquel on a ajouté du sulfate de sodium (Na₂SO4) utilisé comme un agent de séchage pour les solutions organiques. De suite, ce flacon contenant les phases organiques-NaSO4 est mis sous agitation pendant 5 minutes. Après agitation, la phase organique obtenue est analysée (Fig. IV.17).

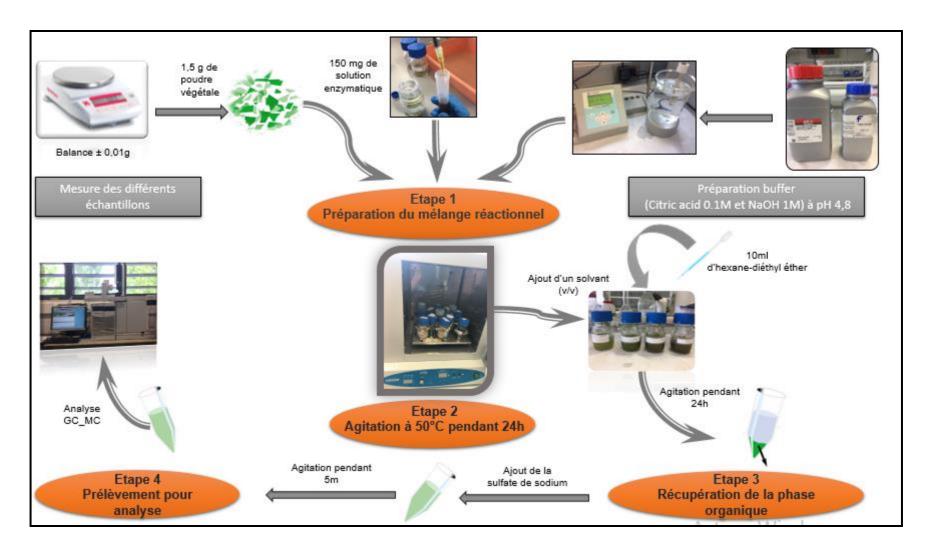


Figure IV.17 : Schéma d'extraction enzymatique

IV.5.4.4. Extraction par ultrasons

Nous avons pris 1 g de poudre végétale de tomate (F-N-INF et F-INF), aubergine (F-N-INF et F-INF) et pomme de terre (F-N-INF et F-INF) lequel a été mélangé à 10 ml d'hexane-diéthyl éther dans des tubes en verre. Les tubes ont été immergés dans un bain à ultrasons de type Branson, à une température de 60°C, et irradiés à une puissance de 40KHz pendant 6 heures. Après extraction, chaque tube en verre contenait une phase liquide au-dessus et une phase solide en dessous. Ensuite, la phase liquide de chaque tube en verre est prélevée puis introduite dans de nouveaux tubes en verre de 15 ml. Ces derniers sont centrifugés dans une centrifugeuse à 3000 rmp pendant 10 min. Le surnageant obtenu est recueilli et stocké à 4 °C jusqu'à son utilisation ultérieure pour analyse (Fig. IV.18).

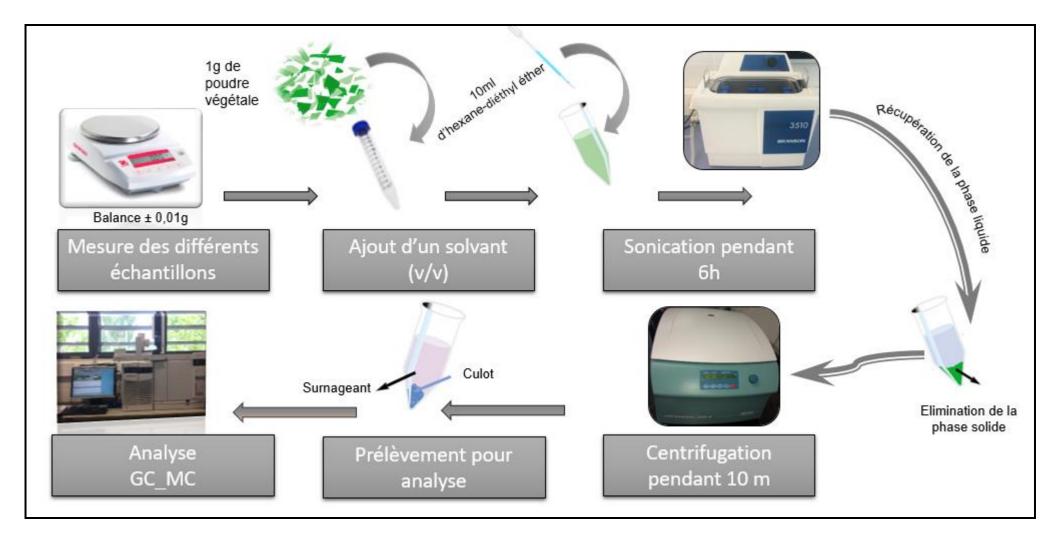


Figure IV.18 : Schéma d'extraction par ultrasons

IV.5.4.5. Dérivatisation

L'extraction par la méthode de dérivatisation passe par deux phases :

Phase 1

20 mg de chaque poudre végétale sont pesés et introduits dans des flacons à dérivés de 1.5 ml, dans lesquels 800 μl de chloroforme (CHCL₃) sont ajoutés ; ces flacons sont ensuite placés dans un thermomixer à 40°C pendant 12 h avec une rotation de 1000 tours/min. Ensuite 200 μl de solution saturée de NaCl sont rajoutés dans chaque flacon à dérivés agités manuellement pendant quelques secondes. A l'aide d'une pipette de 500 μl, la phase organique est prélevée pour être transférée dans de nouveaux flacons à dérivés lesquels sont placés pendant 40 minutes dans un SpeedVac Vacuum concentrators modèle SPD 131 DDA-230. La solution centrifugée de chaque flacon à dérivé, située au-dessus, a été prélevée à l'aide d'une seringue 1 ml et transférée dans de nouveaux flacons à dérivés. Cette solution a subi les mêmes étapes décrites cidessus à l'exception du rajout de 20 mg de poudre pour pouvoir entamer la 2ème phase.

Phase 2

A l'aide d'une seringue, 1 ml de l'extrait a été prélevé et incorporé dans un nouveau flacon à dérivé dans lequel 200 µl de pyridine pure à 99% et 200 µl de BSTFA (N, O-Bis(trimethylsilyl)trifluoroacetamide) ont été ajoutés. Ce flacon est ensuite placé pour agitation dans un thermomixer à 99°C pendant 15 min. A l'aide d'une seringue de 1ml, la solution obtenue est prélevée pour analyse (Fig.IV.19).

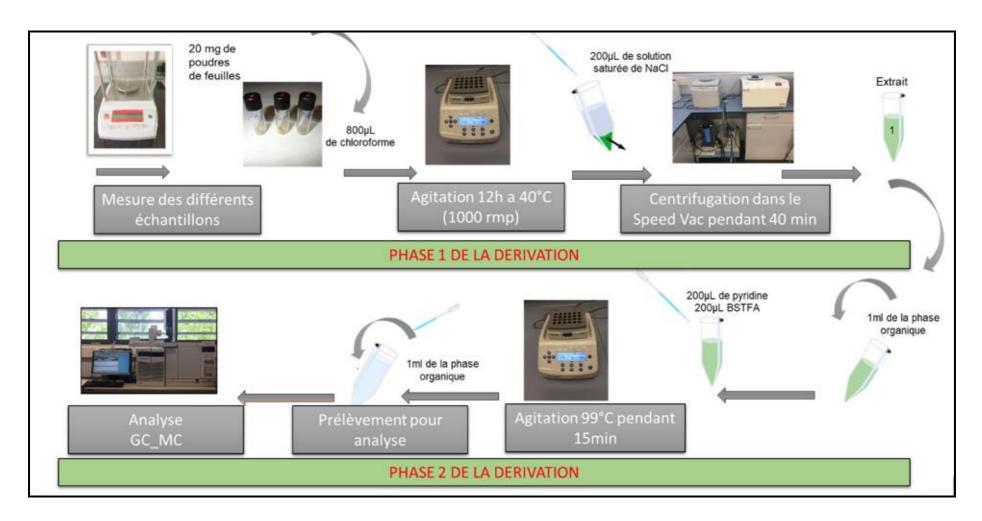


Figure IV.19: Schéma d'extraction par dérivatisation

IV.5.5. Analyses chromatographiques

IV.5.5.1. Analyse en Chromatographie en phase gazeuse couplée à une spectrométrie de masse (GC-MS)

La GC-MS est la technique analytique choisie pour séparer les constituants des extraits.

Les analyses chimiques des composés ont été réalisées par injection d'un microlitre de chaque extrait d'échantillon sur un chromatographe en phase gazeuse (Agilent Technology 6890N) couplé à un détecteur sélectif de masse (Agilent Technology 5973). Les données sont analysées avec le logiciel Agilent Chemstation version D.03.00.611 associé (Fig. IV.20). La séparation des molécules a été réalisée sur une colonne capillaire de silice fondue de type HP-5MS (30 m x 0.250 mm, 0.25µm) via un mode splitless.

Les composés sont élués vers la colonne par l'hélium, gaz vecteur avec une pureté de 99.999%. La programmation des températures a été initialement réglée à 60°C pendant 1 min, puis progressivement augmentée à 150°C à une vitesse de 5°C / min, pour finir jusqu'à atteindre 250°C température limite. Les spectromètres de masse ont été enregistrés à 70 eV.



Figure IV.20 : Appareil de GC-MS

IV.5.5.2. Identification des molécules

Les données brutes de la GC-MS ont été obtenues sous forme de chromatogramme, grâce au logiciel d'aide à l'identification. A chaque détection d'une molécule, des identifications possibles sont proposées avec les informations relatives au temps de rétention, au CAS (numéro d'enregistrement unique) et d'un coefficient de certitude.

Nous avons calculé l'indice de Kovats au moyen des temps de rétention des différents constituants (repérés sur les chromatogrammes) et d'une série d'alcanes linéaires nalcanes (C8-C11-C12-...-C24) analysés dans les mêmes conditions chromatographiques, selon les formules suivantes :

RI (kovats) = $100 \times z + 100(\log trx - \log trz) / (\log trz + 1 - \log trz)$

RI : indice de rétention, z : nombre de carbone d'alcane, trx : temps de rétention du composé x étudié, trz : temps de rétention de l'alcane qui précède le trx, trz+1 : temps de rétention de l'alcane qui suit le trx.

L'identification définitive des molécules est réalisée en comparant les temps de rétention, les spectres de masse et les indices de rétention de Kovats et Van den Dool & Kratz avec ceux référencés dans la base de données de NIST (National Institute of Standards and Technology, disponible à l'URL https://webbook.nist.gov/chemistry/).

•

IV.6. Exploitation des résultats

IV.6.1. Paramètres mesurés

IV.6.1.1. Evaluation de l'abondance des formes biologiques de *T. absoluta*

Cette abondance représente le nombre d'individus des différentes formes biologiques de *T. absoluta* de Janvier à Juin. Elle renseigne donc sur l'importance de chaque forme biologique.

IV.6.1.2. Evaluation de l'activité des formes biologiques de *T. absoluta*

L'activité temporelle des formes biologiques et des adultes de *Tuta absoluta* a été étudiée car leur disponibilité présente une grande divergence dans nos relevés sur les trois plantes hôtes et ils sont très représentés sous serre et en plein champ. Les pourcentages d'activité mensuelle de l'activité globale et des vols des adultes ont été calculés de Janvier à Juin selon la formule suivante (adaptée de Magro et Hemptinne, 1999) : A % = Mv (ij) / T Mv(i) *100, Avec : Mv (ij) : moyenne de captures de l'espèce i durant le mois j., T Mv(i) : somme des captures moyennes totales de l'espèce i durant toute l'année.

IV.6.1.3. Proportion relative des molécules

Les pourcentages relatifs des molécules ont été calculés sur la base des surfaces des pics générés lors de l'analyse chromatographique avec l'utilisation d'un étalon interne (Tridecane) lequel joue le rôle de facteur de correction. Les valeurs rapportées sont la moyenne de trois valeurs obtenues à partir de trois injections de chaque échantillon

IV.6.2. Analyse statistique des données

IV.6.2.1. Analyse de la variance (XLSTAT ver. 2020.3)

Les analyses de variance ont été réalisées sur des moyennes homogènes adoptées sur la base d'un coefficient de variance (C.V. < 15%). Nous avons appliqué le modèle général linéaire (G.L.M.) aux formes larvaires de *T. absoluta* selon les étages foliaires sur la culture de tomate ainsi que sur les deux autres solanacées, en tenant compte aussi d'une comparaison des abondances des larves entre les deux années sur la même plante hôte.

Le test de comparaisons multiples, le test Post Hoc de Tukey (HSD), a été utilisé/adopté pour comparer les diverses moyennes relatives aux taux d'infestations et d'abondances globales des individus. Le seuil statistique de significativité des différences est de 5% ($ie.\ p < 0.05$). Les analyses sont réalisées à l'aide du logiciel XLSTAT.

IV.6.2.2. Analyse des courbes de régression polynomiale (Past ver 3.2.)

Pour estimer l'influence des conditions thermiques sur les effectifs de mâles capturés et les abondances des stades larvaires, un ajustement de manière non-linéaire de la variable explicative (taux d'adultes capturés par piège à phéromones ou taux des effectifs des stades larvaires) à la variable dépendante (variations thermiques maximales durant la période expérimentale) a été réalisé pour permettre l'obtention de courbes de régression polynomiale. Les profils ont été réalisés par le logiciel Past ver 3.2. [304]

Le degré de corrélation entre des variables analysées (Abondance des stades larvaires et capture des adultes mâles et les variations thermiques) a été estimé au moyen du coefficient de régression R² et du test d'Akaike IC (Akaike Information Criterion, AIC) lequel permet de tester l'adéquation de divers modèles au jeu de données (TMax/ Capture des adultes, TMax/ Abondance des stades larvaires). Le meilleur modèle est celui possédant la valeur d'A IC la plus faible et/ou de R² la plus élevée (0<R²<1). Les valeurs AIC et de R² sont estimées par le logiciel Past ver 3.2. [304].

IV.6.2.3. Test Crosscorrelation (Past ver 3.2.)

Les barycentres ou abondances maximales des variations temporelles de captures (eg. déclenchement, pic, déclin) d'adultes et les stades larvaires de T. absoluta ont été calculés conformément à la formule de Djazouli et al. (2009) [305]. Le barycentre temporel se déduit de la formule suivante : $B = \Sigma (RGi \times ABi)/\Sigma Abi$, avec RGi = rang du mois de janvier à juin (culture tomate), de mars à juin (cultures de pomme de terre et d'aubergine), ABi = abondance au mois i.

L'ordre d'arrivée/d'apparition écologique des adultes et/ou des formes larvaires dans les serres ou le champ a été évalué par le test de Cross-correlation et le paramètre (Lag)

en se basant sur les valeurs de barycentres calculées. La procédure a été réalisée par le logiciel Past ver 3.2. [304].

IV.6.2.4. Test Wilcoxon (Past ver 3.2.)

La comparaison des abondances des formes larvaires et des effectifs des captures des adultes mâles de *T. absoluta* sur les plantes hôtes est réalisée dans le but d'apprécier la variation d'abondance des formes biologique de *Tuta absoluta* dans chaque point d'échantillonnage (mois) sur les plantes hôtes par les tests de Wilcoxon et Monte Carlo à 0,05. Le test est réalisé par le logiciel Past ver 3.2. [304].

CHAPITRE V RÉSULTATS

Les résultats sont présentés en 3 parties :

- i) L'identification du ravageur. Nous avons utilisé deux approches d'identification spécifique complémentaires, 1) une approche basée sur des critères morphologiques diagnostics chez les lépidoptères de la famille des Gelechiidae, à savoir des pièces de l'appareil reproducteur (genitalia) des adultes mâles et 2) l'approche Barcode basée sur un marqueur moléculaire, à savoir un fragment d'ADN mitochondrial informatif au niveau interspécifique.
- ii) L'influence des variations de température et de la plante-hôte sur la dynamique 1) des différentes formes biologiques de *T. absoluta, à* savoir stades larvaires et adulte mâle, et 2) des dégâts associés sur trois cultures de solanacées.
- iii) L'analyse des composés produits/émis par les feuilles de ces trois Solanacées lorsqu'elles sont attaquées par des chenilles de *T. absoluta* pour une caractérisation des molécules chimiques possiblement bioactives contre le phytophage *T. absoluta*.

V.1. Validation de l'identification de l'espèce étudiée, *T. absoluta*

V.1.1. Identification morphologique

La mineuse de la tomate peut se distinguer des autres Gelechiidae *via* l'observation des organes génitaux des mâles, qui constituent une véritable carte d'identité chez les papillons. Les *genitalia* mâles sont constitués de plusieurs pièces dont les valves, le gnathos, le vinculum et l'édéage sont utilisées dans l'identification de l'espèce *T. absoluta*.

La dissection des *genitalia* de 16 mâles adultes collectés à Staoueli [*ie.* 5 issus de cultures de tomates (T1), 5 de pommes de terre (T2), 6 de cultures d'aubergine (T3)] a permis d'observer et de décrire les 4 pièces génitales diagnostiques (gnathos, valves, vinculum et édéage).

V.1.1.1. Le gnathos

Le gnathos (Fig.V.1) se place exactement à la même hauteur que les valves.

<u>V.1.1.2. Les valves</u>

Les deux valves sont symétriques, aplaties, légèrement courbées et les parties centrales présentent une forte expansion en forme de dent (Fig.V.1).

V.1.1.3. Le vinculum

La partie basale des *genitalia* mâles est composée du vinculum (Fig.V.1). Cette partie génitale est large et bien développée.

V.1.1.4. Le pénis ou l'édéage

Le pénis est le seul organe détachable des *genitalia* (Fig.V.1). Au repos, il traverse le vinculum et arrive jusqu'au gnathos. L'édéage des spécimens est épais et muni d'un organe crochu à son extrémité.

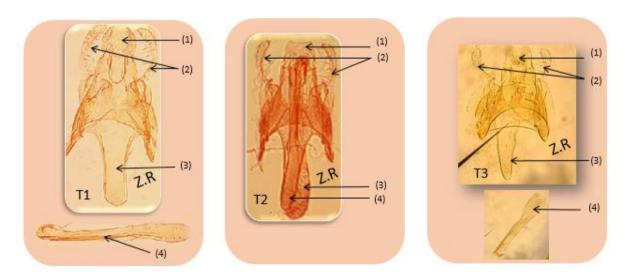


Figure V.1: *Genitalia* mâles typique de *T. absoluta* (Zaid & Ramel, Original)

(T1) Sur tomate (T2) Sur pomme de terre (T3) Sur aubergine

1 : gnathos, 2 : valves, 3 : vinculum et 4 : édéage.

Les caractéristiques des 4 structures génitales observées ne diffèrent pas avec la plante-hôte (Fig.V.1) et sont en accord avec celles assignées à l'espèce *T. absoluta* dans l'ouvrage de référence [299].

V.1.2. Identification moléculaire

Les quatre extraits d'ADN issus des 4 spécimens respectivement collectés à Staoueli ont donné lieu à 4 séquences de 583pb (Genbank Acession number : en attente numéro d'enregistrement).

Ces séquences sont identiques entre elles et présentent une identité nucléotidique de quasiment 100% avec les séquences assignées à *T. absoluta* dans les bases de données Genbank et Bold (BIN : AAJ8033 de Bold) regroupant des spécimens du monde entier. Elles présentent notamment une identité nucléotidique totale avec des séquences homologues dérivant d'ADN de deux spécimens collectés ailleurs en Algérie [Genbank Accession numbers : MK848296 pour un *T. absoluta* de la région de Ain Defla ; MK848297 pour celui de la région de Guelma].

➤ L'identification moléculaire basée sur le marqueur mitochondrial choisi, soit un fragment du gène COI, est cohérente avec celle basée sur les critères morphologiques à savoir les 4 pièces des *genitalia* des adultes mâles et conforte celle réalisée de *visu* (Appendice E). Les spécimens collectés et analysés sont bien de l'espèce *T. absoluta*.

V.2. Dynamique des populations et des infestations de *T. absoluta* sur les trois cultures de solanacées

Les données relatives à l'abondance des stades adultes et larvaires de *T. absoluta* obtenues durant les deux années d'étude (2015 et 2016) nous permettrons de voir les variations quantitatives de tous les formes biologiques larvaires confondues et les effectifs d'adultes en fonction des plantes hôtes au niveau dynamique des populations et d'infestation du ravageur.

V.2.1. Dynamique d'abondance des stades larvaires et adultes de *T. absoluta* selon la plante-hôte

Tous stades larvaires confondus

L'abondance globale de *T. absoluta*, c'est-à-dire des différents stades larvaires, sur les plantes hôtes présente un patron similaire en 2015 et 2016 avec des valeurs d'abondance très significativement supérieures sur tomate en comparaison avec celles sur pomme de terre et aubergine. En effet, avec une moyenne de 1170,5 puis 1132,4, les effectifs moyens de *T. absoluta* sur tomate sont 10 à 20 fois supérieurs à ceux observés sur les deux autres Solanacées qui présentent des valeurs moyennes d'abondance similaires entre elles tant en 2015 qu'en 2016 (Tableau V.1).

Les tests de Wilcoxon (W) et de Monte Carlo (MC) utilisés pour comparer l'abondance larvaire globale de T. absoluta selon les plantes-hôtes montrent tous deux la présence de différences significatives en chaque point d'échantillonnage entre la tomate et la pomme de terre ceci lors de la campagne de 2015 (p = 0.0108, p = 0.0139, p < 0.05) et celle de 2016 et (p = 0.0231, p = 0.0321, p < 0.05). Il en est de même entre la tomate et l'aubergine pour la campagne de 2015 (p = 0.0221, p = 0.0179, p < 0.05) et de 2016 (p = 0.018, p = 0.0292, p < 0.05) (Tableau V.1). Dans les deux situations comparées et pour chaque campagne, les valeurs moyennes d'abondance sur tomate sont statistiquement supérieures à celle sur pomme de terre ou aubergine avec des facteurs de différence moyenne de 10-14 en 2015 atteignant 20-25 en 2016. Par contre, l'abondance globale des diverses formes larvaires de T. absoluta sur pomme de terre est statistiquement comparable à celle sur aubergine lors des deux campagnes (p > 0.05).

Tableau V.1 : Abondance globale des formes larvaires de *Tuta absoluta* sur les trois cultures

Campagne 2015	Tomate	Aubergine	Tomate	Pomme de terre	Aubergine	Pomme de terre	
Nombre	6			6	6		
Moyenne	1170,5	81,5	1170,5	109,81	81,5	109,81	
Médiane	1126,5	60	1126,5	59	60	59	
Test Wilcoxon (p)	0,0108*		0,0221*		0,2493 ^{NS}		
Test Monte Carlo (p)	0,0139*		0,0179*		0,3672 ^{NS}		
Campagne 2016	Tomate	Aubergine	Tomate	Pomme de terre	Aubergine	Pomme de terre	
Nombre	6		6		6		
Moyenne	1132,4	44,667	1132,4	55	44,667	55	
Médiane	1102,8	31	1102,8	33,5	31	33,5	
Test Wilcoxon (p)	0,0231*		0,0118*		0,4645 ^{NS}		
Test Monte Carlo (p)	0,0)321*	0,0292*		0,6288 ^{NS}		

^{*} différence significatives au seuil de 5% (p < 0.05)

NS différences non significatives au seuil de 5% (p < 0.05)

Les adultes

Les tests de Wilcoxon et de Monte Carlo montrent que les effectifs moyens de mâles adultes capturés sont significativement plus élevés en culture de tomate que pour les deux autres Solanacées, tant en 2015 qu'en 2016 (p < 0.05). Avec des valeurs moyennes respectivement de 405.17 et 475.33 spécimens capturés, ces effectifs sont 6-11 fois supérieurs à ceux observés en cultures de pomme de terre et aubergine en 2015 et 14-22 fois supérieurs en 2016 (Tableau V.2). Les abondances moyennes de mâles capturés sont comparables en cultures de pomme de terre et aubergine (p > 0.05) (Tableau V.2).

Tableau V.2 : Capture des adultes mâles de *Tuta absoluta* dans les trois cultures

Campagne 2015	Tomate	Aubergine	Tomate	Pomme de terre	Aubergine	Pomme de terre
Nombre	6			6	6	
Moyenne	405,17	38	405,17	62	38	62
Médiane	397,5	33,5	397,5	30,5	33,5	30,5
Test Wilcoxon (p)	0,0277*			0,0208*	0,1974 ^{NS}	
Test Monte Carlo (p)	0,0319*			0,0306*	0,3755 ^{NS}	
Campagne 2016	Tomate	Aubergine	Tomate	Pomme de terre	Aubergine Pomme de terr	
Nombre	6		6		6	
Moyenne	475,33	21,5	475,33	34,33	21,5	34,33
Médiane	376,5	15,5	376,5	18	15,5	18
Test Wilcoxon (p)	0,0170*		0,0228*		0,1412 ^{NS}	
Test Monte Carlo (p)	0,0245*			0,0210*	0,2442 ^{NS}	

^{*} différence significatives au seuil de 5% (p < 0.05)

NS : différences non significatives au seuil de 5% (p < 0.05)

Les deux paramètres mesurés, soit l'abondance moyenne des stades larvaires et le niveau de captures des adultes mâles, en fonction des cultures hôtes lors des campagnes 2015 et 2016 suivent le même schéma : des valeurs statistiquement supérieures sur tomate par rapport à celles relatives à la pomme de terre et des valeurs statistiquement comparables pour l'aubergine et la pomme de terre (Tableau V.2).

V.2.2. Evaluation de l'activité des stades larvaires et adulte de *Tuta absoluta* en fonction de ses plantes hôtes

La disponibilité de chaque forme biologique (stades larvaires et adulte) de *T. absoluta* présentant de grandes variations dans le temps et selon les cultures (sous serres et en champ). Ainsi, de façon à déterminer la dynamique d'installation des stades larvaires et adultes de *T. absoluta* dans chaque culture, nous avons évalué la distribution de leur abondance de Janvier à Juin 2015 et en 2016.

❖ En 2015 et 2016, les larves de l'espèce *T. absoluta* sont présentes durant toute la campagne de la culture de tomate, avec des pourcentages d'activité mensuelle les plus élevés (20-39.9%/mois) observés de Mars à Mai. Cette « abondance » maximale se situe toujours à la même période.

En cultures d'aubergine et de pomme de terre, l'activité des formes larvaires est perceptible dès Mars et augmente jusqu'en Mai où elle présente un pic. Le même schéma temporel d'activité larvaire est observé lors des deux campagnes, pour chaque plante, avec un profil assez proche entre l'aubergine et la pomme de terre (Tableau V.3).

Tableau V.3 : Activité globale des stades larvaires (%) de *Tuta absoluta* sur les plantes-hôtes entre Janvier à Juin lors des deux campagnes agricoles.

Campagne 2015	0	0,1-4,9	5-9,9	10-19,9	20-39,9	40-100		
Campagne 2015	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin		
Tomate								
Aubergine								
Pomme de terre								
Campagne 2016	0	0,1-4,9	5-9,9	10-19,9	20-39,9	40-100		
	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin		
Tomate								
Aubergine								
Pomme de terre								

Les captures de mâles de *T. absoluta* commencent dès Janvier en cultures de tomates alors qu'elles n'apparaissent qu'en Mars pour les autres cultures avec un maximum stable durant la période Mars à Mai (20-39.9% /mois). En cultures de pomme de terre et d'aubergine, les captures sont significatives en Avril et Mai avec un pic généralement en Mai (40-100%), excepté en 2015 pour l'aubergine, témoignant de variations d'abondance (ou d'efficacité de captures) d'une année sur l'autre (Tableau V.4).

Tableau V.4 : Activité globale du stade adulte mâle (%) de *Tuta absoluta* sur les plantes hôtes entre Janvier à Juin lors des deux campagnes agricoles.

Campagne 2015	0	0,1-4,9	5-9,9	10-19,9	20-39,9	40-100		
Campagne 2015	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin		
Tomate								
Aubergine								
Pomme de terre								
Campagna 2016	0	0,1-4,9	5-9,9	10-19,9	20-39,9	40-100		
Campagne 2016	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin		
Tomate								
Aubergine								
Pomme de terre								

L'examen de la distribution temporelle des abondances globales des formes larvaires sur le végétal et des piégeages d'adultes mâles voiliers fait ressortir différents rythmes d'activité globalement reproductibles d'une année sur l'autre pour chaque plante hôte. Il met également en évidence l'existence d'un décalage temporel et quantitatif entre les trois plantes-hôtes et de ce fait l'existence d'une gradation dans l'installation primaire de *T. absoluta* dans les cultures étudiées sur la station de Staouéli.

V.2.3. Décalage temporel des populations de *T. absoluta* dans les cultures de plantes-hôtes

Les valeurs du barycentre montrent que les infestations sont précocement signalées sur tomate dès le mois d'Avril et n'apparaissent que vers la fin du mois de Mai sur aubergine et pomme de terre (Tableau V.5).

Les divers stades de *T. absoluta* sont signalés 26-33 jours plus tôt sur tomate que sur les cultures d'aubergine et de pomme de terre, ceci sur les deux campagnes agricoles avec quelques différences d'une année sur l'autre (Lag₂₀₁₅ max entre Tomate/Aubergine; Lag₂₀₁₆ max entre Tomate/Pomme de terre). Le décalage temporel relatif observé entre l'aubergine et la pomme de terre est de l'ordre de 3-5 jours. Quant aux adultes voiliers, le même schéma est observé à savoir un décalage temporel statistiquement significatif entre les plantes-hôtes et un décalage maximal entre la tomate et les deux autres solanacées (18-22 jours) et entre l'aubergine et la pomme de terre (2 jours) (Tableau V.5).

Le test Cross Corrélation indique clairement que les installations primaires, des stades larvaires ainsi que les abondances des adultes présentent des différences temporelles statistiquement significatives (p < 0.0001) (Tableau V.5).

Tableau V.5 : Décalage temporel d'installation des populations de *Tuta absoluta* (stades larvaires et adultes males) sur ses plantes hôtes.

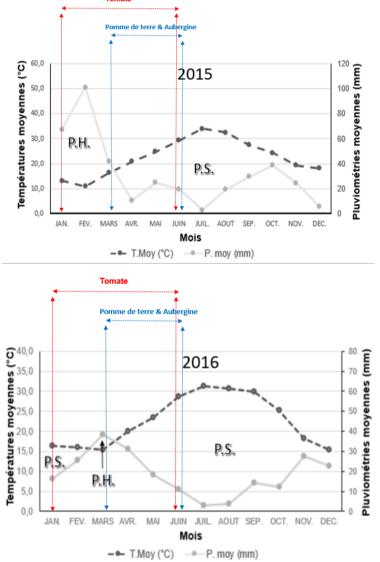
	Composes		Darwoontro (maio)	Test Cross corrélation		
	Campagne agricole	Plante-hôte	Barycentre (mois) (Pic d'infestation maximale)	Lag (mois≈jours) (Décalage temporel)	р	
		Tomate	3,84	0,94 (≈28 jours)	7,51×10 ⁻⁴	
Φ		Aubergine	4,78	0,94 (≈26 jours)		
bal	2015	Tomate	3,84	0,85 (≈26 jours)	5,82×10 ⁻⁴	
glo	2013	Pomme de terre	4,69	0,00 (≈26 jours)		
<u>e</u>		Pomme de terre	4,69	0,09 (≈3 jours)	6,19×10 ⁻⁸	
rva		Aubergine	4,78	0,09 (≈3 Jours)	0,19x10	
<u>a</u>		Tomate	3,86	0,93 (≈28 jours)	8,19×10 ⁻⁴	
luce		Aubergine	4,79	0,93 (≈26 jours)		
nda	2016	Tomate	3,86	1,09 (≈33 jours)	1,64×10 ⁻⁴	
loq	Abondance larvaire globale 2005 2009	Pomme de terre	4,95	1,09 (≈33 jours)		
⋖		Aubergine	4,79	0,16 (≈5 jours)	7,02×10 ⁻¹⁰	
		Pomme de terre	4,95	0, 10 (~3 jours)		
	se 2015	Tomate	4,00	0,58 (≈18 jours)	6,72×10 ⁻⁴	
		Aubergine	4,58	0,56 (≈16 jours)		
tes		Tomate	4,00	0,64 (≈19 jours)	2,65×10 ⁻⁴	
qul	2013	Pomme de terre	4,64	0,04 (≈19 jours)		
s A	Å Å	Aubergine	4,58	0,06 (≈2 jours)	1,89×10 ⁻⁷	
Abondance des Adultes 2015 2016	Pomme de terre	4,64	0,00 (≈2 jours)	1,03210		
	Tomate	4,04	0,65 (≈20 jours)	6,57×10 ⁻⁶		
		Aubergine	4,69	0,00 (~20 jours)	0,07 × 10	
	2016	Tomate	4,04	0,72 (≈22 jours)	1,70×10-5	
Ab	Pomme de terre		4,76	0,72 (~22 jours)	1,70×10-3	
		Aubergine	4,69	0,06 (≈2 jours)	7,93×10 ⁻⁸	
	Pomme de terre		4,76	0,00 (~2 jours)	7,55210	

V.2.4. Influence des variations thermiques sur les dynamiques d'abondance des divers stades de *T. absoluta* et d'infestation de chaque culture.

V.2.4.1. Caractéristiques climatiques des périodes d'échantillonnage de *Tuta* absoluta

Les relevés climatiques réalisés pour les années 2015 et 2016, montrent que pendant nos deux périodes d'étude (Janvier à Juin) les températures et les précipitations ont présenté des variations significatives tant entre les années qu'au sein d'une même période. Ainsi, les températures ont varié de 8-12 °C à 28-30°C et les précipitations de 5-10mm à 20-50mm avec des précipitations moindres et tardives en 2016.

Ainsi, nos mesures relatives aux cultures de pomme de terre de plein champ et d'aubergine sous serre se sont déroulées durant une période plutôt sèche et sous des températures variant de 15 à 30°C en extérieur alors que celles relatives à la tomate cultivée sous serre doivent tenir compte de températures et niveau de précipitations très variables. Par conséquent, l'effet des variations climatiques et en particulier thermiques, du fait de leur incidence bien connue sur l'activité générale des insectes, doit être considéré en parallèle des paramètres de dynamique des populations de *T. absoluta* étudiés.



Figures V. 2 : Plages temporelles identifiées des infestations des plantes hôtes par les stades larvaires et adulte de *Tuta absoluta* en fonction des conditions climatiques

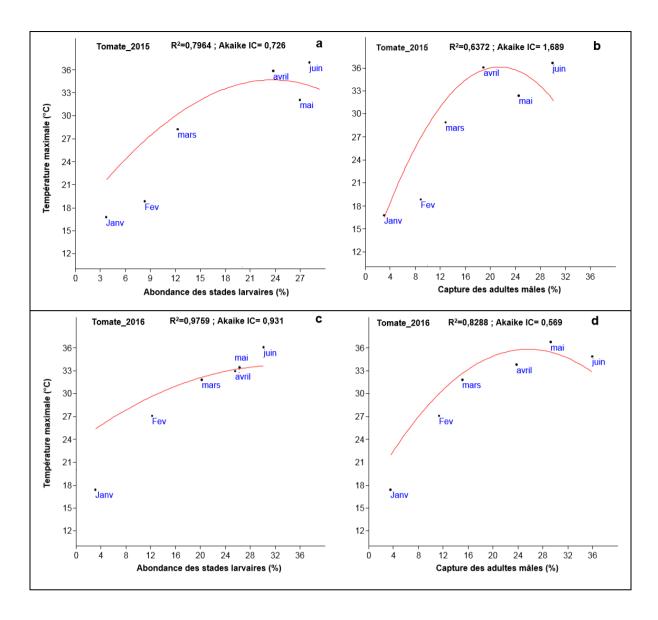
P. moy = précipitations, T. moy = températures, P.H. = Période humide, P.S. : Période sèche

V.2.4.2. Influence des variations thermiques sur l'abondance des larves et les captures des adultes en fonction des plantes- hôtes

Tout d'abord, les valeurs maximales observées sous serre et en plein champ présentent quelques degrés d'écart, témoignant de l'importance des structures de cultures sur les conditions thermiques auxquelles est soumis l'insecte. Ensuite, la complexité des courbes obtenues par la régression polynomiale deuxième degré (Fig.V. 3a, 3b, 3c et 3d) sur la culture de tomate provient du fait que les variables étudiées à savoir l'activité globale des formes larvaires et le nombre de captures durant les deux campagnes agricoles sont très sensibles aux variations thermiques maximales [306].

Les valeurs du coefficient de régression R² (0.6372 - 0.9759) sont globalement élevées témoignant de l'existence d'une relation entre les valeurs des températures maximales et les abondances des stades et les captures des adultes (Fig.V.3). Les diverses courbes de régression polynomiales montrent que l'activité globale de *T. absoluta* et le nombre de captures des adultes sont d'autant plus importants que la température augmente (Fig.V. 3a, 3b, 3c et 3d).

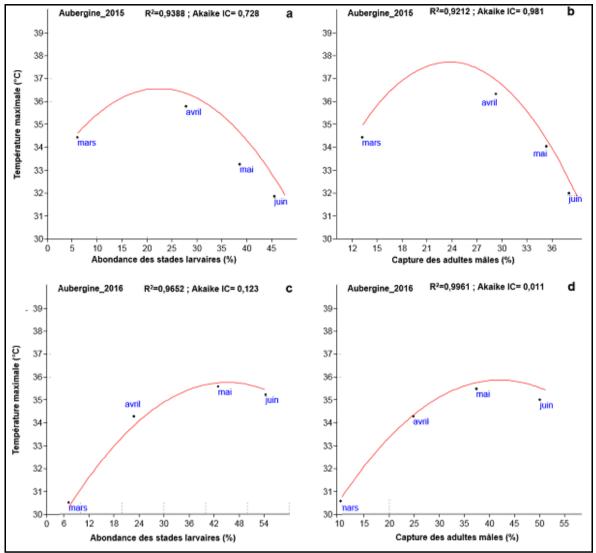
La courbe polynomiale de 2016 présente une valeur de l'Akaike IC (Fig.V.3d) significativement plus faible que celle de l'année 2015 (Fig.V.3b) nous indiquant un pourcentage de captures de mâles significativement supérieurs pour 2016 dans les cultures de tomate. Par contre, aucune différence significative n'est mise en évidence entre les abondances larvaires relevées en 2015 et 2016.



Figures V.3: Abondance des stades larvaires-et capture des adultes mâles de *T. aboluta* sur la culture de tomate rapportées aux variations thermiques

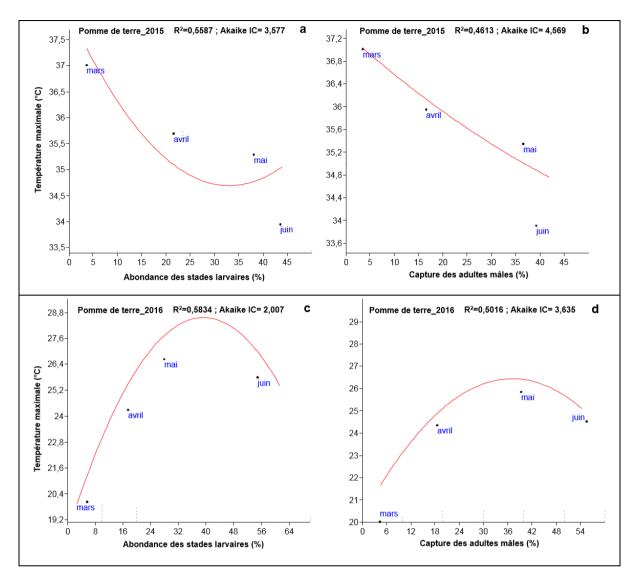
a et b: campagne 2015; c et d: campagne 2016

Les courbes polynomiales relatives au dénombrement des larves et adultes de *T. absoluta* dans les cultures d'aubergine à des températures élevées présentent des valeurs de coefficient de régression fortes (R² > 0.92) indiquant l'existence d'une relation entre les variables températures maximales et les pourcentages de larves ou adultes dénombrés (Fig V. 4a, 4b, 4c et 4d). Les courbes polynomiales concernant l'aubergine montrent que les activités sous serres des formes biologiques (larvaires et adultes) de *T. absoluta* de cette plante-hôte est fortement dépendante des températures maximales.



Figures V.4 : Abondance des stades larvaires-et capture des adultes mâles de *T. aboluta* sur la culture d'aubergine rapportées aux variations thermiques a et b : campagne 2015 ; c et d : campagne 2016

Par contre, sur la culture pomme de terre de plein champ, la situation est différente (Fig. V. 5a, 5b, 5c et 5d). Les coefficients de régression ont tous des valeurs très faibles (R² < 0.59) et de valeurs de l'Akaike IC élevées, nous indiquant que les niveaux d'abondance larvaire et de captures des adultes ne sont pas corrélés aux variations thermiques maximales mais potentiellement à d'autres facteurs.



Figures V.5: Abondance des stades larvaires-et capture des adultes mâles de *T. aboluta* sur la culture de pomme de terre rapportées aux variations thermiques a et b: campagne 2015; c et d: campagne 2016

Ainsi, au début de la saison humide, de Janvier à Février (2015 et 2016) (Fig. V.2) l'incidence de *T. absoluta* sur les cultures est moins importante que pendant la période sèche de Mars à Juin (2015 et 2016), où s'observent les pics d'abondance des stades larvaires et des adultes dans toutes les cultures. Ces abondances sont corrélées aux variations thermiques, en particulier des températures maximales sauf pour la culture de pomme de terre.

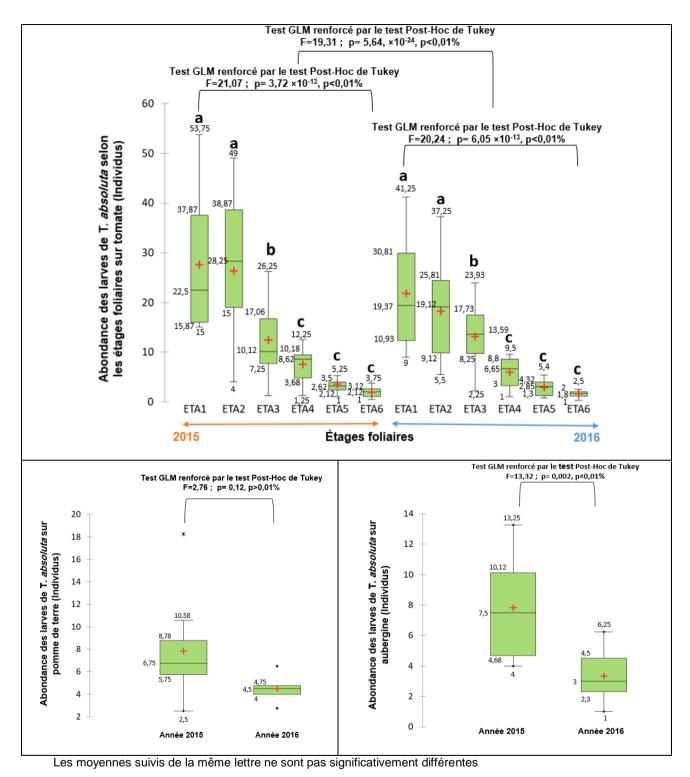
V.2.5. Abondance et distribution des populations larvaires de *T. absoluta* sur ses plantes-hôtes

V.2.5.1. Abondance de la population larvaire globale de *T. absoluta* intra- et interplantes hôtes

Les stades larvaires de *T. absoluta*, sources des dégâts sur feuilles, sont présents pendant une bonne partie voire pendant toute la période de culture de tomates, d'aubergines et de pommes de terre. A chaque campagne d'observation, les abondances ont été non seulement estimées à l'échelle temporelle et entre les plantes-hôtes (tomate vs. aubergine vs pomme de terre) mais aussi au sein de la plante à savoir à chaque étage foliaire pour la tomate.

Sur les plants de tomate, le nombre de larves dénombrées sur les trois premiers étages foliaires (ETA1, ETA2, ETA3) et tout particulièrement les plus basaux (ETA1, ETA2) est significativement très supérieur à celui dénombré au niveau des étages apicaux (ETA4, ETA5, ETA6). Les rapports d'abondance entre les étages ETA1, ETA2 et ces étages apicaux peuvent varier d'un facteur 4 à 10. Malgré des valeurs d'abondance significativement plus faibles en 2016 qu'en 2015 (Test post Hoc de Tukey, p < 0.01%), le même schéma de distribution inter-étage foliaire est observé lors des deux campagnes (Test post Hoc, p < 0.01%) (Fig.V.6).

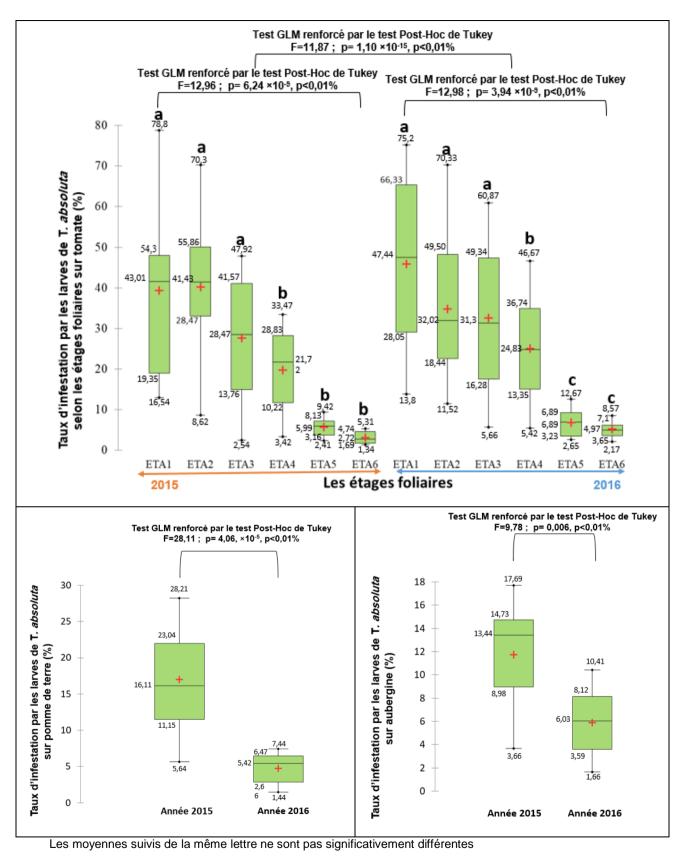
Sur les plants de pomme de terre et d'aubergine, les abondances larvaires relevées en 2015 sont supérieures à celles de 2016 (Fig.V.6) mais seules les différences observées sur aubergine sont statistiquement significatives (Test post Hoc, p=0.002, p<0.01%) entre les deux années. (Fig.V.6).



Figures V.6 : Abondance de la population larvaire globale de *T. absoluta* sur ses plantes hôtes lors des deux campagnes agricoles

Les taux d'infestations sont significativement supérieurs sur les étages foliaires basaux (ETA1, ETA2, ETA3) des plants de tomate. Les rapports des taux d'infestation entre ces étages et les étages apicaux peuvent varier d'un facteur 2 à 15. Malgré des valeurs significativement différentes entre 2015 et 2016 (Test post Hoc de Tukey, p <0,01%), le même schéma d'infestation inter-étage foliaire est observé lors des deux campagnes (Test post Hoc, p<0.01%) (Fig.V.7) témoignant d'une distribution des larves significativement plus agrégée sur les étages basaux de la plante.

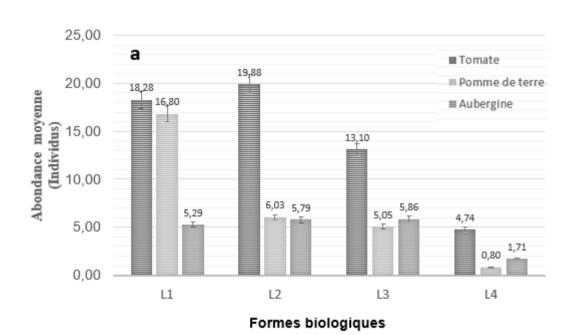
Les taux d'infestations des plants aubergine et de pomme de terre estimés en 2015 sont statistiquement supérieurs à ceux observés en 2016 avec des rapports entre 2016 et 2015 de 2-3 pour l'aubergine et la pomme de terre, respectivement (Tests post Hoc, p < 0.01%) (Fig.V.7).



Figures V.7: Taux d'infestation des plantes-hôtes par la population larvaire globale de *T. absoluta* lors des deux campagnes agricoles

V.2.5.2. Structure d'âge des formes larvaires infestant les plantes-hôtes

La structure d'âge des formes larvaires (L), c'est-à-dire l'abondance moyenne des divers stades L1 à L4 de *T. absoluta* présents sur tomate, pomme de terre et aubergine, a été calculée pour toute la période expérimentale 2015 et 2016. L'abondance moyenne des stades larvaires est nettement supérieure sur tomate quel que soit le stade larvaire considéré et l'année : un rapport approximatif de l'ordre de 3 en 2015 et de 5 en 2016 existe entre les plantes-hôtes par stade larvaire sauf dans la situation L1 entre tomate et pomme de terre en 2015. Les différences observées entre pomme de terre et aubergine ne sont significatives que pour ce cas des larves L1 en 2015 (Figure V.8a). (Figure V.8b).



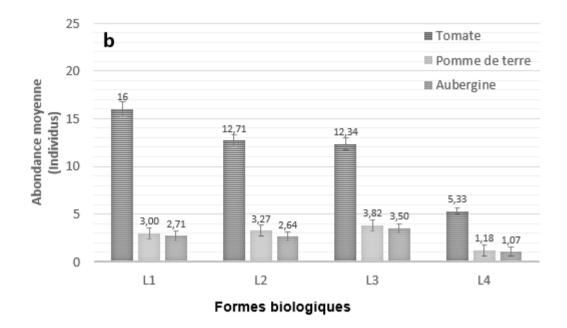


Figure V.8 : Infestations des plantes-hôtes rapportées aux formes biologiques (stades larvaires) de *T. absoluta*a : année 2015 ; b : année 2016

V.3. Incidence de l'installation primaire de *T. absoluta* sur la composition chimique des feuilles des plantes

V.3.1. Diversité/Description des composés chimiques selon le statut d'infestation des plantes hôtes de *T. absoluta*

Dans le cadre de la caractérisation des composées chimiques, nous avons utilisé plusieurs méthodes d'extraction pour mettre en évidence un panel de composés chimiques qui peuvent différer d'une méthode à l'autre avec certains composés révélés. Il est à noter que les résultats au sein d'une méthode sont cohérents puisqu'un composé révélé par une méthode dans un végétal sain l'est généralement aussi dans le végétal attaqué mais avec des taux pouvant être différents (Tableaux V.6 à V.11).

Echantillons de feuilles de tomate

Les composés chimiques identifiés à partir d'échantillons de feuilles infestées ou saines de tomate extraits par les 4 méthodes d'extraction (HDE, SFE, ENZ, ULT) sont au nombre de 76 des 4 méthodes d'extraction dont : 21 composés par la méthode par hexane-diethyl ether, 61 composés par ultrason, 25 par SFE et 51 par la méthode enzymatique (Tableau V.6). Ces méthodes conjointes ont permis d'isoler 13 composés de la classe des terpènes dont 10 présents dans les feuilles avant infestation (α -Pinene, Camphene, α -Phellandrene, o-Cymene D-Limonene, Terpinolene, caryophyllene, etc.), et 3 autres composés après les infestations de T. absoluta (Eugenol, Farnesol (E), methyl ether, trans-Geranylgeraniol); 11 composés de la classe des acides gras (Propanoic acid, Hexanoic acid, 3-Hexenoic acid, (E)-, 2-Hexenoic acid, Sorbic Acid, Benzoic acid, Octanoic acid, n-Hexadecanoic acid, 9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-, Octadecanoic acid, 9-Octadecenamide, (Z)-) : 25 composés de la classe des alcanes : 12 composés de la classe des cétones dont 11 composés avant infestation (3-Hexanone,2-Hexanone, 3,5-Octadien-2-one, 5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-, etc.), et 1 autre composé après les infestations par T. absoluta (2-tridecanone) ; 3 composés de la classe des alcènes (2,4-Dimethyl-1-heptene,2-Tetradecene, (E)- ,1,13-Tetradecadiene); 4 composés de la classe des aldéhydes (2-Hexenal, (E)-, Benzaldehyde ,Vanillin Tridecanal); 4 composés de la famille des alcools (3-Hexanol, 3-Hexen-1-ol, (E)-, Benzyl alcohol, Phenylethyl Alcohol) et 4 composés divers dont le (E)-Stilbene révélés uniquement dans les feuilles infestées (Tableau V.6).

La méthode par dérivatisation a permis, à partir des échantillons de feuilles de tomate, d'extraire 35 composés chimiques, pour la grande majorité non cités précédemment, dont 1 composé terpène (Phytol, TMS derivative); 8 acides gras (α-Linolenic acid, TMS derivative, Benzoic Acid, TMS derivative, Stearic acid, TMS derivative, Oléamide ,Palmitic Acid, TMS derivative, Oleanitrile ,Glyceric acid, 3TMS derivative, Hexanoic acid, TMS derivative); 1 composé alcool (Benzyl alcohol, TMS derivative); 10 composés de la famille des acides organiques (Boric acid, 3TMS derivative, Pyruvic acid, TMS,2-Furoic acid, TMS derivative, Phosphoric acid, triTMS, etc.) et 7 composés divers (Tableau V.7). Les composés

chimiques issus des échantillons infestés et non infestés sont non seulement identiques dans les deux situations mais aussi globalement très proches en termes de taux. Quelques exceptions sont néanmoins à noter : par exemple avec le Phytol dont l'importance relative décroît dans les feuilles infestées (1.55 % à 0.51%) ou l'acide hexanoïque dont l'importance relative augmente dans les feuilles infestées (2.35% à 7.42%)

Echantillons de feuilles de pomme de terre

Les composés chimiques identifiés à partir d'échantillons de feuilles infestées ou saines de pomme de terre extraits par les 4 méthodes d'extraction (HDE, SFE, ENZ, ULT) sont au nombre de 57 : 14 composés par la méthode par hexanediethyl ether, 47 par ultrason, 19 par SFE, et 42 par la méthode enzymatique. Ces méthodes ont conjointement permis d'isoler 9 composés de la famille des terpènes (α-Pinene, Camphene, alpha. -Phellandrene, o-Cymene D-Limonene, Terpinolene, carvophyllene, etc.), 8 composés de la famille des acides gras (Hexanoic acid, 2-Hexenoic acid, Benzoic acid, Octanoic acid, n-Hexadecanoic acid,9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-, Octadecanoic acid, 9-Octadecenamide, (Z)-), 22 composés des alcanes ; 8 composés de la famille des cétones (3-Hexanone, 2-Hexanone, 3,5-Octadien-2-one, 5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-,.etc.), 3 composés de la famille des alcènes (2,4-Dimethyl-1-heptene,2-Tetradecene, (E)- ,1,13-Tetradecadiene) ; 2 composés de la famille des aldéhydes (2-Hexenal, (E)- ,Benzaldehyde); 2 composés de la famille des alcools (3-Hexanol, 3-Hexen-1-ol, (E)-) et 3 composés divers (Mesitylene, Methyl salicylate, Vitamin E). Par contre, aucune nouvelle molécule n'est détectée dans les composés extraits des échantillons de feuilles suite à une attaque par les larves de *T. absoluta*. Seules apparaissent des différences en termes de taux moyens de chacun de ces composés (Tableau V.8).

La méthode par dérivatisation a permis, à partir des échantillons de feuilles de pomme de terre, d'extraire 22 composés chimiques, pour la majorité non décrits dans les 4 autres méthodes (HDE, SFE, ENZ, ULT) pour la pomme de terre mais déjà trouvés avec cette même méthode pour la tomate (Tableau.V.7 cas par

exemple des dérivés d'acide stéarique, glycérique, hexanoïque). Parmi les 22 composés identifiés se trouvent 1 composé de la famille des terpènes (Phytol, TMS derivative); 5 acides gras (, Benzoic Acid, TMS derivative, Stearic acid, TMS derivative, Palmitic Acid, TMS derivative, Glyceric acid, 3TMS derivative, Hexanoic acid, TMS derivative); 7 composés de la famille des acides organiques (2-Furoic acid, TMS derivative, Phosphoric acid, triTMS, Malic acid, 3TMS derivative, L-Aspartic acid, 3TMS derivative, etc.), et 9 composés divers (Tableau V.9). Là encore, aucune nouvelle molécule n'est détectée dans les composés extraits des échantillons de feuilles infestées. Seules apparaissent des différences de pourcentages relatifs de chacun de ces composés dans l'ensemble (Tableau V.9). Par exemple, l'importance relative du dérivé de l'acide palmitique décroît dans les feuilles infestées (12.08 % à 4.43%) et inversement celle des dérivés d'acide stéarique et hexanoïque augmente significativement dans les feuilles infestées (1.26% à 8.55%, 1.88% à 9.57%)

Echantillons de feuilles d'aubergine

Les composés chimiques identifiés à partir d'échantillons de feuilles infestées ou saines d'aubergine extraits par les 4 méthodes d'extraction (HDE, SFE, ENZ, ULT) sont au nombre de 60 : 14 composés par la méthode par hexane-diethyl ether, 47 par ultrason, 21 par SFE, et 42 par la méthode enzymatique. Ces méthodes ont conjointement permis d'isoler 9 composés des terpènes (α -Pinene, Camphene, a. -Phellandrene, o-Cymene D-Limonene, Terpinolene, caryophyllene, Carvophyllene oxide, Phytol): 8 composés de la famille des acides gras (Hexanoic acid, 2-Hexenoic acid, Benzoic acid, Octanoic acid, n-Hexadecanoic acid, 9, 12-Octadecadienoic acid (Z, Z)-, Octadecanoic acid, 9-Octadecenamide, (Z)-); 22 composés de la famille des alcanes ; 8 composés des cétones(3-Hexanone, 2-Hexanone, 3,5-Octadien-2-one, 5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-,.etc.); 4 composés de la famille des alcènes (2,4-Dimethyl-1-heptene,2-Tetradecene, (E)- ,1,13-Tetradecadiene, 2,4-Dimethyl-1-heptene); 2 composés de la famille des aldéhydes (2-Hexenal, (E)- ,Benzaldehyde) ; 4 molécules d'alcools (3-Hexanol, 3-Hexen-1-ol, (E)-, Benzyl alcohol, Phenylethyl Alcohol) et 3 composés divers (Mesitylene, Methyl salicylate, Vitamin E) (Tableau V.10).

Aucune nouvelle molécule n'est détectée dans les composés extraits des échantillons de feuilles infestées. Seules apparaissent des différences de pourcentages relatifs de chacun de ces composés dans l'ensemble (Tableau V.10).

La méthode par dérivatisation a permis, à partir des échantillons de feuilles d'aubergine, d'extraire 22 composés chimiques dont 1 composé de la famille chimique des terpènes (Phytol, TMS derivative) déjà identifié via les 4 autres méthodes et chez les autres Solanacées; 5 acides gras (Benzoic Acid, TMS derivative, Stearic acid, TMS derivative, Palmitic Acid, TMS derivative, ,Glyceric acid, 3TMS derivative, Hexanoic acid, TMS derivative) dont certains déjà cités chez les autres Solanacées mais seulement via cette même méthode par dérivatisation ; 7 composés de la famille des acides organiques (2-Furoic acid, TMS derivative, Phosphoric acid, triTMS, Malic acid, 3TMS derivative, L-Aspartic acid, 3TMS derivative, etc.) et 9 composés divers (Tableau V.11). Aucune différence de composé chimique n'est identifiée entre les échantillons de végétal sain et attaqué mais des différences d'importance relative sont à noter. Ainsi, l'importance relative des dérivés de l'acide stéarique ou hexanoïque est supérieure dans les feuilles d'aubergine attaquées (3.26% à 10.50%, 1.65% à 7.30%, respectivement); celle des dérivés de l'acide palmitique diminue dans les végétaux attaqués (12.08% à 5%) (Tableau V.11).

Tableau V.6: Taux moyen des composés identifiés à partir des échantillons de feuilles infestées et non infestées de la tomate après utilisation de diverses méthodes d'extraction (HDE.: Hexane_Diethyl ether, SFE.: Fluide supercritique, ENZ: Enzymatique, ULT: Ultrason)

	Fei	uilles no	n infest	tées	Fe	euilles ir	nfestée	S	Kovats Indices	
Composés	HDE (%)	SFE (%)	ENZ (%)	ULT (%)	HDE (%)	SFE (%)	ENZ (%)	ULT (%)	Experimental	Reference
Terpènes										
α-Pinene	1,49	0,03	0,14	0,12	0,14	1,22	0,53	0,76	934	934
Camphene	0,03	0,02	0,10	0,15	0,03	0,04	0,13	0,13	951	951
α-Phellandrene	1,81	1,03	1,29	1,25	3,38	3,72	3,63	3,35	1004	1004
o-Cymene	0,00	0,06	0,65	0,80	0,00	0,45	0,32	0,45	1027	1027
D-Limonene	0,00	0,00	0,09	0,06	0,00	0,00	6,91	8,51	1029	1030
Terpinolene	0,00	0,12	1,34	1,40	0,00	0,12	1,34	1,40	1079	1072
Eugenol	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	1358	1358
Caryophyllene	0,24	0,45	1,93	1,55	0,42	0,43	1,80	1,86	1428	1428
Caryophyllene oxide	0,00	1,36	0,00	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00	1594	1594
Phytol	13,71	21,92	0,00	1,55	11,37	11,89	0,00	1,59	2115	*
Farnesol (E), methyl ether	0,00	0,00	0,00	0,00	1,85	0,00	0,00	1,95	2312	*
Trans-Geranylgeraniol	0,00	0,00	0,00	0,00	1,79	0,00	0,00	1,70	2375	*
Squalene	0,00	5,78	0,00	0,00	0,00	6,16	0,00	0,00	*	*
Acides Gras										
Propanoic acid	4,46	0,00	0,00	0,00	4,36	0,00	0,00	0,00	*	*
Hexanoic acid	6,88	6,26	0,55	0,55	4,76	17,76	1,02	2,06	981	981
3-Hexenoic acid, (E)-	1,65	0,00	0,00	0,30	2,74	0,00	0,00	0,99	990	*
2-Hexenoic acid	0,00	1,38	0,00	0,00	0,00	3,62	0,00	0,00	1013	*
Sorbic Acid	0,00	0,00	3,41	3,61	0,00	0,00	3,15	3,50	1064	*
Benzoic acid	0,00	0,13	1,25	0,45	0,00	0,07	1,09	0,48	1159	*
Octanoic acid	0,00	0,48	0,00	0,00	0,00	0,45	0,00	0,00	1163	1170
n-Hexadecanoic acid	38,32	0,00	0,00	0,00	38,34	0,00	0,00	0,00	1946	*
9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-	1,60	0,00	0,00	0,00	1,82	0,00	0,00	0,00	2119	*
Octadecanoic acid	1,75	0,00	0,00	0,00	1,67	0,00	0,00	0,00	2145	*
9-Octadecenamide, (Z)-	0,00	0,00	8,65	9,42	0,00	0,00	7,35	3,92	2257	*
Alcanes										
Heptane, 4-methyl-	0,00	0,00	0,58	0,4	0,00	0,00	0,10	0,11	*	*

Octane	0,00	0,00	2,65	2,36	0,00	0,00	2,91	2,45	*	*
Heptane, 2,4-dimethyl-	0,00	0,00	13,66	16,90	0,00	0,00	12,30	8,46	818	*
Octane, 4-methyl-	0,00	0,00	4,29	3,26	0,00	0,00	3,92	3,26	863	*
Nonane	0,00	0,54	0,57	0,58	0,00	0,57	0,58	0,56	895	*
Octane, 2,5-dimethyl-	0,00	0,00	0,25	0,24	0,00	0,00	0,23	0,24	924	*
Nonane, 4-methyl-	0,00	0,00	0,78	0,00	0,00	0,00	0,74	0,00	961	964
Decane	0,00	0,00	0,78	0,75	0,00	0,00	0,77	0,75	995	*
Nonane, 2,5-dimethyl-	0,00	0,00	2,27	2,33	0,00	0,00	2,25	2,69	1016	*
Decane, 4-methyl-	0,00	0,00	1,64	1,57	0,00	0,00	1,62	1,45	1058	1057
Undecane	0,00	0,00	0,44	1,64	0,00	0,00	0,44	0,11	1095	*
Dodecane	0,00	0,00	1,13	2,49	0,00	0,00	1,43	2,19	1195	*
Undecane, 2,6-dimethyl-	0,00	0,00	3,34	3,15	0,00	0,00	3,22	1,97	1209	*
Dodecane, 4,6-dimethyl-	0,00	0,00	3,60	2,15	0,00	0,00	3,42	2,06	1251	*
Tridecane	0,00	10,62	3,32	1,58	0,00	10,94	3,19	1,57	1297	*
Tridecane, 2-methyl-	0,00	0,00	1,66	0,35	0,00	0,00	1,57	0,36	1358	*
Tetradecane	0,00	0,00	1,62	1,82	0,00	0,00	1,53	1,63	1393	*
Hexadecane	0,00	0,00	3,08	0,90	0,00	0,00	1,57	0,91	1591	*
Heptadecane	0,00	0,00	1,00	1,27	0,00	0,00	2,70	1,25	1695	*
Octadecane	0,00	0,00	1,35	2,35	0,00	0,00	1,15	1,79	1790	*
Nonadecane, 9-methyl-	0,00	0,00	3,28	2,65	0,00	0,00	1,71	1,90	1863	*
Eicosane	0,00	0,00	3,45	0,07	0,00	0,00	1,85	1,16	1989	*
Heneicosane	0,00	0,00	3,82	1,28	0,00	0,00	3,00	1,21	2091	*
Docosane	0,00	0,00	9,23	1,64	0,00	0,00	2,63	1,42	2180	*
Octacosane	1,83	0,00	0,00	0,00	2,03	0,00	0,00	0,00	2462	*
Cetones										
3-Hexanone	0,00	0,00	0,30	0,32	0,00	0,00	0,39	0,36	*	*
2-Hexanone	0,00	0,00	0,31	0,30	0,00	0,00	0,31	0,30	*	*
3,5-Octadien-2-one	0,00	0,00	0,00	0,56	0,00	0,00	0,00	0,52	1088	*
2,6,6-Trimethyl-2-cyclohexene-1,4-dione	0,00	0,88	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00	1141	1145
4H-Pyran-4-one, 2,3-dihydro-3,5-dihydroxy-6-methyl-	13,17	0,00	0,00	0,00	5,33	0,00	0,00	0,00	1143	1149
2-Cyclohexene-1,4-dione, 2,6,6-trimethyl-	0,00	0,00	0,12	1,36	0,00	0,00	0,17	1,09	1145	1145
5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-	0,00	4,14	0,00	0,62	0,00	2,88	0,00	0,96	1446	1446
2-Tridecanone	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,73	1,89	1497	1494
2(4H)-Benzofuranone, 5,6,7,7a-tetrahydro-4,4,7a-trimethyl-	3,66	39,91	3,33	2,80	5,66	18,81	3,90	2,78	1539	1538
2-Cyclohexen-1-one, 2,4,4-trimethyl-3-(3-oxo-1-butenyl)-	0,94	2,26	0,00	2,25	1,23	1,26	0,00	1,27	1672	*
2-Pentadecanone, 6,10,14-trimethyl-	4,01	1,79	0,00	1,56	4,46	17,21	0,00	0,68	1832	1836

5,9,13-Pentadecatrien-2-one, 6,10,14-trimethyl-, (E,E)-	0,00	0,00	0,00	6,65	0,00	0,00	0,00	2,28	1907	1911
Alcenes										
2,4-Dimethyl-1-heptene	0,00	0,00	0,00	2,64	0,00	0,00	0,00	2,46	840	842
2-Tetradecene, (E)-	0,00	0,00	0,36	1,55	0,00	0,00	0,36	1,52	1386	*
1,13-Tetradecadiene	4,05	0,00	0,00	0,00	4,58	0,00	0,00	0,00	1871	*
Aldehydes										
2-Hexenal, (E)-	0,00	0,00	0,13	0,11	0,00	0,00	0,31	0,35	853	854
Benzaldehyde	0,40	0,11	0,00	0,36	0,24	0,06	0,00	0,24	961	961
Vanillin	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	1398	1397
Tridecanal	0,00	0,00	1,30	1,17	0,00	0,00	1,97	2,16	1514	1510
Alcools										
3-Hexanol	0,00	0,00	0,36	0,35	0,00	0,00	0,44	0,40	*	*
3-Hexen-1-ol, (E)-	0,00	0,00	0,75	0,60	0,00	0,00	1,07	1,07	856	*
Benzyl alcohol	0,00	0,66	0,40	0,42	0,00	0,45	0,45	0,45	1038	1037
Phenylethyl Alcohol	0,00	0,00	0,89	0,20	0,00	0,00	0,34	0,17	1120	1112
Divers										
Mesitylene	0,00	0,00	0,45	0,42	0,00	0,00	0,55	0,45	993	*
Methyl salicylate	0,00	0,00	0,41	1,28	0,00	0,00	0,50	1,39	1188	1187
Vitamin E	0,00	0,00	1,18	1,54	0,00	0,00	2,94	2,18	*	*
(E)-Stilbene	0,00	0,00	0,00	0,00	3,78	0,00	0,00	2,90	1563	*

Tableau V.7: Taux moyen des composés identifiés à partir d'échantillons de feuilles infestées et non infestées de la tomate après utilisation de la méthode d'extraction par dérivatisation (DER)

Composés	Feuilles non infestées	Feuilles infestées	Kovats I	ndices	
Composés	DER (%)	DER (%)	Experimental	Reference	
Térpenes					
Phytol, TMS derivative	1,55	0,51	2160	*	
Acide gras					
α-Linolenic acid, TMS derivative	0,24	0,32	2203	*	
Stearic acid, TMS derivative	1,67	0,94	2224	*	
Benzoic Acid, TMS derivative	0,49	0,45	1242	*	
Oléamide	0,40	0,44	2346	*	
Palmitic Acid, TMS derivative	2,58	3,98	2029	*	
Oleanitrile	0,56	0,37	2069		
Glyceric acid, 3TMS derivative	0,62	0,64	1331	1344	
Hexanoic acid, TMS derivative	2,35	7,42	1074	*	
Alcools					
Benzyl alcohol, TMS derivative	0,12	0,07	1151	*	
Acides organiques					
Boric acid, 3TMS derivative	0,41	0,43	1008	*	
Pyruvic acid, TMS	0,03	0,07	1090	*	
2-Furoic acid, TMS derivative	0,34	0,39	1131	*	
Phosphoric acid, triTMS	3,96	5,13	1274	*	
2-Butenedioic acid, (E)-, 2TMS derivative	0,07	0,05	1339	*	
Malic acid, 3TMS derivative	1,62	3,64	1488	*	
L-Aspartic acid, 3TMS derivative	0,60	0,67	1520	1534	
Butanoic acid, 4-[bis(trimethylsilyl)amino]-, trimethylsilyl ester	0,22	0,21	1529	*	
L-Threonic acid, tris(trimethylsilyl) ether, trimethylsilyl ester	0,17	0,15	1551	*	
Caffeic acid, 3TMS derivative	0,38	0,38	2132	*	
Divers					
Cyclononasiloxane, octadecamethyl-	11,41	6,30	1812	*	
Allo-Inositol, 6TMS derivative	4,55	19,08	2111	*	
1-Propene-1,2,3-tricarboxylic acid, tributyl ester	0,29	0,19	2146	*	
Cyclohexasiloxane, dodecamethyl-	19,73	13,50	1314	*	
L-Proline, 2TMS derivative	0,02	2,84	1294	*	
Propylamine, 2TMS derivative	1,29	1,49	987	*	
Carbodiimide, 2TMS	2,93	2,88	988	*	

Cyclopentasiloxane, decamethyl-	2,60	1,15	1144	*
Pentasiloxane, dodecamethyl-	0,70	0,29	1174	*
Glycerol, 3TMS derivative	36,09	24,41	1265	*
Glutamic acid, N-(trimethylsilyl)-, bis(trimethylsilyl) ester, L-	0,15	0,15	1618	*
Silanamine, 1,1,1-trimethyl-N-propyl-N-(trimethylsilyl)-	0,37	0,33	1036	*
1-Trimethylsiloxy-2-trimethylsilylaminoethane	0,58	0,18	1042	*
I-Alanine, N-(trimethylsilyl)-, trimethylsilyl ester	0,21	0,20	1103	*
n-Butylamine, 2TMS derivative	0,69	0,75	1107	*

Tableau V.8: Taux moyen des composés identifiés à partir des échantillons de feuilles infestées et non infestées de la pomme de terre après utilisation de diverses méthodes d'extraction (HDE.: Hexane_Diethyl ether, SFE.: Fluide supercritique, ENZ: Enzymatique, ULT: Ultrason)

		Feuilles no	on infesté	es		Feuilles i	nfestées	<u> </u>	Kovats Indices	
Composés	SFE (%)	ENZ (%)	SFE (%)	ENZ (%)	SFE (%)	ENZ (%)	SFE (%)	ENZ (%)	Experimental	Reference
Terpènes										
α-Pinene	1,23	1,14	0,25	0,44	2,40	2,55	0,83	0,57	934	934
Camphene	2,56	1,56	0,10	0,12	2,75	1,96	0,11	0,17	951	951
α -Phellandrene	1,15	0,48	1,95	0,78	6,20	3,56	6,30	4,42	1004	1004
o-Cymene	0.00	0.00	0,92	0,60	0.00	0.00	0,95	1,12	1027	1027
D-Limonene	0.00	0.00	0,11	0,15	0.00	0.00	8,45	8,72	1029	1030
Terpinolene	0.00	0,62	0,54	1,22	0.00	8,14	4,25	5,25	1079	1072
Caryophyllene	1,45	1,15	1,83	1,58	2,35	1,56	1,85	1,38	1428	1428
Caryophyllene oxide	0.00	1,40	0.00	0.00	0.00	0,35	0.00	0.00	1594	1594
Phytol	35,1	30,47	0.00	5,54	18,45	17,37	0.00	1,26	2115	*
Acides Gras										
Hexanoic acid	1,28	0,60	1,20	0,47	30,49	18,74	8,42	10,35	981	981
2-Hexenoic acid	0.00	0,15	0.00	0.00	0.00	1,75	0.00	0.00	1013	*
Benzoic acid	0.00	3,45	0,27	1,54	0.00	2,84	0,90	0.00	1159	*
Octanoic acid	0.00	4,41	0.00	0.00	0.00	2,68	0.00	0.00	1163	1170
n-Hexadecanoic acid	1,26	0,90	0.00	1,47	9,47	7,17	0.00	6,19	1946	*
9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-	4,65	0.00	0.00	0.00	4,15	0.00	0.00	0.00	2119	*
Octadecanoic acid	2,45	0.00	0.00	0.00	1,65	0.00	0.00	0.00	2145	*

9-Octadecenamide, (Z)-	0.00	0.00	14,90	10,83	0.00	0.00	3,89	2,49	2257	*
Alcanes										
Octane	0.00	0.00	5,23	3,22	0.00	0.00	4,55	3,21	*	*
Octane, 4-methyl-	0.00	0.00	4,63	4,66	0.00	0.00	3,15	3,54	863	*
Nonane	0.00	1,22	1,75	0,55	0.00	1,15	1,73	0,56	895	*
Octane, 2,5-dimethyl-	0.00	0.00	0,27	0,31	0.00	0.00	0,30	0,19	924	*
Nonane, 4-methyl-	0.00	0.00	1,09	0.00	0.00	0.00	1,12	0.00	961	964
Decane	0.00	0.00	1,26	0,75	0.00	0.00	1,20	0,77	995	*
Nonane, 2,5-dimethyl-	0.00	0.00	4,74	1,88	0.00	0.00	4,60	1,28	1016	*
Undecane	0.00	0.00	0,48	2,25	0.00	0.00	0,46	2,24	1095	*
Dodecane	0.00	0.00	1,75	4,85	0.00	0.00	1,70	2,23	1195	*
Undecane, 2,6-dimethyl-	0.00	0.00	5,40	5,90	0.00	0.00	1,25	2,22	1209	*
Dodecane, 4,6-dimethyl-	0.00	0.00	6,35	6,33	0.00	0.00	1,74	1,17	1251	*
Tridecane	0.00	18,20	5,64	4,84	0.00	18,11	5,40	3,11	1297	*
Tridecane, 2-methyl-	0.00	0.00	1,25	1,33	0.00	0.00	1,20	1,32	1358	*
Tetradecane	0.00	0.00	3,10	3,45	0.00	0.00	0,55	1,10	1393	*
Hexadecane	0.00	0.00	1,60	3,24	0.00	0.00	1,40	0,98	1591	*
Heptadecane	0.00	0.00	5,82	3,34	0.00	0.00	3,11	1,25	1695	*
Octadecane	0.00	0.00	1,98	3,65	0.00	0.00	1,91	1,20	1790	*
Nonadecane, 9-methyl-	0.00	0.00	1,15	2,58	0.00	0.00	0,90	1,42	1863	*
Eicosane	0.00	0.00	2,22	3,13	0.00	0.00	2,23	2,56	1989	*
Heneicosane	0.00	0.00	3,65	3,44	0.00	0.00	3,20	1,8	2091	*
Docosane	0.00	0.00	2,65	3,27	0.00	0.00	2,47	1,77	2180	*
Octacosane	1,98	0.00	0.00	0.00	1,56	0.00	0.00	0.00	2462	*
Cetone										
3-Hexanone	0.00	0.00	1,25	0,65	0.00	0.00	2,75	0,82	*	*
2-Hexanone	0.00	0.00	0,22	0,4	0.00	0.00	1,54	0,57	*	*
3,5-Octadien-2-one	0.00	0.00	0.00	0,23	0.00	0.00	0.00	0,55	1088	*
2-Cyclohexene-1,4-dione, 2,6,6-trimethyl-	0.00	0.00	0,11	0,50	0.00	0.00	0,25	0,48	1145	1145
5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-	0.00	4,25	0.00	0,90	0.00	2,65	0.00	1,1	1446	1446
2(4H)-Benzofuranone, 5,6,7,7a-tetrahydro-4,4,7a-trimethyl-	40,71	29,85	5,75	0.00	6,45	7,68	3,86	0.00	1539	1538
2-Cyclohexen-1-one, 2,4,4-trimethyl-3-(3-oxo-1-butenyl)-	0,08	0,02	0.00	0,20	5,32	0,70	0.00	0,85	1672	*
2-Pentadecanone, 6,10,14-trimethyl-	3,22	0,03	0.00	0,06	5,65	0,65	0.00	1,21	1832	1836

2,4-Dimethyl-1-heptene	0.00	0.00	2,60	3,15	0.00	0.00	2,62	3,10	840	842
1,13-Tetradecadiene	2,88	0.00	0.00	0.00	3,11	0.00	0.00	0.00	1871	*
2-Tetradecene, (E)-	0.00	0.00	0,55	0,52	0.00	0.00	0,56	1,25	1386	*
Aldehydes										
2-Hexenal, (E)-	0.00	0.00	0,12	0,11	0.00	0.00	1,88	3,26	853	854
Benzaldehyde	0.00	0,10	0.00	0.00	0.00	0,39	0.00	0.00	961	961
Alcool										
3-Hexanol	0.00	0.00	0,45	0,26	0.00	0.00	2,29	1,22	*	*
3-Hexen-1-ol, (E)-	0.00	0.00	0.00	0,07	0.00	0.00	0.00	4,89	856	*
Divers										
Mesitylene	0.00	0.00	0,55	0,52	0.00	0.00	0,56	0,51	993	*
Methyl salicylate	0.00	0.00	0,15	1,43	0.00	0.00	1,19	1,98	1188	1187
Vitamin E	0.00	0.00	4,17	3,29	0.00	0.00	2,38	1,45	,	*

Tableau V.9 : Taux moyen des composés identifiés à partir des feuilles infestées et non infestées de la pomme de terre après utilisation de la méthode d'extraction par dérivatisation (DER)

Composés	Feuilles non infestées	Feuilles infestées	Kovats Ir	
	DER (%)	DER (%)	Experimental	Reference
Térpenes				
Phytol, TMS derivative	9,86	7,31	2160	*
Acide gras				
Stearic acid, TMS derivative	1,26	8,55	2224	*
Glyceric acid, 3TMS derivative	2,15	1,90	1331	1344
Hexanoic acid, TMS derivative	1,88	9,57	1074	*
Benzoic Acid, TMS derivative	0,45	1,94	1242	*
Palmitic Acid, TMS derivative	12,08	4,43	2029	*
Acides organiques				
2-Furoic acid, TMS derivative	0,22	0,10	1131	*
Phosphoric acid, triTMS	0,18	2,95	1274	*
Malic acid, 3TMS derivative	3,22	4,40	1488	*
L-Aspartic acid, 3TMS derivative	1,12	4,85	1520	1534
Butanoic acid, 4-[bis(trimethylsilyl)amino]-, trimethylsilyl ester	0,40	3,49	1529	*
L-Threonic acid, tris(trimethylsilyl) ether, trimethylsilyl ester	0,19	4,63	1551	*
Glutamic acid, N-(trimethylsilyl)-, bis(trimethylsilyl) ester, L-	0,20	3,21	1618	*
Divers				
I-Alanine, N-(trimethylsilyl)-, trimethylsilyl ester	0,55	0,83	1103	*
n-Butylamine, 2TMS derivative	1,12	0,40	1107	*
L-Proline, 2TMS derivative	0,28	2,45	1294	*
Allo-Inositol, 6TMS derivative	4,22	3,90	2111	*
Cyclononasiloxane, octadecamethyl-	11,27	11,84	1812	*
Cyclohexasiloxane, dodecamethyl-	10,49	4,55	1314	*
Cyclopentasiloxane, decamethyl-	2,85	0,15	1144	*
Pentasiloxane, dodecamethyl-	0,54	0,65	1174	*
Glycerol, 3TMS derivative	35,47	17,90	1265	*

Tableau V.10 : Taux moyen des composés identifiés à partir de feuilles infestées et non infestées de l'aubergine après utilisation de diverses méthodes d'extraction (HDE. : Hexane_Diethyl ether, SFE. : Fluide supercritique, ENZ : Enzymatique, ULT : Ultrason)

	Feu	illes nor		ées	Fe	euilles i	nfesté	es	Kovats Ir	ndices
Composés	HDE	SFE	ENZ	ULT	HDE	SFE	ENZ	ULT	Experimental	Reference
	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	Experimental	Reference
Terpènes										
α -Pinene	1,15	0,06	0,10	0,2	2,35	2,45	0,75	0,85	934	934
Camphene	2,25	0,07	0,09	0,11	2,47	0,11	0,11	0,20	951	951
α-Phellandrene	1,46	1,15	1,89	1,35	7,29	4,89	5,44	5,45	1004	1004
o-Cymene	0.00	0.00	0,90	0,95	0.00	0.00	1,13	0,82	1027	1027
D-Limonene	0.00	0.00	0,16	0,22	0.00	0.00	7,53	10,55	1029	1030
Terpinolene	0.00	0,58	2,02	2,81	0.00	10,41	6,22	6,62	1079	1072
Caryophyllene	1,88	0,87	1,95	1,66	2,69	0,21	1,85	1,54	1428	1428
Caryophyllene oxide	0.00	0,06	0.00	0.00	0.00	0,68	0.00	0.00	1594	1594
Phytol	34,65	30,42	0.00	5,54	16,36	18,57	0.00	2,35	2115	*
Acides Gras										
Hexanoic acid	0,35	0,32	1,58	0,65	25,66	19,74	7,65	9,77	981	981
2-Hexenoic acid	0.00	2,11	0.00	0.00	0.00	1,58	0.00	0.00	1013	*
Benzoic acid	0.00	2,08	0,47	1,20	0.00	0,90	1,45	0,35	1159	*
Octanoic acid	0.00	3,91	0.00	0.00	0.00	1,18	0.00	0.00	1163	1170
n-Hexadecanoic acid	0,20	0,00	0.00	0,43	12,27	7,17	0.00	5,11	1946	*
9,12-Octadecadienoic acid (Z,Z)-	2,35	0.00	0.00	0.00	3,45	0.00	0.00	0.00	2119	*
Octadecanoic acid	2,18	0.00	0.00	0.00	3,35	0.00	0.00	0.00	2145	*
9-Octadecenamide, (Z)-	0.00	0.00	14,53	9,76	0.00	0.00	5,24	3,21	2257	*
Alcanes										
Octane	0.00	0.00	4,41	2,35	0.00	0.00	4,22	2,62	*	*
Octane, 4-methyl-	0.00	0.00	5,67	5,22	0.00	0.00	2,97	2,65	863	*
Nonane	0.00	1,28	0,82	0,45	0.00	0,36	0,60	0,76	895	*
Octane, 2,5-dimethyl-	0.00	0.00	0,31	0,22	0.00	0.00	0,30	0,21	924	*
Nonane, 4-methyl-	0.00	0.00	1,08	0.00	0.00	0.00	1,15	0.00	961	964
Decane	0.00	0.00	1,11	0,84	0.00	0.00	1,12	0,90	995	*
Nonane, 2,5-dimethyl-	0.00	0.00	3,30	1,57	0.00	0.00	3,27	1,65	1016	*
Undecane	0.00	0.00	0,65	2,56	0.00	0.00	0,54	0,44	1095	*

Dodecane	0.00	0.00	1,82	3,22	0.00	0.00	1,81	1,68	1195	*
Undecane, 2,6-dimethyl-	0.00	0.00	6,11	5,98	0.00	0.00	2,36	1,99	1209	*
Dodecane, 4,6-dimethyl-	0.00	0.00	5,17	6,17	0.00	0.00	2,60	1,33	1251	*
Tridecane	0.00	18,18	6,00	5,44	0.00	18,03	6,22	3,32	1297	*
Tridecane, 2-methyl-	0.00	0.00	2,21	1,35	0.00	0.00	2,22	1,32	1358	*
Tetradecane	0.00	0.00	2,34	2,36	0.00	0.00	1,64	1,22	1393	*
Hexadecane	0.00	0.00	1,41	2,33	0.00	0.00	1,58	1,19	1591	*
Heptadecane	0.00	0.00	5,71	3,45	0.00	0.00	3,08	1,22	1695	*
Octadecane	0.00	0.00	1,31	3,56	0.00	0.00	1,98	1,54	1790	*
Nonadecane, 9-methyl-	0.00	0.00	1,19	3,99	0.00	0.00	1,35	2,12	1863	*
Eicosane	0.00	0.00	2,28	3,74	0.00	0.00	2,27	2,56	1989	*
Heneicosane	0.00	0.00	3,55	3,44	0.00	0.00	2,31	1,26	2091	*
Docosane	0.00	0.00	2,52	2,33	0.00	0.00	2,01	1,47	2180	*
Octacosane	4,90	0.00	0.00	0.00	3,20	0.00	0.00	0.00	2462	*
Cetones										
3-Hexanone	0.00	0.00	0,58	0,5	0.00	0.00	0,60	0,55	*	*
2-Hexanone	0.00	0.00	0,48	0,45	0.00	0.00	0,47	0,42	*	*
3,5-Octadien-2-one	0.00	0.00	0.00	0,45	0.00	0.00	0.00	0,33	1088	*
2-Cyclohexene-1,4-dione, 2,6,6-trimethyl-	0.00	0.00	0,14	1,49	0.00	0.00	0,27	0,22	1145	1145
5,9-Undecadien-2-one, 6,10-dimethyl-	0.00	3,58	0.00	0,21	0.00	1,59	0.00	1,23	1446	1446
2(4H)-Benzofuranone, 5,6,7,7a-tetrahydro-4,4,7a-trimethyl-	42,87	31,25	5,33	0.00	8,44	9,73	5,82	0.00	1539	1538
2-Cyclohexen-1-one, 2,4,4-trimethyl-3-(3-oxo-1-butenyl)-	0,03	0,00	0,01	0.00	4,71	0,43	1,01	0.00	1672	*
2-Pentadecanone, 6,10,14-trimethyl-	3,48	0,00	0,11	0.00	4,65	0,71	1,78	0.00	1832	1836
Alcenes										
2,4-Dimethyl-1-heptene	0.00	0.00	3,52	0.00	0.00	0.00	2,78	0.00	840	842
1,13-Tetradecadiene	2,25	0.00	0.00	0.00	3,11	0.00	0.00	0.00	1871	*
2-Tetradecene, (E)-	0.00	0.00	0,59	0,55	0.00	0.00	0,63	1,65	1386	*
2,4-Dimethyl-1-heptene	0.00	0.00	0.00	3,01	0.00	0.00	0.00	2,87	840	842
Aldehydes										
2-Hexenal, (E)-	0.00	0.00	0,11	0,7	0.00	0.00	0,19	2,25	853	854
Benzaldehyde	0.00	0,09	0.00	0.00	0.00	0,25	0.00	0.00	961	961
Alcools										
3-Hexanol	0.00	0.00	0,65	0,36	0.00	0.00	0,80	0,44	*	*
3-Hexen-1-ol, (E)-	0.00	0.00	0.00	0,5	0.00	0.00	0.00	4,55	856	*
Benzyl alcohol	0.00	1,21	0.00	0.00	0.00	0,60	0.00	0.00	1038	1037
Phenylethyl Alcohol	0.00	2,77	0.00	0.00	0.00	0,40	0.00	0.00	1120	1112

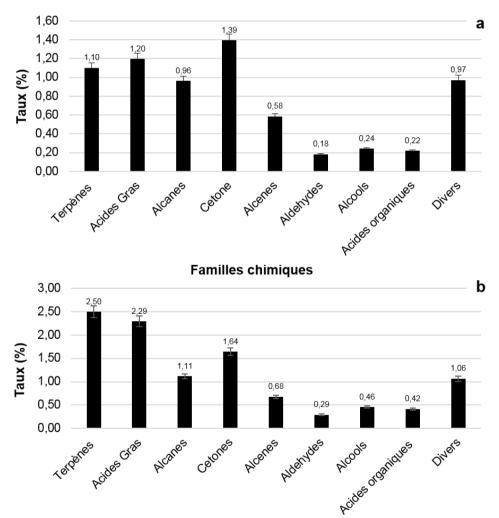
Divers										
Mesitylene	0.00	0.00	0,59	0,55	0.00	0.00	0,60	0,51	993	*
Methyl salicylate	0.00	0.00	1,15	2,37	0.00	0.00	1,59	1,44	1188	1187
Vitamin E	0.00	0.00	4,18	3,29	0.00	0.00	3,28	2,48	,	*

Tableau V.11: Taux moyen des composés identifiés à partir d'échantillons de feuilles infestées et non infestées de l'aubergine après utilisation de la méthode d'extraction par dérivatisation (DER)

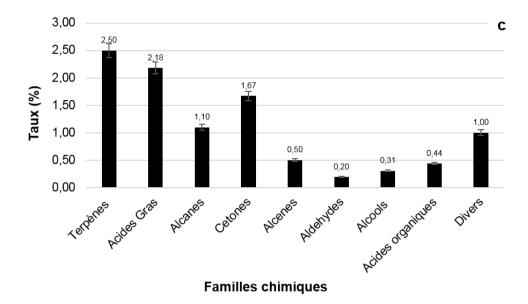
Composés	Feuilles non infestées	Feuilles infestées	Kovats Indices	
	DER (%)	DER (%)	Experimental	Reference
Térpenes				
Phytol, TMS derivative	4,00	6,36	2160	*
Acides gras				
Stearic acid, TMS derivative	3,26	10,50	2224	*
Hexanoic acid, TMS derivative	1,65	7,30	1074	*
Glyceric acid, 3TMS derivative	1,92	1,91	1331	1344
Benzoic Acid, TMS derivative	0,64	1,89	1242	*
Palmitic Acid, TMS derivative	12,08	5,00	2029	*
Acides Organiques				
2-Furoic acid, TMS derivative	0,26	0,09	1131	*
Glutamic acid, N-(trimethylsilyl)-, bis(trimethylsilyl) ester, L-	0,16	3,42	1618	*
L-Alanine, N-(trimethylsilyl)-, trimethylsilyl ester	0,45	0,40	1103	*
n-Butylamine, 2TMS derivative	1,15	0,43	1107	*
Phosphoric acid, triTMS	0,28	3,91	1274	*
Malic acid, 3TMS derivative	2,70	5,15	1488	*
L-Aspartic acid, 3TMS derivative	0,96	5,06	1520	1534
Butanoic acid, 4-[bis(trimethylsilyl)amino]-, trimethylsilyl ester	0,39	3,09	1529	*
L-Threonic acid, tris(trimethylsilyl) ether, trimethylsilyl ester	0,10	5,27	1551	*
Divers				
Cyclopentasiloxane, decamethyl-	3,00	0,10	1144	*
Pentasiloxane, dodecamethyl-	0,66	0,70	1174	*
Glycerol, 3TMS derivative	37,01	12,44	1265	*
L-Proline, 2TMS derivative	4.28	6.90	1294	*
Cyclohexasiloxane, dodecamethyl-	11,43	6,71	1314	*
Cyclononasiloxane, octadecamethyl-	13,27	10,97	1812	*
Allo-Inositol, 6TMS derivative	4,28	6,90	2111	*

V.3.2. Importance relative des familles chimiques selon les plantes-hôtes de *T. absoluta*

L'analyse GC-MS des composés provenant des échantillons de feuilles des trois plantes-hôtes de *T. absoluta* a permis d'identifier diverses familles de composés chimiques notamment les acides gras, les cétones, les aldéhydes, les alcools, les esters et les terpènes. Les cétones, les acides gras et les terpènes constituent les familles de molécules les plus représentées dans les échantillons de feuilles de tomate (Fig.V.9a), de pomme de terre et d'aubergine (Fig.V.9b et c). Chez ces deux dernières espèces, les composés terpéniques constituent les éléments majeurs devant les acides gras et les cétones.



Familles chimiques



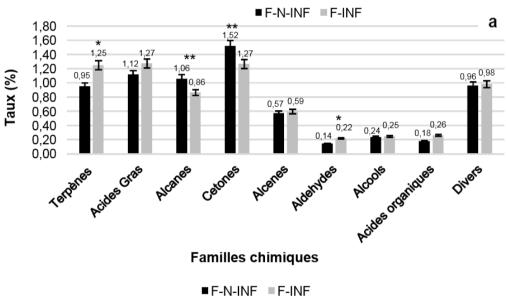
Figures V.9 : Importance relative des familles chimiques chez les plantes-hôtes a : Culture de tomate, b : Culture de pomme de terre, c : Culture d'aubergine

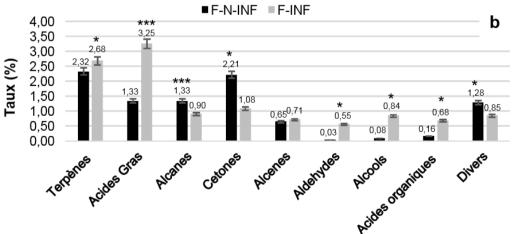
V.3.3. Importance relative des familles chimiques selon le statut des planteshôtes de *T. absoluta* (infestées et non infestées)

Tout d'abord, quel que soit le statut de la plante hôte (saine ou attaquée), les résultats montrent que les mêmes familles chimiques sont présentes dans les trois plantes-hôtes de *T. absoluta* étudiées. Cependant, leur importance relative dans les composés identifiés présente des variations significatives ou non selon l'état sanitaire de la plante et selon l'espèce de Solanacées considérée (Fig.V.10). Chez la tomate, les familles chimiques les plus représentées parmi les composés sont significativement les terpènes, les acides gras et les aldéhydes dans les feuilles infestées). Les cétones et les alcanes ont une importance significativement moindre dans les feuilles de tomate infestée après (Fig.V.10a).

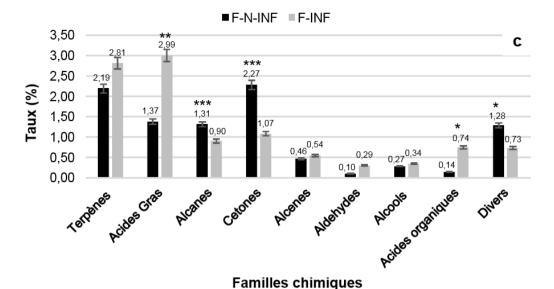
Chez la pomme de terre, l'importance relative de chaque famille chimique à laquelle appartiennent les composés identifiés diffère significativement entre les végétaux sains et infestés, excepté dans le cas des alcènes. Les familles de composés les plus représentées dans les échantillons infestés sont encore les acides gras et les terpènes qui voient leur importance relative significativement augmenter (Fig.V.10b).

Dans le cas de l'aubergine, l'importance relative des terpènes demeure importante et stable quel que soit l'état sanitaire des plantes. L'importance relative faible des composées de la famille des alcènes, aldéhydes, alcools reste également équivalente entre les deux situations feuilles saines versus feuilles infestées. Par contre, les acides gras deviennent des composés significativement très représentés des composés de feuilles attaquées contrairement aux alcanes et aux cétones qui voient leur importance relative significativement diminuée parmi les composés émis dans les échantillons de feuilles attaquées par les larves de *T. absoluta* (Fig.V.10c).





Familles chimiques



Figures V.10 : Importance relative des familles chimiques selon le statut d'infestation/sanitaire des plantes-hôtes

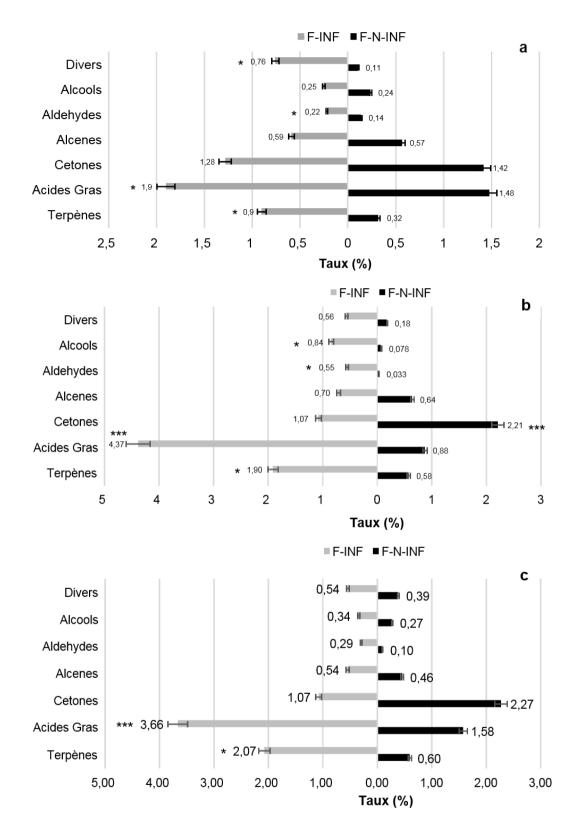
a : Culture de tomate, b : Culture de pomme de terre, c : Culture d'aubergine F-N-INF : Feuilles non infestées, F-INF : Feuilles infestées, * : Significative à 5%, ** : Significative à 1%, *** : Significative à 0,1%

V.3.4. Importance relative des familles chimiques selon l'état sanitaire de chaque plante-hôte

Dans les échantillons foliaires de tomate attaqués par des larves de *T. absoluta*, les taux d'expression de composés chimiques les plus élevés et significatifs ont été trouvés parmi les familles des terpènes, des acides gras, des cétones puis des aldéhydes (Fig.V. 11a).

Dans les échantillons foliaires de pomme de terre attaqués par des larves de *T. absoluta*, nous constatons une augmentation significative des taux d'expression des composés de la famille des acides gras, des terpènes, et de façon moindre des alcools et aldéhydes (Fig.V.11b).

Dans les échantillons foliaires d'aubergine attaqués par des larves de *T. absoluta,* les terpènes et les acides gras sont encore les deux familles chimiques dont l'expression est majeure et significativement augmentée par rapport aux feuilles saines (Fig.V.11c).



Figures V.11 : Expression/Importance relative des familles chimiques selon l'état sanitaire des plantes-hôtes (feuilles saines ou infestées)

a : Culture de tomate, b : Culture de pomme de terre, c : Culture d'aubergine F-N-INF : Feuilles non infestées, F-INF : Feuilles infestées, * : Significative à 5%, ** : Significative à 1%, *** : Significative à 0,1%

V.3.5. Importance relative des composés chimiques selon l'état sanitaire des plantes-hôtes

Les plantes-hôtes libèrent une variété de composés organiques volatils ou non volatils lesquels jouent des rôles multiples. Nos résultats signalent que des échantillons de feuilles ayant été attaquées par des larves de *T. absoluta* présentent des molécules chimiques différant quantitativement et qualitativement de celles présentes dans des échantillons de feuilles saines, et d'une espèce de Solanacée à une autre (Fig.V.12;13 et 14).

Ainsi, chez la tomate, un total de 47 composés a été recensé dont 42 molécules étaient présentes dans les échantillons de feuilles saines. Cinq composés supplémentaires [Eugenol, Farnesol (E), methyl ether et le trans-Geranylgeraniol dans la famille des terpènes, le 2-tridecanone chez les cétones, le (E)-Stilbene dans les composés chimiques divers] ont été observés dans les échantillons de feuilles attaquées par *T. absoluta* (Fig.V.12). Les résultats révèlent aussi une variabilité de la présence de certains composés même au sein des mêmes familles chimiques (Fig.V.12). Chez la pomme de terre, les mêmes 31 composés ont été détectés dans les deux types d'échantillons. Par contre, les résultats montrent une augmentation des taux d'expression de certains composés dans les échantillons de feuilles attaquées (αPhellandrene, Terpinolene, D-Limonene, Hexanoic acid, n-Hexadecanoic acid) (Fig.V.13).

Concernant l'aubergine, un total de 35 molécules a été détecté dans les feuilles saines et infestées de *T. absoluta*, les résultats montrent les mêmes similitudes que la pomme de terre dans l'augmentation des taux d'expression des molécules après infestation (Fig.V.14).

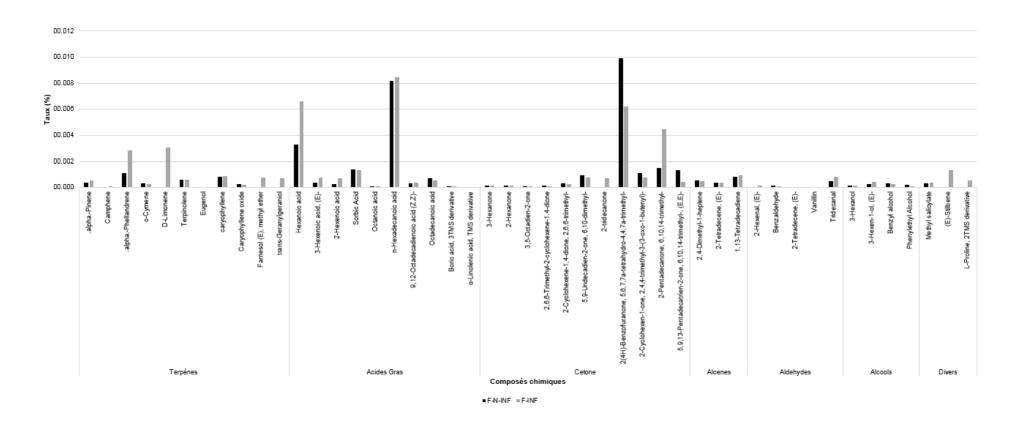


Figure V.12 : Importance relative des composés chimiques dans les échantillons de feuilles de tomates F-N-INF : Feuilles non infestées, F-INF : Feuilles infestées

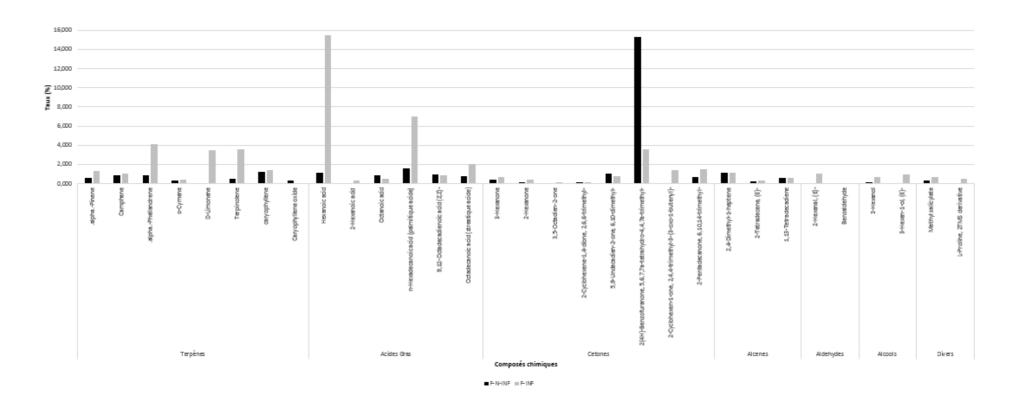


Figure V.13 : Importance relative des composés chimiques dans les échantillons de feuilles de pomme de terre F-N-INF : Feuilles non infestées, F-INF : Feuilles infestées

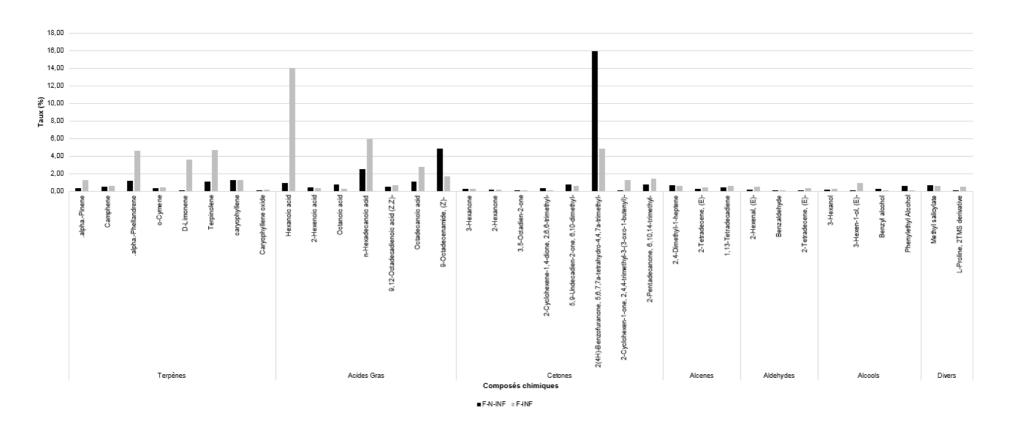


Figure V.14 : Importance relative des composés chimiques dans les échantillons de feuilles d'aubergine F-N-INF : Feuilles non infestées, F-INF : Feuilles infestées

V.3.6. Tendance de l'expression relative des familles chimiques et de leurs composés chez les plantes-hôtes saines ou attaquées par *T. absoluta*

Les analyses en composantes principales (A.C.P.), montrent que plus de 90% de la variance des résultats associés au paramètre étudié, soit l'importance relative des familles chimiques dans les échantillons des trois plantes étudiées saines et infestées, sont quasiment totalement exprimés par les 2 premiers axes et essentiellement par l'Axe 1 [(F₁×F₂): 93,42 % et 5,77 %, Fig. V.15 _ 96.80% et 2.41%, Fig. V.18]. En raison de la forte contribution de l'Axe factoriel 1 dans l'expression de la variance, seules ont donc été considérées les projections par rapport à cet axe pour déterminer la corrélation des familles de composés identifiés dans les échantillons foliaires non infestés (Fig. V.15) ou infestés (Fig. V.18) de la tomate, de la pomme de terre et de l'aubergine.

Dans les échantillons foliaires sains/non infestés/non attaqués par T. absoluta

Les valeurs positives et fortes du coefficient de Pearson (Fig. V.15a') montrent l'existence d'une corrélation positive entre l'expression des acides gras et des cétones et l'état du végétal des trois espèces de Solanacées.

Les feuilles saines de tomate se caractérisent par une expression significative des acides gras, et celles de la pomme de terre et de l'aubergine par des taux significatifs de composés cétoniques. Chez les trois Solanacées non attaquées, les Alcools, les Alcènes, les Aldéhydes et les Terpènes en plus d'autres composés divers ont une importance relative (%) équivalente (Fig. V.15).

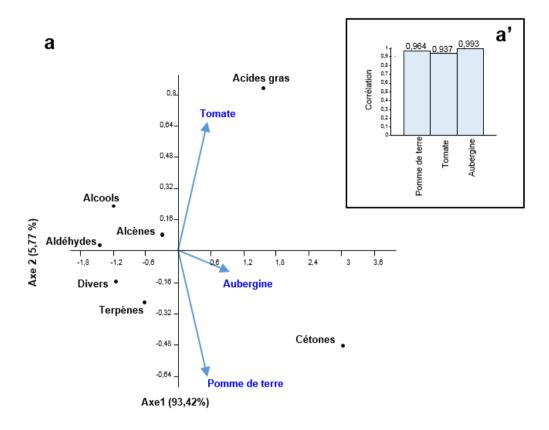


Figure V.15: Projection des taux d'expression des familles chimiques de composés pour les échantillons foliaires non infestés des trois plantes hôtes

Les Tests Ternaires permettent sur la base des importances relatives de chaque composé de mettre en évidence l'expression privilégiée de certains composés de la famille des acides gras (Fig.V.16) et des Cétones (Fig.V.17), démontrée plus haut, avec une ou plusieurs des Solanacées étudiées.

Ainsi, les acides Octadecanoïque et Octonoïque se manifestent similairement au niveau des trois plantes-hôtes saines. Il en va de même pour les acides n-Hexadecanoïque et Hexanoïque avec une corrélation / tendance plus marquée pour la tomate. Les acides Sorbique, 3-Hexanoïque (E), Borique 3TMS derivative et α-Linolenique TMS derivative caractérisent la tomate. En revanche, le 9-Octadecenamide (Z) est le composé caractérisant l'aubergine. L'acide 2-Hexenoïque caractérise de façon similaire la tomate et l'aubergine, et 9,12-Octadecadienoïque (Z, Z) la tomate et la pomme de terre. (Fig.V.16).

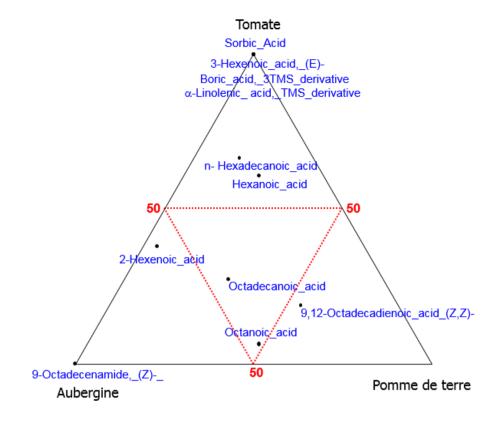


Figure V.16 : Ratio des acides gras par plante hôte avant infestation

Les composés de la famille des Cétones exprimés et identifiés dans les échantillons foliaires non attaqués par *T. absoluta* s'avèrent nombreux (Fig.V.17). Parmi ceux-ci, le 2-Cyclohexen-1-one, 2, 4, 4-trimethyl-3-(3-oxo-1-butenyl) - et le 2-Pentadecanone, 6,10,14-trimethyl-, s'expriment chez les trois plantes-hôtes, mais avec une tendance plus accusée chez la tomate. D'autres composés tels que le 2-tridecanone, le 2, 6, 6-Trimethyl-2-cyclohexene-1,4-dione et le 5, 9, 13-Pentadecatrien-2-one, 6,10,14-trimethyl- (E, E) - s'expriment spécifiquement chez la tomate mais différemment du fait de ratios légèrement variables (Fig. V.17).

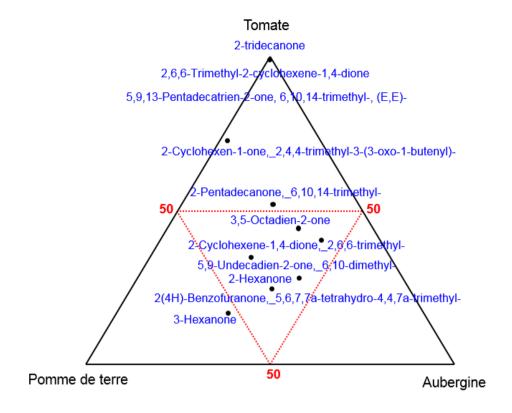


Figure V.17 : Ratio des Cétones par plante hôte avant infestation

Dans les échantillons foliaires infestés/ attaqués par T. absoluta

Les valeurs négatives et faibles ou modérées des coefficients de Pearson et l'orientation des vecteurs des plantes hôtes montrent qu'il existe une relation négative et moyennement soutenue entre les taux d'expression des familles chimiques, tout particulièrement les Acides gras et les Terpènes, et l'état infesté du végétal (Fig. V.18).

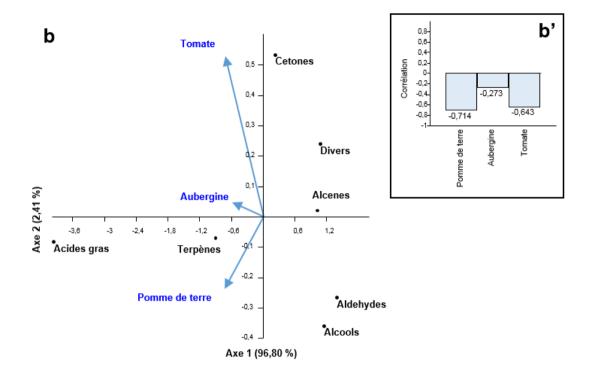


Figure V.18 : Projection des taux d'expression des familles chimiques de composés chimiques pour les échantillons foliaires infestés des trois plantes hôtes

Les Ratios calculés et représentés en Figure. V.19 montrent que les trois planteshôtes attaquées par des larves de T. absoluta expriment pareillement des importantes d'acide Hexanoïque, n-Hexadecanoïque et 9,12quantités Octadecadienoïque (Z, Z). En revanche, les autres Acides gras ont une expression nettement marquée chez la tomate (ie. acide borique, 3TMS derivative; acide α-Linolenique, TMS derivative, l'acide sorbique et 3-Hexenoïque acid, (E)) et de l'aubergine (9-Octadecenamide, (Z)). Les acides 2-Hexenoïque, Octanoïque, et Octadecanoïque sont respectivement préférentiellement exprimés dans les échantillons foliaires infestés de tomate, de pomme de terre et d'aubergine (Fig. V.19).

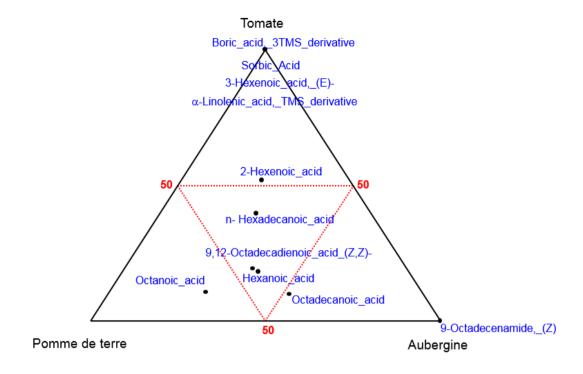


Figure V.19 : Ratio des acides gras par plante-hôte infestée

Le test Ternaire appliqué aux composés Terpéniques, famille chimique dont l'expression a été démontrée comme significative de l'état d'infestation des végétaux, montre que les trois plantes hôtes mobilisent pareillement des quantités importantes d' α-Cymene, de D-Limonene et de Caryophyllene. En revanche, trois composés chimiques Terpéniques sont spécifiques à la tomate attaquée [le Farnesol (E), methyl ether, le trans-Geranylgeraniol et l'Eugenol)] (Fig.V.20). Le Caryophyllene oxide, le Camphene et le Terpinolene sont exprimés dans les échantillons foliaires des trois plantes mais préférentiellement de tomate, de pomme de terre et de l'aubergine, respectivement (Fig.V.20).

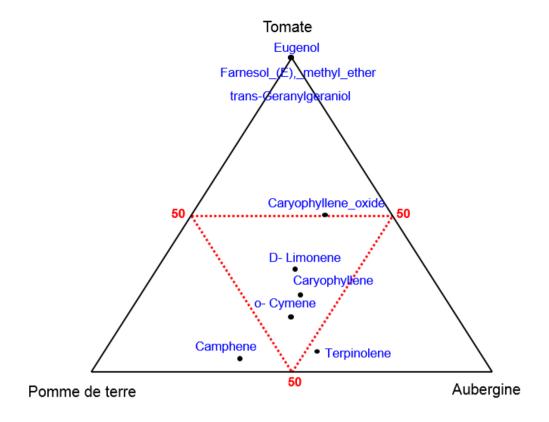


Figure V.20 : Ratio des Terpènes par plante-hôte infestée

Chapitre VI DISCUSSION GENERALE

Dans les écosystèmes naturels, les plantes et les insectes interagissent en permanence d'une manière complexe, les plantes fournissent un abri, un site de ponte et de la nourriture aux insectes lesquels participent à la pollinisation ou à la défense des plantes [307]. D'autres insectes se nourrissent directement des organes sensibles des plantes, réduisant leur capacité à se reproduire. Les interactions plante-insecte forment des systèmes dynamiques. Afin de réduire l'impact des attaques d'insectes phytophages, les plantes ont développé de nombreux mécanismes de défense, incluant par exemple des barrières physiques et des défenses chimiques (synthèse de substances volatiles et autres métabolites secondaires). Ces interactions constituent un bel exemple de coévolution [308 et 309]. L'interaction T. absoluta-Solanacées menée dans ce manuscrit se basant sur une diversité d'approche disciplinaire dont la systématique, la biologie allant jusqu'à la biologie moléculaire a fait ressortir des résultats qui seront discutés dans cette partie.

VI.1. Validation de l'identité spécifique des insectes étudiés : approche intégrative chez l'espèce *T. absoluta*

Lorsqu'une étude s'appuie sur l'échantillonnage et/ou l'observation de nombreux spécimens issus du terrain, il est primordial de s'assurer que les critères d'identification spécifique utilisés en routine sont bien fiables et diagnostiques. Pour ce faire, il est crucial de valider cette identification faite de visu par des approches intégratives basées des critères complémentaires sur reconnus diagnostiques pour l'espèce. Ainsi, quelques spécimens collectés sur la station de Staouéli, site de toutes les expériences et des résultats inhérents, ont fait l'objet d'une approche intégrative combinant l'étude 1) de caractères morphologiques reconnus diagnostiques chez les Lépidoptères à savoir relatifs aux Genitalia mâles [310] et 2) d'un marqueur moléculaire mitochondrial de type Barcode (« DNA-Barcoding ») pertinent au niveau inter- et parfois intra-spécifique [298].

Ainsi, l'observation morphologique des *Genitalia* mâles et leur comparaison à celles de spécimens de référence mis en collection au CBGP, ont démontré que les quatre pièces de l'appareil reproducteur (i.e. gnathos, valves, vinculum, édéage) observées assignaient les spécimens collectés à des individus de l'espèce *T. absoluta*. Ces quatre caractères morphologiques ont déjà montré leur pouvoir diagnostic au sein des Lépidoptères notamment pour la teigne de la pomme de terre (*Phthorimaea operculella* Zeller), autre Gelechiidae. Le fait qu'ils ne présentent pas de variations morphologiques (ie. non plasticité du caractère chez les individus d'une même espèce) avec les plantes-hôtes en font des critères discriminants au niveau interspécifique [311; 312; 313 et 314].

L'approche moléculaire de type Barcode (« *DNA-Barcoding* ») suivie sur les mêmes spécimens a donné lieu à 4 séquences (*ie.* mitotype de 583pb) présentant une identité nucléotidique de 99.5% à 100% avec de multiples séquences homologues dérivant de spécimens de *T. absoluta* [Genbank et Bold (BIN : AAJ8033)].

L'approche intégrative combinant 4 pièces des *Genitalia* mâles et un fragment d'ADN mitochondrial (mtCOI) valide l'identification faite de *visu* sur le terrain et confirme l'identité spécifique des spécimens supports de notre étude, à savoir *T. absoluta*.

Par contre, il est à noter que les séquences nucléotidiques dérivant des 4 spécimens de Staouéli sont à 100% identiques avec la quasi-totalité des séquences dérivant de spécimens du monde entier qu'ils soient originaires d'Amérique, d'Afrique, d'Europe ou d'Asie]. Ainsi, un seul mitotype (ie. haplotype mitochondrial) de *T. absoluta* aurait envahi le monde entier. La quasi absence de diversité génétique au sein de l'espèce *T. absoluta* déjà décrite dans de nombreux travaux [315; 316 et 317] souligne que si cette approche Barcode est fiable pour identifier l'espèce *T. absoluta* elle n'est pas adaptée à la recherche de diversité génétique au sein de cette espèce. D'autres marqueurs plus informatifs seraient nécessaires pour par exemple caractériser la diversité et la structure génétique des populations de *T. absoluta* à l'échelle du pays.

VI.2. Dynamique des populations et des infestations de *T. absoluta* sur trois Solanacées : rôle des plantes-hôtes

Les effectifs des populations d'insectes phytophages fluctuent en fonction du temps et de l'espace sous l'influence de divers facteurs, la disponibilité en ressources alimentaires et de ponte, le stade phénologique des plantes-hôtes, l'espèce hôte, etc. [318; 319 et 320]. Ces facteurs peuvent aussi influencer la structuration d'âge des populations, la distribution des effectifs dans l'espace et le temps et dans le cadre d'insectes ravageurs des cultures le niveau de dégâts qu'ils occasionnent sur les végétaux, aussi bien sur les espèces de plantes privilégiées que sur les plantes dites secondaires attaquées lorsque la culture préférée est absente ou devient moins avantageuse (eg. trop de compétition pour les ressources) [321]. Pour l'espèce T. absoluta, espèce attaquant préférentiellement les Solanacées, la tomate est décrite comme étant l'espèce hôte préférentiellement attaquée [244]. En Algérie, la tomate est cultivée durant toute l'année mais d'autres plantes-hôtes sont également disponibles sur des périodes courtes et irrégulières [322] dans des systèmes de mono- ou pluri-cultures, en rotation saisonnière ou non.

Sur la station expérimentale de Staouéli, la conduite simultanée de monocultures de tomate et d'aubergine sous serres et de pomme de terre en plein champ a montré que les effectifs de larves sur végétal et d'adultes mâles piégés sont significativement supérieurs sur tomate et que les populations apparaissent en premier lieu dans la serre de tomate avant d'être observées sur pomme de terre et aubergine. Tout d'abord, cette abondance maximale de tous les stades de développement de *T. absoluta* sur cette plante, malgré la présence locale d'autres plantes-hôtes, est observée durant les deux années d'étude. Pourquoi les femelles de T. absoluta viennent préférentiellement pondre sur la tomate ? Selon l'hypothèse de préférence-performance [323 et 324], les préférences des femelles sont positivement corrélées à la fitness de l'espèce c'est-à-dire qu'elles favorisent le développement optimal et la meilleure survie de la progéniture surtout quand celle-ci est peu mobile. Chez *T. absoluta*, des travaux ont montré que les choix de ponte des femelles sur les plantes-hôtes (cultivées et adventices) mises à disposition étaient adaptatifs [325; 326 et 173]. Dans ces études, le temps de développement des stades juvéniles, la longévité des adultes correspondants et la fécondité des femelles

se sont avérés supérieurs sur tomate par rapport à la pomme de terre [327]. Les performances des juvéniles (durée de développement plus courte et meilleure survie des œufs et larves) et des adultes (longévité) de plusieurs populations de *T. absoluta* furent supérieures sur tomate par comparaison avec celles sur pomme de terre [327 et 173], et sur aubergine et très loin derrière sur d'autres Solanacées [173]. Par contre, une étude de préférence de ponte de populations de *T. absoluta* collectées en Turquie a montré que l'aubergine pouvait être préférée à la tomate [328] suggérant que certains facteurs supplémentaires peuvent affecter cette préférence (eg. les cultivars, l'origine des populations de *T. absoluta*, etc.).

Toutefois, parmi les Solanacées et d'autres familles botaniques [329 et 330], la pomme de terre et l'aubergine paraissent des plantes-hôtes alternatives acceptables [329] mais n'offrant pas les mêmes chances de développement et de survie à la progéniture de *T. absoluta*, surtout aux stades larvaires que la tomate. La préférence répétée des femelles *T. absoluta* pour la tomate, mise en évidence dans notre étude au travers des abondances larvaires, semble refléter un choix optimal et est conforme aux prédictions de l'hypothèse de préférence-performance. L'attraction et la ponte des femelles de *T. absoluta* est médiée par la signature volatile de ses plantes-hôtes. Les substances émises par les feuilles leur fournissent des informations capitales sur l'adéquation de la plante en termes de substrat de développement pour sa progéniture et leur permettent d'orienter leur vol [331]. L'effectif supérieur de mâles capturés par piège à phéromones sexuelles en serre de tomate pourrait refléter la plus grande attraction des femelles sur ce site et par voie de fait celle des mâles et la plus grande émergence d'adultes mâles et femelles du fait que les performances de développement sont meilleures sur tomate.

Ensuite, l'apparition des larves et les adultes dans les diverses cultures est significativement décalée dans le temps : ils apparaissent progressivement dans la serre de tomate, approximativement 25 jours avant d'être observés en champ de pomme de terre et quelques jours après en serre d'aubergine suggérant une attractivité supérieure de *T. absoluta* pour la tomate.

L'activité des stades larvaires sur les feuilles et le vol des adultes de *Tuta absoluta* dans la serre de tomate est notable dès le début de la plantation (0.1-4.9% /Janvier). Il est difficile de dire d'où provenaient les femelles ayant donné lieu à ces larves ainsi que les mâles piégés cependant deux hypothèses non exclusives peuvent être avancées. En l'absence de leur(s) plante(s) hôte(s) privilégiée(s), il a été démontré que les adultes de *T. absoluta* se dispersent dans leur environnement proche à la recherche d'hôtes alternatifs, comme la Morelle noire (*Solanum nigrum L..*) herbacée annuelle commensale des cultures ou d'autres solanacées sauvages [332] capables de supporter leur développement. Ensuite, lorsque la ressource préférée redevient disponible, les adultes reviennent s'y accoupler et les femelles y pondre [333]. L'autre possibilité est qu'une population résiduelle ait été maintenue dans le sol (*eg.* les chrysalides) et/ou dans les vestiges de plants non retirés après la précédente récolte de tomate servant ainsi de foyer pour une nouvelle génération de *T. absoluta*.

Il est recommandé aux producteurs de plantes maraîchères de détruire les plants après une récolte mais faute de main d'œuvre notamment dans le site d'étude, seul un arrachage est effectué et les débris des plantes ne sont pas évacués et/ou brûlés. Ils restent sur le site de production à proximité des parcelles de la prochaine plantation permettant le maintien d'une petite population de *T. absoluta* dans la zone [333]. Dans le cas de nos deux campagnes d'étude, ce mode de ré-infestation est de ce fait fort probable. Dans une zone maraîchère où d'autres cultures sont produites, la tomate première culture attaquée, peut également servir de foyer d'infestation pour les autres plantes-hôtes même secondaires cultivées à proximité [204]. Sur la station d'étude, les structures expérimentales de production des trois Solanacées (serre de tomate et d'aubergine, parcelle de pomme de terre) sont distantes d'environ 1km, distance que peuvent parcourir les adultes soit passivement à la faveur des vents soit activement. Des observations en plein champ témoignent de cette capacité de dispersion active des adultes : à partir d'un point de lâcher, en volant, les adultes ont parcouru 250 mètres en 2 heures et 400 mètres en une nuit [334]. La dispersion des adultes de *T. absoluta* des plants de tomate vers d'autres plantes hôtes peut avoir plusieurs origines; (i) lorsque la saison de production de tomate est terminée, la dispersion permet le maintien des populations de T. absoluta dans la zone [334] (ii) lors de niveaux d'infestations trop élevés, la dispersion permet de limiter la surexploitation des ressources et la compétition entre les phytophages. Le principe d'exclusion compétitive qui consiste à partager les ressources dans le temps et/ou l'espace pour éviter les interactions intra- et interspécifiques a été mis en avant dans de nombreuses études pour expliquer le schéma de distribution et de déplacement de populations [335]. A notre connaissance, une seule étude a mis en évidence la relation existant entre le facteur densité de conspécifiques et la dispersion chez l'espèce *T. absoluta* [321], mais la dynamique d'abondance observée sur les trois plantes au fil de la période de culture pourrait en partie relever de ce principe d'exclusion compétitive.

En effet, dans notre étude, la dynamique des populations de larves et d'adultes de *T. absoluta* suit un schéma un peu différent selon la plante-hôte. En plus d'un décalage temporel dans l'installation primaire des populations dans les divers systèmes de cultures (ie. tomate → pomme de terre → aubergine), la courbe d'abondance présente une allure différente à savoir des abondances étalées sur 6 mois et progressives avec un plateau modéré [20-39.9%] de 3 mois sur tomate et des abondances plus restreintes dans le temps (ie. 4 mois) avec des pics d'abondance ([40-100%] en Avril et/ou Mai) sur aubergine et pomme de terre. Ces schémas d'abondance observés les deux années consécutives pourraient aussi traduire l'augmentation globale des effectifs de l'espèce et la dispersion des adultes de la tomate vers la pomme de terre et l'aubergine en Avril/Mai pour limiter la compétition intraspécifique.

Enfin, notre étude montre que les infestations de la tomate par *T. absoluta* semblent être structurées au sein du plant. D'une manière globale, les étages foliaires basaux sont significativement plus infestés (22%-28 %) que les étages intermédiaires (8%-10%) et surtout apicaux (moins de 3%). Les niveaux d'infestations larvaires suivent le gradient de croissance des organes nourriciers. Il a été montré que lorsque les feuilles basales des plants deviennent de plus en plus sénescentes, les mines de *T. absoluta* ont tendance à être davantage concentrées/observées sur les feuilles de l'étage moyen que sur celui de l'étage apical [336 ; 337 et 338]. Cela pourrait refléter la croissance du végétal et la progression conjointe des feuilles infestées.

Cette répartition par étage foliaire des stades larvaires de *T. absoluta* a déjà été signalée sur d'autres variétés de tomate notamment utilisées en Algérie [339 et 340] telles que les variétés « Doucen » et « Zahra » [338], la variété « Agora » à El Affroun (sublittoral algérois) [215], les variétés Susan, TOP 48, à Staouéli et Cheraga (littoral algérois) [341]. Elle semble suivre la croissance/développement phénologique de la plante ainsi que les variations qualitatives et quantitatives des différents organes végétatifs, en particulier celles du feuillage nourricier qui constitue le facteur décisif et essentiel des fluctuations d'effectifs dans l'espace et le temps [340]. En effet, sur une espèce végétale, le développement complet de l'insecte, sa survie et sa croissance à tous les stades, puis sa reproduction ultérieure dépendent de son lieu d'alimentation qui doit lui fournir une diète optimale pour assurer son cycle vital [342]. Le choix de ponte des femelles doit optimiser la *fitness* de la progéniture [343].

Cependant, les larves sont confrontées à une source de nourriture instable dans le temps : des changements physico-chimiques s'opèrent dans la plante-hôte au cours de son développement, pour une espèce phytophage, ces changements impliquent une variation dans la qualité de sa nourriture [344] et une nécessité de réponse. En général, plus le développement de la plante avance, plus la qualité de la ressource diminue [345 et 346]. Dans le cas d'une déficience quantitative, lorsque les larves ont épuisé tout le feuillage disponible, la pénurie absolue est précédée d'une phase de pénurie relative où les larves sont sous-alimentées, elles migrent alors vers les jeunes feuilles. Par contre, en situation de déficience qualitative, les larves s'alimentent sur le feuillage ancien jusqu'à son épuisement total.

Au niveau d'une culture entière, ces variations qualitatives et quantitatives nutritionnels associées à la phénologie de la plante-hôte peuvent influencer la densité des insectes sur une période donnée et leur dispersion d'une plante-vers une autre. Ainsi, lorsque l'infestation commence peu de temps après la plantation des plants de tomate, le pic d'occurrence peut se produire pendant la phase de floraison [347]. Quand la sénescence commence, en raison de changements nutritionnels, chimiques et structurels, l'insecte peut quitter le plant de tomate à la recherche d'un autre hôte [348 et 349].

VI.3. Variations thermiques et précipitations : quelle(s) influence(s) sur la dynamique des populations de T. absoluta ?

Les variations thermiques et d'humidité, d'un jour à l'autre, d'un mois à l'autre, d'une année sur l'autre sont la norme dans tous les environnements et celles-ci exercent leur pression sur les organismes vivants, les végétaux et les animaux, les poussant à « répondre » significativement ou non.

Les variations thermiques affectent pratiquement toutes les fonctions biologiques, au sens large, des espèces ectothermes. Ainsi, elles peuvent agir sur les paramètres démographiques et la dynamique des populations des insectes ravageurs des cultures tels que la mineuse de *T. absoluta*. Mieux préciser leurs effets dans les conditions locales peut aider par exemple à prédire la période d'installation et les niveaux d'abondance relative de ce ravageur et ainsi représente un des pré-requis nécessaires au développement de stratégies de surveillance et de contrôle ciblées pour la lutte intégrée contre ce ravageur en Algérie.

Dans notre étude, les effectifs de *T. absoluta* (adultes, stades larvaires) fluctuent au cours de la période de production des trois cultures de Solanacées. Une corrélation forte entre température moyenne maximale et abondance globale a été statistiquement montrée. Ainsi, les pics populationnels apparaissent durant la période sèche (peu de précipitations, températures élevées) à savoir mi-Avril dans la culture de tomate, fin Mai dans le champ de pomme de terre et début Juin sur la culture d'aubergine et les abondances sont globalement d'autant plus élevées que les températures moyennes sont élevées. Ce schéma est le même lors des deux années successives.

Cette relation entre variations thermiques maximales et effectif maximal est néanmoins moins marquée pour les populations de *T. absoluta* sur pomme de terre indiquant qu'en plein champ, plus que sous serre, d'autres facteurs peuvent significativement agir sur les abondances de tous les stades et sur le vol des adultes. Les contraintes environnementales abiotiques et biotiques (eg. parasitisme et prédation larvaires, etc.) sont effectivement nombreuses et moins contrôlées dans les conditions naturelles.

Cette relation moindre associée à la seule culture de plein champ et à tous les stades de développement de *T. absoluta* soulève la question du rôle indirecte des structures de cultures (serre protégée *versus* plein champ) dans ce résultat. A période équivalente, les températures moyennes régnant en extérieur sont supérieures d'approximativement 2°C à celles régnant sous serre. La pression de température exercée sur les insectes sur pomme de terre n'est donc pas la même que celle appliquée en cultures de tomate et aubergine. La question est de savoir si cette différence est suffisante ou voire même effectrice pour expliquer la corrélation faiblement significative entre les variations thermiques et les effectifs de *T. absoluta* en extérieur.

En effet, *T. absoluta* est très tolérant aux températures extrêmes et à des humidités relatives faibles et peut survivre dans les régions arides / semi-arides [191 ; 350 ; 351 ; 322 ; 352 et 353] questionnant sur l'effet réel de cette différence moyenne de quelques degrés sur les populations de *T. absoluta* déjà probablement acclimatées aux températures élevées présentes en Algérie. Cette question de l'importance relative des variations de températures par rapport à d'autres facteurs potentiels demeure donc ouverte eu égard aux divers environnements de cultures. L'influence des fluctuations de températures sur la bio-démographie et de ce fait la dynamique des populations de *T. absoluta* a cependant été démontré pour des populations d'origine géographiques variées et de larges gammes de températures [350 ; 351 et 354].

Pour illustrer, au Brésil, Krechemer et Foerster [192] ont montré que les températures affectaient significativement l'abondance de la mineuse de la tomate; en région méditerranéenne, d'autres études ont mis en évidence une relation positive entre niveau de population et température [197; 333; 355: 356 et 357], avec une croissance parfois exponentielle et incontrôlée des populations pendant les mois les plus chauds [333 et 355]. Dans certaines régions où la tomate est cultivée toute l'année, le pic de population du ravageur se produit en hiver [en zone tropicale [358; 347 et 359].

Même si la température est un facteur majeur dans la dynamique générale des populations de *T. absoluta*, il ne faut pas oublier qu'il n'est pas seul. La pluie bien que de moindre importance chez des organismes ectothermes tels que des insectes, peut être un facteur limitant dans l'occurrence et les niveaux de population du ravageur, ce facteur, dans nos conditions expérimentales, semble montrer peu d'influence sur les abondances et les infestations.

Dans la présente étude, tous les paramètres de dynamique ont été estimés pour des populations de *T. absoluta* soit sous structures protégées (*ie.* les serres) soit de plein champ, par conséquent, pour des populations ayant subi des conditions de températures légèrement différentes (serres versus extérieur) mais de pluviométrie totalement contrastées. Seules les populations en champ de pomme de terre ont été soumises aux effets in/directes possibles des précipitations. L'impact négatif des précipitations sur les populations de micro-lépidoptères ravageurs, comme P. xylostella [360] et T. absoluta [358] a été démontré. Pour T. absoluta, les précipitations et leur régime impactent aussi bien les stades œufs que larvaires [358] et représentent un facteur limitant dans l'occurrence et la croissance de ses populations [358; 361 et 359]. Qu'en est-il dans notre étude? Dans la zone d'étude, l'année 2016 s'est caractérisée par des précipitations globalement plus faibles et tardives qu'en 2015 avec des maxima moyens mensuels de 50 mm en Février 2015 et de 20 mm début Mars 2016. Les plages temporelles d'infestation tant de l'aubergine sous serre que de la pomme de terre apparaissent tous les deux après ces « pics » tous relatifs de précipitations mais à des niveaux plus élevés sur aubergine que sur la pomme de terre. Cela signifie que si l'impact des précipitations existe il est plutôt de l'ordre quantitatif (effectif plus faible) que qualitatif car l'installation primaire des stades larves et adultes est apparente. Dans ces conditions, pendant la saison des pluies, les plantes-hôtes cultivées sous serres peuvent servir d'hôte alternatif ou réservoir majeur pour les populations « dispersantes » de la tomate et/ou résiduelles du ravageur.

La disponibilité de plantes-hôtes primaires et secondaires, et de conditions globalement convenables, sans être forcément optimales, permettent la croissance

et le maintien de populations dans bon nombre de pays même aux conditions climatiques difficiles [322].

Dans notre étude, la détermination de la dynamique d'installation et de croissance des populations de *T. absoluta* en fonction des cultures combinées à l'importance relative des variations de températures maximales relevées permet néanmoins de prévoir dans le temps les infestations et de les prévenir.

VI.4. Métabolites secondaires émis par les plantes hôtes de *T. absoluta*

Les plantes sont des banques riches de diverses molécules chimiques, elles comprennent une multitude de molécules chimiques qualitativement quantitativement différentes qui, même sans « aucune » stimulation les libèrent dans leur atmosphère environnante. Ces molécules chimiques sont principalement volatiles et elles jouent un rôle important dans les interactions plante-plante, planteinsecte et dans le comportement de ces derniers [362]. La libération de ces composés organiques volatils peut agir comme des signaux / indices utilisés par les phytophages pour sélectionner une plante pour la ponte, l'alimentation ou la reproduction. Ces « bouquets d'odeurs » sont constitués de mélanges complexes de molécules chimiques et volatiles produites par différentes voies de biosynthèse des plantes. La composition du mélange est spécifique de l'espèce végétale et varie qualitativement et quantitativement selon la plante et le ravageur [363].

Au cours de notre étude, l'espèce *T. absoluta* a montré une « préférence » pour la tomate par rapport aux deux autres solanacées; attractivité et/ou préférence caractérisée(s) par des effectifs plus abondants et précoces des diverses formes biologiques de *T. absoluta* sur cette plante-hôte qui *a priori* procurerait une meilleure *fitness* à l'espèce [325; 326 et 173]. Cette attractivité est médiée par un ensemble de molécules du végétal, des métabolites secondaires informatifs, intervenant dans la sélection de la plante-hôte par la femelle *T. absoluta* pour y pondre ses œufs et nourrir les stades larvaires qui en découlent.

Nous avons cherché à caractériser les composés chimiques des feuilles attaquées et non-attaquées par des stades larvaires de *T. absoluta* des trois plantes-hôtes à savoir la tomate (*Solanum lycopersicum* L.), aubergine (*Solanum melongena* L.), et la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). Ces composés identifiés appartiennent à diverses familles chimiques à savoir des aldéhydes, des alcools, des esters, des cétones, alcènes, acides gras, des acides organiques et les terpènes. La diversité des composés présents et leur importance relative s'avèrent varier selon l'espèce, l'état sanitaire des plants.

La tomate, la plante-hôte préférée par *T. absoluta*, contient une composition élevée de terpènes en termes de diversité et de proportion relative. Cette famille chimique connue pour être dominante dans les émissions biogéniques des feuillages et très impliquée dans les interactions plante-insectes pourrait intervenir dans la préférence observée de *T. absoluta* pour la tomate [364 et 365].

Msisi et *al.*, [366], ont montré que les femelles de *T. absoluta* s'orientent préférentiellement sur *Solanum lycopersicum* plutôt que sur d'autres Solanacées sauvages. Lors de la sélection de l'hôte, les femelles sont exposées à une variété d'indices, y compris les plantes volatiles, molécules chimiques de contact et signaux visuels liés aux caractéristiques morphologiques de la plante, qui aident à déterminer l'aptitude d'une plante hôte [367]. Les adultes mâles sont plutôt liés au choix des femelles car la plupart des lépidoptères mâles sont principalement attirés par les phéromones sexuelles femelles et présentent rarement un comportement adaptatif aux réponses aux volatils de la plante hôte [368].

En effet, nos résultats de l'interaction Plantes hôtes / T. absoluta avant infestation, nous a révélé un panel de molécules chimiques dont les terpènes sont constitués d'alpha. -Pinene, Camphene, alpha. -Phellandrene, o-Cymene D-Limonene, Terpinolene, caryophyllene, ainsi des caractérisations similaires ont été faites pour les plants de pommes de terre et l'aubergine. Les progrès récents de l'écologie chimique ont démontré que l'attraction et la ponte des femelles de T. absoluta sont attirés par la signature volatile de leur plante hôte. COV libérés, elles fournissent des

informations capitales aux femelles sur l'aptitude de la plante comme substrat larvaire [369].

Des études sur les odeurs de feuilles de tomate ont démontré que les molécules volatiles de la tomate comprennent principalement des composés terpénoïdes qui se déclenchent chez les femelles accouplées, elles suivent l'orientation du vent suivi d'un atterrissage sur la plante hôte puis d'une ponte [370]. Les volatils de tomate sont principalement constitués de monoterpènes comprenant l'a-pinène, le bpinène, l'a-phellandrène, le b-phellandrène, le d-2-carène, le d-3- carène, limonène, myrcène et sabinène, ainsi que le sesquiterpène (E) -b-caryophyllène [370]. Ainsi pour les plants de pommes de terre : les émissions volatiles de *S. tuberosum*, principalement à base de sesquiterpènes comme (E) -b-caryophyllène (E) -b-farnésène et germacrène-D, sont impliqués dans la sélection d'hôtes par les femelles *T. absoluta* [371].

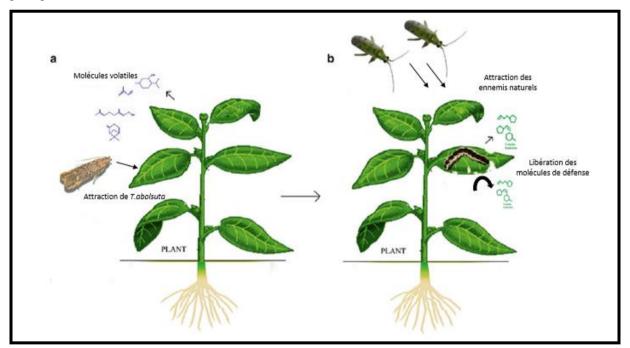


Figure VI: Attraction du ravageur et mission des molécules bioactives

(a): Plant sain; (b): Plant infesté

Nos résultats sont cohérents avec des études réalisées [366 et 370]. Malgré que les résultats avant infestation présentent une certaine similitude dans le criblage des molécules entre les plantes hôtes sauf que chaque plante hôte libère des composés chimiques quantitativement spécifiques à elle. Le fait que l'insecte ait pondu des

œufs sur chaque plante hôte suggère qu'une ou plusieurs combinaisons de composés volatils sont responsables de l'attraction et de la ponte, dont certains sont plus attractifs que d'autres.

Il est à noter que lors des infestations des plantes hôtes par *T. absoluta*, le profil chimique des plantes hôtes a été modifié. En effet chez la tomate, les taux d'expression des familles chimiques sont plus importants significativement chez les terpènes, les acides gras et les aldéhydes. Chez la pomme de terre, les résultats ont révélé une augmentation significative des taux d'expression chez les terpènes, les acides gras, alcools et aldéhydes. En revanche, les terpènes et les acides gras se sont les deux familles chimiques qui se sont exprimées significativement dans la défense de l'aubergine (Fig.VIb).

Les plantes synthétisent et libèrent une gamme de COV dérivés d'un ensemble diversifié de métabolites qui comprennent les acides aminés, les acides gras et les sucres [374]. Ces volatils ont une gamme de fonctions dans les interactions intra et inter-spécifiques, y compris celles entre les plantes et les insectes [372]. Immédiatement après les dommages causés par des insectes ravageurs comme *T. absoluta*, les plants présentent une émission accrue de métabolites volatils d'acides gras, qui sont le résultat de la dégradation des lipides par la voie de la lipoxygénase (LOX) [373]. La dégradation des membranes cellulaires végétales donne lieu à des acides linoléiques et / ou linoléniques, tous deux agissant sur la voie LOX pour former des composés volatils C5 et C6 [374]. De même, les composés volatils proviennent probablement des acides aminés à chaîne ramifiée tels que la valine, la leucine et isoleucine [375], ces molécules montrent une induction immédiate lors d'une infestation d'un insecte ravageur.

Les terpènes sont une grande partie des composés organiques dans de nombreuses espèces végétales, qui ont été signalés pour jouer un grand rôle sur l'écologie de pollinisateurs, prédateurs des plantes et ennemis naturels des phytophages (Fig.VIb) [376 et 377].

Les insectes provoquent des voies de défense dans les plantes [378]. L'émission des composés volatils est connue pour être principalement régulée par la voie octadécanoïde ou de transmission du signal acide jasmonique [379]. Les insectes tels que les aleurodes et les pucerons activent principalement la voie de signalisation salicylic acid [380]. Dans la présente étude, le niveau du Methyl salicylate, était plus élevé lorsque les plants de tomates étaient infestés par *T. absoluta*. La biosynthèse du Methyl salicylate peut être induite en aval de la cascade JA après attaque [381 et 382].

Notre étude met en évidence l'induction différentielle chez les plantes hôtes de T. absoluta ; nos résultats montrent que la tomate a émis des quantités importantes d' α -Cymene, de D-Limonene et de Caryophyllene après infestation. De plus, les composés chimiques induits, ayant marqués exclusivement la tomate sont pour les terpènes (le Farnesol (E), methyl ether, le trans-Geranylgeraniol et l'Eugenol) ainsi que le 2-tridecanone dans la famille des cétones et le (E)-Stilbene chez les autres familles chimiques.

Silva et *al.* [382] révèlent que les composés les plus abondants trouvés dans les feuilles de tomates infestées d'œufs et de larves de *T. absoluta* sont le salicylate de méthyle, le β-phellandrène, le limonène, α-pinène, 2-carène et α-phellandrène. Néanmoins, il n'est pas rare de trouver des variations dans les résultats des études actuelles et antérieures concernant la quantité de composés trouvés dans les plants de tomates [115 et 383]. De telles différences dans les mélanges émis peuvent être expliquées par la méthode d'extraction, l'âge de la plante et le cultivar, l'abondance des populations d'insecte ravageur et les conditions environnementales [114].

Des études [384 ; 385 ; 250 ; 251] ont montré que les trichomes glandulaires de la tomate sauvage contiennent de nombreux sesquiterpènes, y compris le caryophyllène, le curcumène, l'élémène, l'humulène, et le zingiberène, qui jouent un rôle dans la résistance de la tomate contre la chenille légionnaire de la betterave et la mouche blanche. D'autres travaux ont signalé des molécules contre la mineuse de la tomate comme 2-tridécanone, 2-undecanone et le zingiberène, ce dernier n'a

pas été retrouvé dans notre étude. De plus, nous n'avons pas trouvé le carène qui était systématiquement signalé dans des plants de tomates [115 ; 386 ; 387 et 388].

En outre, nos résultats n'ont pas observé une induction de nouvelles molécules chez la pomme de terre et l'aubergine, sauf une augmentation prononcée des taux d'expression des aldéhydes et alcools, la faible abondance larvaire des populations des *T. absoluta* à la Pomme de terre qui pourrait être attribuée à la présence d'une composition élevée des molécules volatils comprenant (E) -3-hexén-1-ol, (E) -2-hexénal, (E) -2-hexén-1-ol. Ce sont des substances volatiles qui auraient été utilisées par les plantes à des fins diverses, y compris la défense après avoir été soumis au stress, aux attaques d'insectes [389]. Il a été rapporté que ces composés sont des signaux importants pour protéger les plantes en repoussant les phytophages et les agents pathogènes qui jouent un rôle dans la tritrophie en attirant des ennemis naturels (Fig.IVb) [390]. Nos résultats rejoignent les travaux d'autres auteurs qui indiquent que les alcools, aldéhydes et esters jouent un rôle dans la défense des plantes [391 et 392].

CONCLUSION GENERALE

Au terme de ce travail qui s'est intéressé à la dynamique générale des populations de *T. absoluta*, aux dépens de trois de ses plantes hôtes et aux métabolites secondaires émis par les plantes suite à l'infestation de *T. absoluta*, nous avons pu dégager certains résultats directement applicables dans le cadre de la lutte.

L'étude de la dynamique générale des populations de la mineuse a fait ressortir que la tomate, est la plante-hôte principale de *T. absoluta*: les stades larvaires y sont présents durant toute l'année et avant d'être observés sur les autres espèces de solanacées étudiées, avec des pourcentages d'activité mensuelle plus importants de Mars à Mai. La tomate joue de ce fait le rôle d'un foyer d'infestation permanent et précoce pour d'autres plantes-hôtes. Les cultures de pomme de terre et d'aubergine sont des hôtes secondaires pouvant jouer un rôle dans le maintien et la propagation du ravageur durant toute l'année. L'activité des formes larvaires y est visible dès le mois de Mars et augmente jusqu'en Mai où elle présente un pic pour les cultures de pomme de terre et aubergine. De ce fait, une vigilance accrue au niveau des cultures de tomate est indispensable pour maintenir les infestions des cultures de solanacées en dessous d'un seuil de nuisibilité économiquement acceptable dans toute la zone maraîchère.

Dans le cadre d'une stratégie de protection intégrée dans les agrosystèmes, la connaissance des périodes d'installation primaire et des pics populationnels de *T. absoluta* dans les cultures hôtes, nous permet de surveiller et anticiper de possibles dégâts et de mieux cibler les lâchers d'ennemis naturels contre l'apparition des premiers stades larvaires de *T. absoluta*.

L'influence des variations de température sur la dynamique générale des populations de *T. absoluta* démontrée par notre étude et bien d'autres, pose la question de l'évolution de son impact dans le cadre du changement climatique à venir.

Notre étude a montré un rôle majeur des variations thermiques maximales sur la dynamique des populations d'adultes et de larves de *T. absoluta*. Les effectifs sont

d'autant plus importants que les températures le sont aussi. Les pics d'abondance des stades larvaires et des adultes dans toutes les cultures sont observés durant la saison sèche.

À des fins appliquées, il serait intéressant de se concentrer sur les efforts de gestion des populations pendant la saison des pluies, pour éviter la recrudescence des populations pendant la saison sèche.

En outre, cette étude était centrée sur l'identification des molécules potentiellement bio-actives émanant de trois plantes hôtes de *T. absoluta à* savoir tomate, aubergine et pomme de terre dans des conditions naturelles, nos résultats ont révélé que les plantes hôtes émettent une cascade de molécules quantitativement qualitativement différentes d'une plante hôte à une autre. Dans les échantillons foliaires de tomate attaqués par des larves de T. absoluta, les taux d'expression de composés chimiques ont été plus élevés parmi les familles des terpènes, des acides gras, des cétones puis des aldéhydes. Trois composés chimiques Terpéniques ne sont présents que dans les feuilles attaquées [Farnesol (E), methyl ether ; le trans-Geranylgeraniol et l'Eugenol) et un composé de la famille des cétones le (2tridecanone) et un autre composé le (E)-Stilbene. Il est intéressant de noter que parmi ces composés volatils caractéristiques des émissions de plants de tomates attaqués ou/et sains certains sont connus pour leurs propriétés toxiques contre certains arthropodes. Par exemple le Farnesol, un sesquiterpène, est utilisé dans la fabrication de pesticide biologique contre les acariens, il affecte significativement différents aspects du développement, de la croissance et de la survie des larves de Spodoptera littoralis (Boisduval) (Lepidoptera, Noctuidae), l'espèce est notamment connue pour les dégâts induits à de nombreuses plantes cultivées, notamment les légumineuses et les plantes du genre Gossypium (eg. coton).

Par contre, au niveau de la pomme de terre et de la culture d'aubergine, les différences de composition chimique entre échantillons attaqués et non attaqués n'est pas d'ordre qualitatif mais quantitatif. En effet, aucun nouveau composé n'est induit par l'action de consommation du végétal par les larves mais des variations d'importance relative sont observées. En effet, l'augmentation des taux d'expression

des composés parmi les familles des acides gras, des terpènes (une expression importante d' α -Cymene, de D-Limonene et de Caryophyllene) est particulièrement significative. Ces composés s'expriment également chez la tomate quel que soit l'état phytosanitaire du végétal.

Puisque la tomate est plus attaquée que ces deux plantes hôtes, est ce que l'induction de certains composés ne se ferait pas qu'à partir d'une certaine densité d'insectes ?

Cette étude chimique est un premier pas vers l'étude du rôle de certains métabolites secondaires impliqués dans des comportements des insectes et utiles dans la gestion des populations.

Dans le but de compléter ce travail, Il serait intéressant *i*) de poursuivre les travaux sur les extractions de volatils de plantes pour faire des pesticides biologiques, *ii*) développer des cultivars qui produiraient des composés insecticides ou insectifuges contre les phytophages, *iii*) Faire des tests comportementaux et de l'électrophysiologie en laboratoire pour tester ces composés en conditions contrôlées et mieux inférer leurs rôles sur le ravageur *T. absoluta* et ses ennemis naturels.

APPENDICE A: Les principaux bio-agresseurs de la tomate, de la pomme de terre et de l'aubergine [151 et 152].

Les plantes	Tomate	Pomme de terre	Aubergine
Les bioagresseurs	This talks	The first of the second	The following
	Thrips tabaci	Thrips tabaci	Thrips tabaci
	Frankliniella occidentalis	Myzus persicae	Myzus persicae
	Bemisia tabaci	Aphis gossypii	Aphis gossypii
	Trialeurodes vaporariorum	Myzus persicae	Myzus persicae
	Liriomyza trifolii	Aphis fabae	Aphis fabae
Les insectes	Liriomyza bryoniae	Tuta absoluta	Tuta absoluta
	Macrosiphum euphorbiae	Spodoptera exigua	Spodoptera exigua
	Myzus persicae		
	Aphis gossypii		
	Tuta absoluta		
	Spodoptera exigua		
Les acariens	Tetranychus urticae	Tetranychus urticae	
	Alternaria solani	Alternaria solani	Altemaria solani
	Leveillula taurica	Botrytis cinerea	Phytophthora infestans
	Phytophthora infestans	Fusarium solani var. coeruleum	Rhizoctonia solani
Les champignons	Botrytis cinerea	Fusarium sp.	Pythium sp
Los champignons	Pythium sp	Phytophthora infestans	Verticillium dalhiae
	Fusarium oxysporum	Rhizoctonia solani	
	Verticillium dahlie	Sclerotinia sclerotiorum	
		Verticillium dalhiae	
Les bactéries	Clavibacter michiganensis	Clavibacter michiganensis	Erwinia carotovora subsp. carotovora

	Pseudomonas syringae pv. tomato	Ralstonia solanacearum	
	Pseudomonas corrugata	Streptomyces scabiei	
	Xanthomonas spp.		
	Rhizobium radiobacter		
	Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV)	Pepino mosaic virus (PepMV)	Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV)
	Tobacco mosaic virus (TMV)	Cucumber mosaic virus (CMV)	Tobacco mosaic virus (TMV)
	Potato virus Y (PVY)	Potato aucuba mosaic virus (PAMV)	Potato virus Y (PVY)
	Cucumber mosaic virus (CMV)	Potato leaf roll virus (PLRV)	Cucumber mosaic virus (CMV)
	Tomato spotted wilt virus (TSWV)	Potato virus A (PVA)	Tomato spotted wilt virus (TSWV)
Les virus		Potato mop-top virus (PMTV)	
		Potato virus M (PVM)	
		Potato virus S (PVS)	
		Potato virus X PVX)	
		Potato virus V (PVV)	
		Potato virus Y (PVY)	
		Tomato mosaic virus (ToMV)	
		Tomato spotted wilt virus (TSWV)	
	Meloidogyne sp.	Pratylenchus sp.	Meloidogyne sp.
	Pratylenchus sp.	Meloidogyne sp.	Pratylenchus sp.
Les Nématodes		Globodera rostochiensis	
Les nemaioues		Ditylenchus destructor	
		Ditylenchus dipsacii	

APPENDICE B : Prédateurs associés à *T. absoluta* en Amérique du Sud (SA), en Europe (E) et dans le bassin méditerranéen (M).

Ordre	Famille	Espèce	Stade(s) ciblé(s)	Zone	Référence
Araneae	Lycosidae	Tanimlanmamis sp.	Larves	М	[254]
Araneae	Thomisidae	Misumenops pallidus	Larves, nymphes	SA	[393]
	Pyemotidae	Pyemotes sp.	Larves, nymphes, adultes	SA	[394]
Acari	Phytoseiidae	Amblyseius cucumeris	Œufs, jeunes larves	Е	[255]
		Amblyseius swirskii	Œufs, jeunes larves	Е	[255]
Dermaptera	Labiduridae	Doru lineare (Eschscholtz)	Œufs	SA	[167]
Thysanoptera	Aeolothripidae	Franklinothrips vespiformis (Œufs	SA	[167]
	Thripidae	Scolothrips sexmaculatus	Œufs	SA	[395]
Hemiptera	Anthocoridae	Amphiareus constrictus (Stål)		SA	[396]
		Blaptostethus pallescens		SA	[397]
		Lasiochilus sp.	Nymphes, jeunes larves	SA	[398]
		Orius sp.	Œufs, jeunes larves,	SA/M	[399 ; 400 et
			nymphes		401]
		Orius albidipennis		М	[402]
		Orius insidiosus (Say)	Œufs, larves	SA	[167 et 403]
		Orius laevigatus (Fieber)	Œufs, jeunes larves	Е	[404 et 267]
		Orius majusculus (Reuter)	Œufs, jeunes larves	Е	[267]
		Orius tristicolor (White)		SA	[395 et 396]
		Xylocoris sp	Œufs, jeunes larves, nymphes	SA	[397 et 167]

Nabidae	Nabis pseudoferus ibericus	Œufs, jeunes larves	Е	[405 et 255]
	Nabis sp p .	Œufs, jeunes larves	SA/M/E	[406]
Miridae	Annona bimaculata (Distant)	Œufs, jeunes larves	SA	[397]
	Campyloneuropsis infumatus (Carvalho)	Œufs, larves	SA	[407 ; 408 et 409]
	Dicyphus errans (Wolff)	Œufs, jeunes larves	E/M	[286 et 410]
	Dicyphus maroccanus (Wagner)	Œufs, jeunes larves	Е	[411 et [412]
	Dicyphus sp.	Œufs, jeunes larves	Е	[400]
	Dicyphus tamaninii (Wagner)	Œufs, jeunes larves	М	[413]
	Hyaliodocoris insignis (Stål)	Œufs, larves	SA	[397]
	Macrolophus basicornis (Stål)	Œufs, jeunes larves	SA	[407 et 409]
	Macrolophus pygmaeus	Œufs, jeunes larves	SA	[399]
	Nesidiocoris tenuis (Reuter)	Œufs, jeunes larves	E/M	[398 ; 399 et 400]
	Tupiocoris cucurbitaceus	Œufs	SA	[244 et 334]
Phymatidae	Phymata sp.	Larves	SA	[167]
Reduviidae	Debilia sp.	Larves	SA	[167]
	Zelus obscuridorsis (Stål)	Larves, adultes	SA	[414 et 415]
Berytidae	Metacanthus tenellus (Stål)	Œufs, larves	SA	[415]
Lygeidae	Geocoris punctipes (Say)	Œufs ,larves	SA	[416 et 167]
Pentatomidae	Podisus nigrispinus (Dallas)	Larves, adultes	SA	[167 et 263]

Neuroptera	Chrysopidae	Chrysoperla sp.	Larves	SA	[167]
		Chrysoperla carnea	-	М	[266]
		Chrysoperla externa	-	SA	[417]
		Chrysopa sp.	Larves	SA	[167]
Coleoptera	Carabidae	Calosoma granulatum (Perty)	Larves, nymphe	SA	[167]
		Calosoma sp.	Larves, nymphe	SA	[167]
		Lebia concina (Linnaeus)	Larves, nymphe	SA	[167]
		Lebia sp.	Larves, nymphe	SA	[167]
		Selenophorus sp.	Larves, nymphe	SA	[167]
	Coccinellidae	Chilocorus sp.	Larves	SA	[418]
		Coleomegilla maculat	Œufs ,larves	SA	[167]
		Cycloneda sanguínea (Œufs	SA	[419]
		Eriopis connexa (Germar)	Œufs	SA	[167]
	Anthicidae	Anthicus sp.	-	SA	[419]
Hymenoptera	Formicidae	Pheidole sp.	Larves, nymphes	SA	[167]
		Solenopsis geminata	Larves, nymphes	SA	[167]
		Solenopsis saevissima (Smith)	Larves, nymphes	SA	[167]
		Tapinoma nigerriumu	Larves	М	[342]
	Vespidae	Brachygastra lecheguana	Larves	SA	[397 et 167]
		Polistes sp	Larves	SA	[167 et [162]
		Polybia fastidiosuscula	Larves	SA	[244 et 420]

Polybia ignobilis (Haliday)	Larves	SA	[167 et 420]
Polybia scutellaris (White)	Larves	SA	[167 et 420]
Polybia sp.	Larves	SA	[167 et 420]
Protonectarina sylveirae	Larves	SA	[167]
Protopolybia exigua	Larves	SA	[167]
Synoeca cyanea (Fabricius)	Larves	SA	[167]

APPENDICE C: Parasitoïdes associés à *T. absoluta* en Amérique du Sud (SA), en Europe (E) et dans le bassin méditerranéen (M).

Ordre	Famille	Espèce	Stade (s) ciblé (s)	Zone	Reference
	Tachinidae	Archytas sp.(Jaennicke)	Larves	SA	[167]
Diptera		Phytomyptera (Elfia) sp.	Larves	SA	[167]
		(Rondani)			
	Ichneumonidae	Campoplex haywardi	Larves, nymphes	SA	[164]
		Cryptinae gen. sp.	Larves	E	[421]
		Diadegma sp. (Förster)	Larves, nymphes	SA/E	[164 et 421]
Hymenoptera		Diadegma ledicola	Larves âgées,	E	[422]
Trymenopiera		(Horstmann)	nymphes		
		Diadegma pulchripes	Larves âgées,	Е	[421]
		(Kokujev)	nymphes		
		Hyposoter didymator	Larves	М	[286]

ı	Γ	Τ.		
	Pristomerus sp. (Curtis)	Larves	SA	[167]
	Temelucha sp. (Förster)	Jeunes larves	SA	[164]
	Temelucha anatolica (Sedivy)	Larves, nymphes	Е	[277]
	Zoopthorus macrops	Larves, nymphes	Е	[277]
Braconidae	Agathis sp. (Salisbury)	Jeunes larves	SA/E	[164 et 422]
	Agathis fuscipennis	Larves	Е	[423]
	Apanteles sp.(Förster)	Larves	SA/E	[424]
	Apanteles gelechiidivoris	Larves	SA	[425]
	Bracon sp. (Fabricius)	Larves	SA/E/M	[426]
	Bracon didemie (Beyarslan)	Larves âgées	М	[406]
	Bracon hebetor (Say)	Larves âgées	E/M	[427]
	Bracon lucileae (Marsh)	Jeunes larves	SA	[428]
	Bracon lulensis	Jeunes larves	SA	[353]
	B. nigricans (Szépligeti)	Larges âgées	Е	[257]
	Bracon sp. near nigricans	Larves âgées	E/M	[257]
	Bracon osculator (Nees)	Larves âgées	Е	[421]
	Bracon tutus (Berta & Colomo)	Jeunes larves	SA	[353]
	Chelonus sp. (Microchelonus)	Œufs, larves	SA/E	[277]
	Choeras semele (Nixon)	Larves, nymphes	Е	[277]
	Cotesia sp. (Cameron)	Larves, nymphes	Е	[277]
	Diolcogaster sp. (Ashmead)	Larves, nymphes	Е	[277]
l				

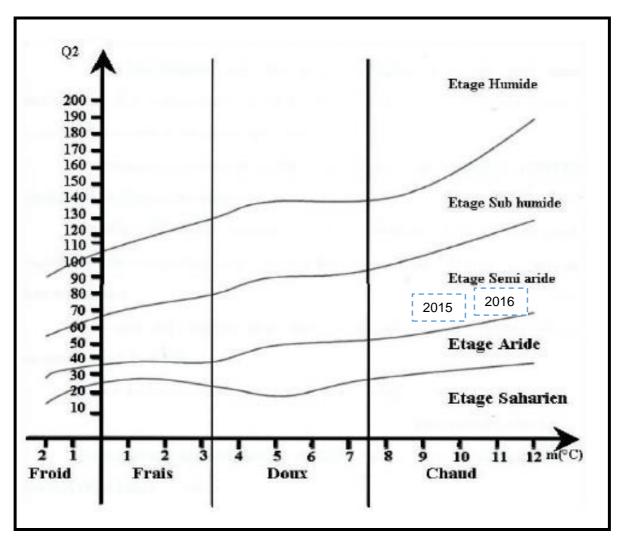
	Dolichogenidea litae (Nixon)	Larves, nymphes	E	[277]
	Earinus sp. (Wesmael)	Larves, nymphes	SA	[427]
	Orgilus sp. (Haliday)	Larves	SA	[164]
Chalcididae	Brachymeria secundaria	Larves	М	[277]
	Copidosoma sp. (Ratzeburg)	Larves	SA	[418]
	Hockeria unicolor (Walker)	Larves	E/M	[406]
	Spilochalcis (=Conura) sp.	Nymphes	SA	[428]
Pteromalidae	Halticoptera aenea (Walker)	Larves	E	[352]
	Pteromalus intermedius	Larves	М	[406]
	Pteromalus semotus (Walker)	Larves, nymphes	E	[277]
Eupelmidae	Anastatus sp. (Motschulsky)	Œufs	SA	[167]
Encyrtidae	Arrhenophagous sp.	Œufs	SA	[167]
	Copidosoma sp. (Ratzeburg)	Œufs, larves	SA	[164]
	Copidosoma desantisi	Œufs,larves	SA	[162]
	Copidosoma koehleri	Œufs	SA	[167]
Eulophidae	Baryscapus bruchofagi	-	М	[406]
	Chrysocharis sp.	Larves	Е	[352]
	Chrysocharis pentheus	Larves	E	[360]
	Chrysonotomyia sp.	Larves	SA	[167]
	Closterocerus clarus	Jeunes larves	М	[406]
	Closterocerus formosus	Larves	SA/E	[167]

Diglyphus sp.	Jeunes larves	M	[257]
Diglyphus crassinervis	Larves, nymphes	Е	[360]
Diglyphus isaea (Walker)	Larves	E/M	[286]
Dineulophus phthorimaeae	Larves	SA	[164]
Elachertus sp. (Narendran)	Larves	Е	[352]
Elachertus inunctus	Larves	Е	[352]
Elasmus sp.	Larves, nymphes	SA/E	[352]
Elasmus phtorimaeae	Larve	E	[277]
Hemiptarsenus sp.	Larve	M	[402]
Hemiptarsenus ornatus	Larve	M	[257]
Hemiptarsenus zilahisebessi	Larve	M	[287]
Horismenus sp.	Larve, nymphes	SA	[167]
Necremnus sp.	Larve	E	[277]
Necremnus artynes (Walker)	Larve	E/M	[286]
Necremnus cosmopterix	Larve	E	[244 et 362]
Necremnus metalarus	Larve	E	[267]
Necremnus near artynes	Larve	E/M	[400]
Necremnus near tidius	Jeunes larves	E	[422]
Necremnus tidius (Walker)	Larves	E	[364]
Necremnus tutae	Larves	E	[431]
Neochrysocharis sp.		M	[286]
Tito and a spirit		141	[]

1		-		·
	Neochrysocharis formosa	Jeunes larves	SA/E/M	[400]
	Pnigalio christatus	Jeunes larves	E/M	[406]
	Pnigalio incompletus		E/M	[406 et 352]
	Pnigalio soemius (Walker)	Larve âgées	Е	[277]
	Pnigalio sp.	Jeunes larves	Е	[422 et 352]
	Retisympiesis phthorimaea	Larves	SA	[167]
	Stenomesius sp.	Larves	М	[287]
	Sympiesis sp. (Graham)	Larves	SA/E/M	[352]
	Sympiesis sp. near flavopicta	Larves	М	[257]
	Tetrastichus sp. (Förster)	Larves	SA	[167]
Trichogrammatidae	Trichogramma sp.	Œufs	SA	[400]
	Trichogramma achaeae	Œufs	E/M	[400]
	Trichogramma bourarachae	Œufs	M	[429]
	Trichogramma cacaeciae	Œufs	M	[430]
	Trichogramma dendrolimi	Œufs	SA/E/M	[431]
	Trichogramma euproctidis	Œufs	SA	[432]
	Trichogramma evanescens	Œufs	M	[433]
	Trichogramma exiguum	Œufs	SA/M	[167]
	Trichogramma fasciatum	Œufs	SA	[164]
<u> </u>		<u> </u>		

Trichogramma	Œufs	SA	[167]
lopezandinensis			
Trichogramma minutum	Œufs	SA	[167]
Trichogramma nerudai	Œufs	SA	[428]
Trichogramma pintoi	Œufs	SA	[167]
Trichogramma pretiosum	Œufs	SA	[397]
Trichogramma rojasi	Œufs	М	[428]
Trichogramma telengai	Œufs	SA	[434]
Trichogrammatoidea bactrae	Œufs	SA	[397]

APPENDICE D : Climagramme d'émerger de la zone d'étude



Laboratoire de la Santé des Végétaux



Unité entomologie et plantes invasives

CBGP, 755 avenue du campus Agropolis CS 30016 34988 Montferrier-sur-Lez cedex

Tél.: 04 67 02 25 76

Courriel: jean-marie.ramel@anses.fr

Adresse client	Zaid Radouane
Courriel: red	.amiral@gmail.com
Pour	

Date d'édition 30/06/2016

RAPPORT D'ANALYSE N° 1600616 - 18

Copie

Date de réception des échantillons : 29.06.16	Date d'analyse : 30/06/2016
Méthode d'analyse: Identification morphologique	

Notre référence	Votre référence	Organisme (Ordre/Famille/Genre/Espèce)	stade détecté et nombre
1600616	T1	Lepidoptera – Gelechiidae – <i>Tuta absoluta</i> (Meyrick, 1917)	5 adultes
1600617	T2	Lepidoptera – Gelechiidae – <i>Tuta absoluta</i> (Meyrick, 1917)	5 adultes
1600618	T3	Lepidoptera – Gelechiidae – <i>Tuta absoluta</i> (Meyrick, 1917)	6 adultes

Responsable Technique

Rawel

Jean-Marie Ramel

Le présent rapport ne concerne que les objets soumis à l'analyse. La reproduction de ce rapport d'essai n'est autorisée que sous sa forme intégrale.

Code : EN VI 09 Version: 04

Date application: 30/04/2015 Page 1 sur 1

REFERENCES BIBLIOGRAFIQUES

- Qamar S., Manrique Y.J., Parekh H. & Falconer J.R. 2020. Nuts, cereals, seeds and legumes proteins derived emulsifiers as a source of plant protein beverages: A review, Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 60: 16, 2742-2762.
- Benaissa R. 2009. Le Renouveau Agricole et Rural en marche. Conférence Nationale sur le Renouveau Agricole et Rural. Ministère de l'agriculture et du développement rural, 43 p.
- 3. **MADR. 2018**. Statistiques Agricoles : le maraichage. Ministère de l'agriculture et du développement rural/Direction des systèmes d'information, des statistiques et de la prospective, 8 p.
- 4. **Verolet J-F., Raffin R., Jagu L. & Berry D. 2001.** Tomate sous grand tunnel froid, Fiche technique en agriculture biologique, 9 p.
- 5. **Urbaneja A., Vercher R., Navarro V., Porcuna J.L. & Garcia-Marı´ F. 2007.** The tomato moth, *Tuta absoluta*. Phytoma Espana, 194:16–24.
- 6. Guenaoui Y. 2008. Nouveau ravageur de la tomate en Algérie: Première observation de *Tuta absoluta*, mineuse de la tomate invasive, dans la région de Mostaganem au printemps 2008. Phytoma-La Santé des Végétaux, 617:18–19.
- 7. **Desneux N., Luna M.G., Guillemaud T. & Urbaneja A. 2011.** The invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*, continues to spread in Afro-Eurasia and beyond: the new threat to tomato world production. **Journal of Pest Science**, 84:403–408.
- 8. Chidege M., Al-zaidi S., Hassan N., Julie A., Kaaya E. & Mrogoro S. 2016. First record of tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Tanzania. Agriculture & Food Security, 5(17): 1-7.

- 9. Han P., Zhang Y.N., Lu Z.Z., Wang S., Ma D.Y., Biondi A. & Desneux N. 2018. Are we ready for the invasion of *Tuta absoluta*? Unanswered key questions for elaborating an Integrated Pest Management package in Xinjiang, China. Entomologia Generalis, 38(2):113 125.
- 10. **Biondi A., Zappalà L., Stark J.D. & Desneux N. 2013.** Do Biopesticides Affect the Demographic Traits of a Parasitoid Wasp and Its Biocontrol Services through Sublethal Effects? PLOS ONE, 8(9):1-11.
- 11. Roditakis E., Vasakis E., Grispou M. & Stavrakaki M. 2015. First report of *Tuta absoluta* resistance to diamide insecticides, Project: Studies on the susceptibility of *Tuta absoluta* to novel and diamide insecticides. Journal of Pesticide Science, 88(1):9-16.
- 12. Tabuloc C.A., Lewald K.M., Conner W.R., Lee Y., Lee E.K., Cain A.B., Godfrey K.E., Arnó J., Agustí N., Perini C.R., Guedes J.C., Zalom F.G. & Chiu J.C. 2019. Sequencing of *Tuta absoluta* genome to develop SNP genotyping assays for species identification. Journal of Pest Science, 92(4):1397–1407.
- Nollet L.M.L. & Rathore H.S. 2017. Green Pesticides Handbook: Essential Oils for Pest Control, 570 p.
- Regnault-Roger C., Vincent C. & Arnason J.T. 2012. Essential Oils in Insect Control: Low-Risk Products in a High-Stakes World. Annual Review of Entomology, 57(1):405-424.
- 15. Campolo O., Cherif A., Ricupero M., Siscaro G., Grissa-lebdi K., Russo A., Cucci, L. M., Pietro, P. Di, Satriano C., Desneux N., Biondi A., Zappalà L. & Palmeri V. 2017. Citrus peel essential oil nanoformulations to control the tomato borer, *Tuta absoluta:* chemical properties and biological activity. Scientific Reports, 7:1–10.

- 16. Freeman B.C. & Beattie Gwyn A. 2008. An overview of plant defenses against pathogens and herbivores. Plant Pathology and Microbiology Publications, 94p.
- Saharkhiz M.J., Esmaeili S. & Merikhi M. 2010. Essential oil analysis and phytotoxic activity of two ecotypes of Zataria multiflora Boiss. Growing in Iran. Journal Natural Product Research, 24:1598–1609.
- Kennedy G.G. 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the geis *Lycopersicon*. Annual Review of Entomology, 48: 51-72
- 19. Kang M.J., Strap J.L. & Crawford D.L. 2010. Isolation and characterization of potent antifungal strains of the *Streptomyces violaceusniger* clade active against *Candida albicans*. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 37:35-41.
- 20. Kant M.R., Ament K., Sabelis M.W., Haring M.A. & Schuurink R.C. 2004. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. Plant Physiology, 135: 483–495.
- 21. Bleeker P.M., Diergaarde P.J., Ament K., Guerra J., Weidner M., Schütz S., de Both M.T.J., Haring M.A. & Schuurink R.C. 2009. The role of specific tomato volatiles in tomato-whitefly interaction. Plant Physiology, 151(2):925-935.
- 22. Oliveira F.R.A. de, Oliveira F. de A. de, Guimarães I.P., Medeiros J.F. de, Oliveira M.K.T. de, Freitas A.V.L. de & Medeiros M.A. de. 2009. Emergency of seedlings of *Moringa oleifera* Lam irrigated with water of different levels of salinity. Bioscience Journal, 25(5): 66–74.
- 23. Oriani M.A.G. & Vendramim J.D. 2010. Influence of trichomes on attractiveness and ovipositional preference of *Bemisia tabaci* (Genn.) biotype B (Hemiptera, Aleyrodidae) on tomato genotypes. Neotropical Entomology, 39: 1002-1007.

- 24. de Oliveira C.M., de Andrade Júnior V.C., Maluf W.R., Neiva, I.P. & Maciel G.M. 2012. Resistance of Tomato strains to the Moth *Tuta absoluta* Imparted by Allelochemicals and Trichome Density.— Ciência e Agrotecnologia, 36(1): 45–52.
- 25. Calatayud P.A. 2013. Interactions insectes-plantes. IRD Éditions, 749 p.
- 26. Stam J.M., Kroes A., Li Y., Gols R., van Loon J.J.A., Poelman E.H. & Dicke M. 2014. Plant interactions with multiple insect herbivores: from community to genes. Annual Review of Plant Biology, 65(1): 689–713.
- 27. **Le Gall P. & NEL A., 2013.** Interactions insectes-plantes, chapitre 1: Paléoentomologie des insectes associés aux plantes. IRD Éditions, pp.23-31.
- 28. **Stotz H.U., Kroymann J. & Mitchell-Olds T. 1999**. Plant-insect interactions. In Current opinion in plant biology, 2 : 268-272.
- 29. **Speight M.R., Hunter M.D. & Watt A.D. 1999.** Chapitre 3: Insect herbivore, dans Ecology of insects: concepts and applications. Blackwell Science. London, 350 p.
- 30. **Lebon A. 2014**. La compensation dans les interactions plantes-insectes: modélisation, simulation et expérimentation. Université Montpellier 2, 239 p.
- 31. **Agrios G. 2005.** Plant Pathology. 5th Ed. Amsterdam. Elsevier Academic Press, 922 p.
- 32. **Courtois E. 2009**. Le parfum de la défense des plantes en forêt amazonienne. Université Toulouse III Paul Sabatier, 185 p.
- 33. **Jean-Philippe D. & Pierre F. 2004**. Protection des cultures et développement durable, bilan et perspectives, Courrier de l'environnement de l'INRA n°52,9 p.
- 34. Parachnowitsch A.L., Caruso C.M., Campbell S.A. & Kessler A. 2012. *Lobelia siphilitica* Plants That Escape Herbivory in Time Also Have Reduced Latex Production. Plos One, 7(5): 1-7.

- 35. **Gianoli E. & Carrasco-Urra F. 2014.** Leaf mimicry in a climbing plant protects against herbivory. Current Biology, 24 (9): 984-987.
- 36. Huang Y., Wang L., Wang D., Zeng D.H. & Liu C. 2016. How does the foraging behavior of large herbivores cause different associational plant defenses? Scientific Reports, 6: 20561.
- 37. **Strauss S.Y. & Agrawal A.A. 1999.** The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. Trends in Ecology & Evolution, 14(5):179-185.
- 38. Thomson V.P., Cunningham S.A., Ball M.C. & Nicotra A.B. 2003. Compensation for herbivory by Cucumis sativus through increased photosynthetic capacity and efficiency. Oecologia, 134:167-175.
- 39. Redondo-Gómez S., Mancilla-Leytón J.M., Mateos-Naranjo E., Cambrollé J. & Martín-Vicente A., 2010. Differential photosynthetic performance of three Mediterranean shrubs under grazing by domestic goats. Photosynthetica, 48:348-354.
- 40. **Pellissier F. 2013.** Early physiological responses of *Abies alba* and *Rubus fruticosus* to ungulate herbivory. Plant Ecology, 214(1):127-138.
- 41. **Kari I. & Strauss S.Y. 1999**. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. Ecology, ,80(1): 116-124.
- 42. Champagne E., Tremblay J.P. & Côté S.D. 2012. Tolerance of an expanding subarctic shrub, *Betula glandulosa*, to simulated caribou browsing. Plos One, 7(12): e51940.
- 43. **Korpita T., Gómez S. & Orians C. 2014.** Cues from a specialist herbivore increase tolerance to defoliation in tomato. Functional Ecology, 28:395–401.
- 44. **Newingham B., Callaway R. & BassiriRad H. 2007**. Allocating nitrogen away from a herbivore: a novel compensatory response to root herbivory. Oecologia, 153:913–920.

- 45. **De Mazancourt C., Loreau M. & Dieckmann U. 2001**. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? American naturalist, 158 (2): 109-123.
- 46. **Sharma P.D. 2006.** Plant Pathology. First edition, University of Dehli, Alpha Science International Ltd. Dheli, 691 p.
- 47. **Kauffmann S.D & Fritig B. 2001.** Les stratégies de défense. Pour la Science, pp.116-121.
- 48. **Benhamou N. 2009.** La résistance chez les plantes. Principes de la stratégie défensive et applications agronomiques. Éditions Tec & Doc -Lavoisier, 376 p.
- 49. Lucas P.W., Turner I.M., Dominy N.J. & Yamashita N. 2000. Mechanical defences to herbivory. Annals of Botany, 86:913-920.
- 50. Hanley M., Lamont B., M.M.F., C.M. & R., 2000. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systemics, 8:157–178.
- 51. **Agrawal A. & Weber M. 2015.** On the study of plant defence and herbivory using comparative approaches: how important are secondary plant compounds. Ecology Letters, 18:985–991.
- 52. **Lason G., Dicke M. & Hartley S. 2012.** The integrative roles of plant secondary metabolites in natural systems: a synthesis. In: The ecology of plant secondary metabolites: from genes to global processes (Ecological Reviews). University Press, Cambridge, UK, pp. 1–9.
- 53. Raguso R., Agrawal A., Douglas A., Jander G., Kessler A., Poveda K. & Thaler J. 2014. The raison d"être of chemical ecology. Ecology, 96(3):617–630.
- 54. Denoux C., Galletti R., Mammarella N., Gopalan S., Werck D., De Lorenzo G., Ferrari S., Ausubel F.M. & Dewdney J. 2008. Activation of defense response pathways by OGs and Flg22 elicitors in Arabidopsis seedlings. Molecular Plant, 1: 423–445.

- 55. **Dangl J.L. & Jones J.D. 2001.** Plant pathogens and integrated defence responses to infection. Nature, 411(6839): 826-833.
- 56. **Zipfel C. 2009**. Early molecular events in PAMP-triggered immunity. Current Opinion in Plant Biology 12: 414–420.
- 57. **Arimura G., Kost C. & Boland W. 2005.** Herbivore-induced, indirect plant defenses. Biochimica et Biophysica. Acta-Molecular and Cell Biology of Lipids, 1734(2): 91–111.
- 58. Ferry N., Edwards M.G., Gatehouse J.A. & Gatehouse A.M. 2004. Plant-insect interactions: molecular approaches to insect resistance. Current Opinion in Biotechnology, 15(2):155-161.
- 59. **Sauvion N., Calatayud P.-A., Thiéry D. & Marion-Pol F. 2013.** Interactions insectes-plantes. IRD Éditions, Éditions Quae, 749 p.
- 60. Van Etten H.D., Mansfield J.W., Bailey J.A. & Farmer E.E. 1994. "Two classes of plant antibiotics: phytoalexins versus "phytoanticipins"". The Plant Cell, 6(9):1191-1192.
- 61. **Reisdorf-Cren M., 2012**. La plante et son environnement biotique, in: Biologie végétale : croissance et développement. Dunod, Paris, 187-216.
- 62. Macheix J.J., Fleuriet A. & Jay-Allemand C. 2005. Les composés phénoliques des végétaux : Un exemple de métabolites secondaires d'importance économique. Presses polytechniques et universitaires romandes, 192 p.
- 63. **Mithöfer A. & Boland W. 2012.** Plant defense against herbivores: chemical aspects. Annual Review of Plant Biology, 63:431–450.
- 64. Kaplan I., Halitschke R., Kessler A., Sardanelli S. & Denno R. 2008. Constitutive and induced defenses to herbivory in above-and belowground plant tissues. Ecology, 89: 392–406.

- 65. Moreira X., Mooney K., Rasmann S., Petry W., Carrillo-Gavilán A., Zas R. & Sampedro L. 2014. Trade-offs between constitutive and induced defences drive geographical and climatic clines in pine chemical defences. Ecology Letters, 17: 537–546.
- 66. Kant M.R., Jonckheere W., Knegt B., Lemos F., Liu J., Schimmel B.C.J., Villarroel C.A., Ataide LM.S., Dermauw W., Glas J.J., Janssen A., Van Leeuwen T., Schuurink R.C., Sabelis M.W. & Alba J.M. 2015. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. Annals of Botany, 115(7):1015–1051
- 67. Rasmann S., Chassin E., Bilat J., Glauser G. & Reymond P. 2015. Tradeoff between constitutive and inducible resistance against herbivores is only partially explained by gene expression and glucosinolate production. Journal of Experimental Botany, 66(9):2527–2534.
- 68. **Agrawal A. 2000.** Specificity of induced resistance in wild radish: causes and consequences for two specialist and two generalist caterpillars. Oikos, 89(3):493–500.
- 69. Agrawal A.A, Janssen A., Bruin J., Posthumus M.A. & Sabelis M.W. 2002. An ecological cost of plant defence: attractiveness of bitter cucumber plants to natural enemies of herbivores. Ecology letters, 5: 377-385.
- 70. **Cornelissen T. & Stiling P. 2006.** Responses of different herbivore guilds to nutrient addition and natural enemy exclusion. Ecoscience, 13:66-74.
- 71. **Howe G. & Jander G. 2008.** Plant immunity to insect herbivores. Annual Review of Plant Biology, 59:41–66.
- 72. **Le Guigo P. 2010.** Interactions tritrophiques entre des Brassicacées, des pucerons et un parasitoïde: Importance des plantes hôtes et des plantes voisines. Biologie végétale. Université d'Angers de Rennes, Thèse de Doctorat, 172 p.

- 73. **Leimu R. & Koricheva J. 2006.** A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. Oikos, 112:1–9.
- 74. Scholes D. & Paige K. 2015. Transcriptomics of plant responses to apical damage reveals no negative correlation between tolerance and defense. Plant Ecology, 216:1177–1190.
- 75. **Norghauer J., Glauser G. & Newbery D. 2014.** Seedling resistance, tolerance and escape from herbivores: insights from co-dominant canopy tree species in a resource-poor African rain forest. Functional Ecology, 28: 1426–1439.
- 76. Züst T., Rasmann S. & Agrawal A. 2015. Growth–defense tradeoffs for two major anti-herbivore traits of the common milkweed *Asclepias syriaca*. Oikos, 124:1404–1415.
- 77. **Klarzynski O. & Fritig B. 2001.** Stimulation des defenses naturelles des plantes. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III, 324: 953-963
- 78. **Royer M. 2013**. Etude des relations entre croissance, concentrations en métabolites primaires et secondaires et disponibilité en ressources chez la tomate avec ou sans bioagresseurs. Université de Lorraine En Sciences Agronomiques, thèse de doctorat, 194p.
- 79. **Hopkins W.G. 2003.** Assimilation du carbone et productivité. Dans: Physiologie végétale. Traduction de la 2ème édition américaine par Serge Rambour. Editions De Boeck, 515 p.
- 80. Croteau R., Kutchan T.M. & Lewis N.G. 2000. Natural Products (Secondary metabolites). Biochemistry & Molecular Biology of Plants, Buchanan B., Gruissem W, Jones R. (eds). Americ. Soc. of Plant Physiologists. 1250-1318.
- 81. Raven H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2000. Biologie végétale. 6e édition. Traduit par Jules Bouharmont avec la collaboration scientifique de Charles-Marie Evrard. De Boeck Université Paris, 944 p.

- 82. Hale A.L., Meepagala K.M., Oliva A., Aliotta G. & Duke S.O. 2004. Phytotoxins from the Leaves of *Ruta graveolens*. J. Agric. Food Chem. 52(11): 3345-3349.
- 83. **Zobel A.M. & Brown S.A. 1990.** Dermatitis-inducing furanocoumarins on leaf surfaces of eight species of *Rutaceous* and *Umelliferous* plants. Journal of Chemical Ecology 16, 3: 693-700.
- 84. **Dixon R. 2001.** Natural products and plant disease resistance. Nature, 411(6839):843-847.
- 85. **Wink M. 2011.** Biochemistry of Plant Secondary Metabolism. Annual Plant reviews. 2nd edition, volume 40.
- 86. **Krief S. 2003.** Métabolites secondaires des plantes et comportement animal: surveillance sanitaire et observations de l'alimentation des chimpanzés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) en Ouganda. Activités biologiques et étude chimique de plantes consommées. Thèse Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Discipline : Écologie et Chimie des Substances Naturelles. MNHN, Paris, 343 p.
- 87. **Vermerris W. & Nicholson R. 2006.** Isolation and Identification of Phenolic Compounds, Phenolic Compound Biochemistry. Dordrecht. Ed, Springer. 230 p
- 88. Garcia-Salas P., Morales-Soto A., Segura-Carretero A. & Fernández-Gutiérrez A. 2010. Phenolic-Compound-Extraction Systems for Fruit and Vegetable Samples. Molecules. Vol. 15: 8813-8826.
- 89. **Bruneton J. 1993.** Pharmacognosie: phytochimie, plantes médicinales. 2nd Ed. Technique & Documentation Lavoisier, Paris, 215 p.
- 90. **Merghem R. 2009.** Eléments de biochimie végétale. Edition Bahaeddine: 107-133.
- 91. **Ghasemzadeh A. & Ghasemzadeh N. 2011.** Flavonoids and phenolic acids: role and biochemical activity in plants and human. Journal of Medicinal Plant Research, 5(31): 6697-6703

- 92. Cheynier V., Comte G., Davies K.M & Lattanzio V. 2013. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. Plant Physiology and Biochemistry, 72:1-20.
- 93. **Cooper J.E. 2007.** Early interactions between legumes and rhizobia: disclosing complexity in a molecular dialogue. Journal of Applied Microbiology. 103: 1355–1365.
- 94. **Crozier A., Clifford M.N. & Ashihara H. 2006.** Plant Secondary Metabolites: Occurrence, Structure and Role in the Human Diet. Edt Blackwell Publishing Ltd.384 p.
- 95. **Dacosta Y. 2003.** Les phytonutriments bioactifs : 669 références bibliographiques. Ed. Yves Dacosta, Paris, 317 p.
- 96. Nugroho LH., Peltenburg-Looman A.M.G., de Vos H. & Verberne M.C. 2002. Nicotine and related alkaloids accumulation in constitutive salicylic acid producing tobacco plants. Plant Science, 162(4):575-581.
- 97. **Ziegler J. & Facchini P.J. 2008.** Alkaloid Biosynthesis: Metabolism and Trafficking. Annual Review of Plant Biology 59(1):735-69.
- 98. **Schauenberg P. & Paris F. 2005.** Guide des plantes médicinales. Analyse, description et utilisation de 400 plantes. 2e ed. Ed Delachaux et Niestlé: 106-119.
- 99. Nacoulma A.P. 2012. Reprogrammation métabolique induite dans les tissus hyperplasiques formés chez le tabac infecté par *Rhodococcus fascians*: Aspects fondamentaux et applications potentielles. Thèse de Doctorat en Sciences Pharmaceutiques. Université Libre de Bruxelles, Université d'Europe, Faculté de Pharmacie, Ecole Doctorale en Sciences Pharmaceutiques, Belgique, 81 p.
- 100. Hesse M. 2002. Alkaloids: Nature's Curse of Blessing?. Ed: WILEY-VCH. Weinheim, 413 p.

- 101. Aniszewski T. 2007. Alkaloids Secrets of Life: Alkaloid chemistry, biological significance, applications and ecological role. First Edition Elsevier Science, 334 p.
- 102. **Roberts M.F. & Wink M. 1999.** Alkaloids Biochemistry, Ecology, and Medicinal Applications. Book Reviews / Phytochemistry, 52: 1177 1180.
- 103. Stöckigt J., Sheludko Y., Unger M., Gerasimenko I., Warzecha H. & Stöckigt D. 2002. High-performance liquid chromatographic, capillary electrophoretic and capillary electrophoretic–electrospray ionisation mass spectrometric analysis of selected alkaloid groups Review Journal of Chromatography A, 967: 85–113.
- 104. **Zenk M.H. & Juenger M. 2007.** Evolution and current status of the phytochemistry of nitrogenous compounds. Phytochemistry Review, 68: 2757 2772.
- 105. **Bhat S.V., Nagasampagi B.A. & Sivakumar M. 2005**. Chemistry of Natural Products.1rst Ed. Narosa, New Dehli, India, 4:115-252.
- 106. Connolly J.D. & Hill R.A. 1991. Dictionary of terpenoids. Chapman & Hall, London, Three volumes, 2156 p.
- 107. **Chen F., Tholl D., Bohlmann J. & Pichersky E. 2011.** The family of terpene synthases in plants: A mid-size family of genes for specialized metabolism that is highly diversified throughout the kingdom. The Plant Journal, 66 (1): 212–229.
- 108. Malecky M. 2008. The metabolism of terpenoides in caprins. Life Sciences [q-bio]. Thèse de Doctorat. Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement /Spécialité : Physiologie de la Nutrition Animale (biotechnologie), AgroParisTech, 201 p.
- 109. Rohmer M. 1999. The discovery of a mevalonate-independent pathway for isoprenoid biosynthesis in bacteria, algae and higher plants. Natural Product Chemistry, 16 (5): 565-574.

- 110. **Dewick P.M. 2002.** Medicinal Natural Products: A Biosynthetic Approach, 2nd Edition. John Wiley & Sons, London, 507 p.
- 111. Rodríguez-Concepción M., Forés O., Martínez-García J.F., González V., Phillips M.A., Ferrer A. & Boronat A. 2004. Distinct Light-Mediated Pathways Regulate the Biosynthesis and Exchange of Isoprenoid Precursors during Arabidopsis Seedling Development. The Plant Cell, 16 (1): 144-156
- 112. Dudareva N., Andersson S., Orlova I., Gatto N., Reichelt M., Rhodes D., Boland W. & Gershenzon J. 2005. The nonmevalonate pathway supports both monoterpene and sesquiterpene formation in snapdragon flowers. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 102: 933–938.
- 113. Rivera, S. B., B. D., Swedlund B.D., King G.J., Bell R.N., Hussey C.E. Jr., Shattuck-Eidens D.M., Wrobel WM, Peiser G.D. & Poulter C.D. 2001. "Chrysanthemyl diphosphate synthase: Isolation of the gene and characterization of the recombinant non-head-to-tail monoterpene synthase from Chrysanthemum cinerariaefolium." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98(8): 4373-4378.
- 114. Dudareva N., Negre F., Nagegowda D.A. & Orlova I. 2006. Plant Volatiles: Recent Advances and Future Perspectives. Critical Reviews in Plant Sciences, 25:417–440.
- 115. Degenhardt J., Köllner T.G. & Gershenzon J. 2009. "Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants." Phytochemistry, 70(15-16): 1621-1637.
- 116. Dudareva N. & Pichersky E. 2008. Metabolic engineering of plant volatiles. Current Opinion in Biotechnology, 19(2):181-189.
- 117. Lerdau M. & Gray D. 2003. Ecology and evolution of light-dependent and light-independent phytogenic volatile organic carbon. New Phytologist 157: 199– 211.

- 118. **Gershenzon J. & Dudareva N. 2007.** The function of terpene natural products in the natural world. Nature Chemical Biology, 3(7): 408 414.
- 119. Sharkey Thomas D., Wiberley Amy E. & Donohue Autumn R. 2008. Isoprene Emission from Plants: Why and How. Annals of Botany, 101(1): 5–18
- 120. Vickers C.E., Gershenzon J., Lerdau M.T. & Loreto F. 2009. A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. Nature Chemical Biology, 5: 283–291.
- 121. Mumm R. & Dicke M. 2010. Variation in natural plant products and the attraction of bodyguards involved in indirect plant defense. Canadian Journal of Zoology, 88: 628–667.
- 122. Laothawornkitkul J., Paul N.D., Vickers C.E., Possell M., Taylor J.E., Mullineaux P.M. & Hewitt C.N. 2008. Isoprene emissions influence herbivore feeding decisions. Plant, Cell and Environment, 31: 1410–1415.
- 123. Loivamaki M., Mumm R., Dicke M. & Schnitzler Jr-P. 2008. Isoprene interferes with the attraction of bodyguards by herbaceous plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105: 17 430– 17 435.
- 124. **Maffei M.E. 2010.** Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. South African Journal of Botany, 76(4): 612–631.
- 125. Ament K., Van Schie C.C., Bouwmeester H.J., Haring M.A. & Schuurink R.C. 2006. Induction of a leaf specific geranylgeranyl pyrophosphate synthase and emission of (E,E)-4,8,12-trimethyltrideca-1,3,7,11-tetraene in tomato are dependent on both jasmonic acid and salicylic acid signaling pathways. Planta, 224(5):YU 1197–1208.
- 126. van den Boom C., van Beek T., Posthumus M., de Groot A. & Dicke M. 2004. Qualitative and Quantitative Variation Among Volatile Profiles Induced by *Tetranychus urticae* Feeding on Plants from Various Families. Journal of Chemical Ecology, 30(1):, 69–89.

- 127. **Arimura G., Huber D.P.W. & Bohlmann J. 2004.** Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa x deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expr. The Plant Journal, 37: 603–616.
- 128. Turlings T.C.J., Bernasconi M., Bertossa R., Bigler F., Caloz G. & Dorn S. 1998. The induction of volatile emissions in maize by three herbivore species with different feeding habits: possible consequences for their natural enemies. Biological Control, 11(11): 122–129.
- 129. **Boer J.G.D.E., Posthumus M. A. & Dicke M. 2004.** Identification of Volatiles That Are Used in Discrimination Between Plants Infested with Prey or Nonprey Herbivores by a Predatory Mite, *30*(11): 2215–2230.
- 130. **Maffei M.E., Gertsch J. and Appendino G. 2011.** Plant volatiles: Production, function and pharmacology. Natural Product Reports, 8: 1337 1474.
- 131. **Mithofer A., Boland W. & Maffei M.E. 2009.** Chemical ecology of plant-insect interactions. Annual Plant Reviews, 34:261–291.
- 132. **Kliebenstein D.J. 2004.** Secondary metabolites and plant/environment interactions: A view through *Arabidopsis thaliana* tinged glasses. Plant, Cell and Environment, *27*(6): 675–684.
- 133. **Shulaev V., Silverman P. & Raskin I. 1997.** Correction: Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. Nature, 386: 738.
- 134. Ryu C., Farag M. A., Hu C., Reddy M. S., Kloepper J. W. & Pare P.W. 2004. Bacterial volatiles induced resistance in *Arabidobsis*. Plant Physiology, 134:1017–1026.
- 135. **Feussner I. & Wasternack C. 2002.** The lipoxygenase pathway. Annual Review of Plant Biology, *53*(1): 275–297.
- 136. Loreto F., Barta C., Brilli F. & Nogues I. 2006. On the induction of volatile organic compound emissions by plants as consequence of wounding or fluctuations of light and temperature. Plant Cell Environ, 29(9): 1820-1828.

- 137. **Wang L. & Weller C. 2006.** Recent advances in extraction of nutraceuticals from plants. Trends in Food Science & Technology: 1-13.
- 138. Azmir J., Zaidul I.S.M., Rahman M.M., Sharif K.M., Mohamed A., Sahena F., Jahurul M.H.A., Ghafoork. Norulaini N.A.N. & Omar A.K.M. 2013. Techniques for extraction of bioactive compounds from plant materials: A review. Journal of Food Engineering, 117 (4): 426–436.
- 139. **Chemat F. 2014.** Eco-extraction du végétal: Procédés innovants et solvants alternatifs. Dunod, 322: 1-26 et 91-117
- 140. Perez-Vazquez F.J., Flores-Ramirez R., Ochoa-Martinez A.C. Orta-Garcia S. T., Hernandez-Castro B., Carrizalez-Yañez L. et Pérez-Maldonado I.N. 2015. Concentrations of persistent organic pollutants (POPs) and heavy metals in soil from San Luis Potosi, México. Environmental monitoring and assessment, 187: 4119.
- 141. Gelebart B. 2016. Optimisation de l'extraction, en réacteur "batch", de biomasse énergétique à l'aide d'émulsions ultrasoniques de solvants verts. Faculté de génie Département de génie chimique et biotechnologique. Sherbrooke (Québec) Canada. Mémoire de maîtrise, 111 p.
- 142. Latif S. & Anwar F. 2009. Effect of Aqueous Enzymatic Processes on Sunflower Oil Quality. J Am Oil Chem Soc, 86:393–400.
- 143. Guillemin S. 2006. Extraction aqueuse d'huile de colza assistée par hydrolyse enzymatique : optimisation de la réaction, caractérisation de l'émulsion et étude des procédés de destabilisation. Thèse de l'Institut National Polytechique de Lorraine, 188 p.
- 144. **Reverchon E. & De Marco I. 2006.** Supercritical fluid extraction and fractionation of natural matter. J. of Supercritical Fluids, 38: 146 166.

- 145. **Martin A.I. 2016.** Conception d'un dispositif microfluidique résistant à la pression pour la caractérisation de l'hydrodynamique de mélanges en conditions proches du domaine supercritique : étude du binaire partiellement miscible CO2-ethanol. Thèse de doctorat de l'université de Toulouse/Institut National Polytechnique de Toulouse (INP), Discipline ou spécialité : Génie des Procédés et de l'Environnement, 243 p.
- 146. Legendre C.R., Demeure M.J., Whitsett T.G., Gooden G.C., Bussey K.J. et Jung, S. 2016. Pathway implications of aberrant global methylation in adrenocortical cancer. PLoS One 11:0150629.
- 147. Adio A.M., Paul C., Kloth P., Konig W.A. 2004. Sesquiterpenes of the liverwort Scapania undulate. Phytochem, 65: 199-206.
- 148. **Goullé J.-P.**; **Pépin G.**; **Dumestre-Toulet V. & Lacroix C. 2004.**Botanique, chimie et toxicologie des solanacées hallucinogènes : belladone, datura, jusquiame, mandragore. Annales de Toxicologie Analytique ,16 :22-35.
- 149. Csizinszky A.A.; Schuster D.J.; Jones J.B. & Lenteren J.C. van. 2005.
 Crop protection. In: Tomatoes / Heuvelink, E., Cabi publishing, Crop Production Science in Horticulture, 13 (7): 199 233.
- 150. Naika, S., Lidt de Jeude V. J., Goffau De M., Hilmi M. & Van Dam B. 2005.
 La culture de la tomate: production, transformation et commercialisation,
 Fondation Agromisa et CTA, Wageningen, Agrodok 17, 105 p.
- 151. **Corbaz R. 1990.** Principes de phytopathologie et de lutte contre les maladies des plantes. Biologie, Presses polytechniques et universitaires,286 p.
- 152. Blancard D., Marchoux G., Laterrot H. & Candresse T. 2009. Les maladies de la tomate Identifier, connaître, maîtriser. Éditions Quae, 1ère Ed., Collection: Hors Collection, 690 p.
- 153. **Meyrick E. 1917.** Descriptions of South American MicroLepidoptera. Transactions of the Entomological Society London, 1917: 1-52.

- 154. Siqueira H.A.A., Guedes R.N.C., Fragoso D.B. & Magalhaes L.C. 2001.
 Abamectin resistance and synergism in brazilian populations of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). International Journal of Pest Management, 47: 247-251.
- 155. **Clarke J.F. 1965.** Microlepidoptera of Juan Fernandez Island. Proceedings of the U.S. Natural Museum, 117: 1–606. ou
- 156. **Povolny D. 1964.** Gnorimoschemini Trib. Nov. Eine neue tribus der familie *Gelechiidae* nebst bemerkungen zu ihrer taxonomie (Lepidoptera). Acta Societatis Entomologicae Cechosloveniae, 61 : 330-359.
- 157. **Povolny D. 1987.** Gnorimoschemini of Southern America III: the *scrobipalpuloid genera* (Insecta, Lepidoptera: Gelechiidae). Steenstrupia, 13:1–91.
- 158. **Povolny D. 1994.** *Gnorimoschemini* of Southern America VI: identification keys, checklist of Neotropical taxa and general considerations (Insecta, Lepidoptera, Gelechiidae). Steenstrupia (Copenhagen), 20:1–42.
- 159. **Guedes R.N.C. & Picanço M.C. 2012.** The tomato borer *Tuta absoluta* in South America: pest status, management and insecticide resistance. EPPO, Bulletin 42: 211–216.
- 160. Biondi A., Narciso C., Guedes R.N.C., Wan F. & Desneux N. 2017.
 Ecology, Worldwide Spread, and Management of the Invasive South American
 Tomato Pinworm, *Tuta absoluta*: Past, Present, and Future. Annual Review of
 Entomology, 63:239–258.
- 161. Campos M.R.de., Biondi A., Adiga A., Guedes R.N.C. & Desneux N. 2017. From the Western Palaearctic region to beyond: *Tuta absoluta* ten years after invading Europe. Journal of Pest Science, 90(3):787–96.
- 162. **Vargas H.C. 1970.** Observaciones sobre la biologia y enemigos naturales de la polilla del tomate, *Gnorimoschema absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae). Idesia, 1: 75-110.

- 163. Fernandez S. & Montagne A. 1990. Biology of the tomato borer, Scrobipalpula absoluta (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae). Boletin de Entomologia Venezolana, 5: 89–99.
- 164. Colomo M.V., Berta D.C. & Chocobar M.J. 2002. El complejo de himeno pteros parasitoides que atacan a la 'polilla del tomate' *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) en la Argentina. Acta Zoologica Lilloana, 46:81–92.
- 165. **Potting R. 2009.** Pest risk analysis, *Tuta absoluta*, tomato leaf miner moth. Plant protection service of the Netherlands, Technical report, 24 p.
- 166. Germain J.F., Lacordaire A.I., Cocquempot C., Ramel J.M. & Oudard E. 2009. Un nouveau ravageur de la tomate en France : *Tuta absoluta*. PHM-Revue Horticole, 512: 7-41.
- 167. Desneux N., Wajnberg, E., Wyckhuys K.A.G., Burgio G., Arpaia S., Narváez- Vasquez C.A., González-Cabrera J., Ruescas D.C., Tabone E., Frandon J., Pizzol J., Poncet C., Cabello T. & Urbaneja A. 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. Journal of Pest Science, 83:197–215.
- 168. Saad M., Sharma A., Baiomy F. & Eid-El-Adl F. 2011. The Status of Tomato Leafminer; *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Egypt and Potential Effective Pesticides. Academic Journal of Entomology, 6(3):110-115.
- Mohamed E.S.I., Mohamed M.E. & Gamiel, S.A. 2012. First record of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Sudan.
 EPPO Bulletin 42, (2): 325–327.
- 170. Devaiah A., Holden D., Juarez M., Ramos C., Figueroa Cano T. & Lee R.
 2013. Surveillance Protocol for the Tomato Leaf Miner, *Tuta absoluta*, for NAPPO Member Countries, NAPPO, Secretariat, 17 p.

- 171. Maroo M. & Venter J.H. 2015. Pest Alert: Tuta absoluta (tomato leaf miner), Agriculture, Forestry and Fisheries issues pest alert for tomato leaf miner, South African Government, 1 p.
- 172. **Pfeiffer D.G., Muniappan R., Sall D., Diatta P., Diongue A. & Dieng E.O. 2013.** First record of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Senegal. Florida Entomologist, 96(2): 661–662.
- 173. **Sylla S., Brévault T., Monticelli L.S., Diarra K. & Desneux N. 2019.** Geographic variation of host preference by the invasive tomato leaf miner *Tuta absoluta*: implications for host range expansion. Journal of Pest Science, 92: 1387–1396.
- 174. Mansour R., Brévault T., Chailleux A., Cherif A., Grissa-Lebdi K., Haddi K., Mohamed S.A., Nofemela R.S., Oke A., Sylla S., Tonnang H.E.Z., Zappalà L., Kenis M., Desneux N. & Biondi A., 2018. Occurrence, biology, natural enemies and management of *Tuta absoluta* in Africa. Entomologia Generalis, 38(2): 83 112.
- 175. Aigbedion-Atalor P.O., Hill M.P., Zalucki M.P., Obala F., Idriss G.E., Midingoyi S-K., Chidege M., Ekesi S. & Mohamed S.A. 2019. The South America Tomato Leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae), Spreads Its Wings in Eastern Africa: Distribution and Socioeconomic Impacts, Journal of Economic Entomology,112(6): 2797–2807.
- 176. Gui-fen Z., De-ying M.A., Yu-sheng W., You-hua G., Wan-xue L., Rong Z., Wen-jun F., Xiao-qing X., Jun W., Meng K. & Fang-hao W. 2020. First report of the South American tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Meyrick), in China. Journal of Integrative Agriculture, 19(7): 1912–1917
- 177. **EPPO 2021.** https://gd.eppo.int/taxon/GNORAB/distribution
- 178. **Verheggen F. & Fontus B. 2019.** First record of *Tuta absoluta* in Haiti. Entomologia Generalis, 38(4): 349–353.
- 179. **Lee S. & Brambila J. 2012.** A new species of the genus sinoe (Lepidoptera: Gelechiidae: litini) from florida. Florida Entomologist, 95(4): 873-876.

- 180. Ramel J.M. & Oudard E. 2008. Tuta absoluta (Meyrick, 1917) éléments de reconnaissance. Laboratoire National de la Protection des Végétaux, Avignon, France. 2 p.
- 181. Berkani A. & Badaoui M.I. 2008. La mineuse de la tomate *Tuta absoluta* Meyrick 1917 (Lepidoptera: Gelechiidae). Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique d'Algérie, 4: 1-16.
- 182. **Tropea Garzia G. 2009.** *Physalis peruviana* L. (Solanaceae), a host plant of *Tuta absoluta* in Italy. IOBC/WPRS Bulletin, 49: 231–232.
- 183. Shashank P.R., Chandrashekar K., Meshram N.M. & Shreedevi K. 2015. Occurrence of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) an invasive pest from India. Indian Journal of Entomology, 77(4): 323-329.
- 184. Silva S.S. 2008. Fatores da biologia reprodutiva que influenciam o manejo comportamental de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera:Gelechiidae). MS thesis:Universidade Federal Rural de Pernambuco, 75 p.
- 185. **Molla O., Monton H., Bettia F. & Urbaneja A. 2008.** La polilla del tomate. Una nueva plaga invasora. *Tuta absoluta* (Meyrick).Terralia, 69:36–42.
- 186. **Estay P.P. 2000.** Polilla del Tomate *Tuta absoluta* (Meyrick). Informativo La Platina. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Informativo La Platina, 09:1-4.
- 187. **Bogorni P.C., Silva R.A. & Carvalho S.G. 2003.** Leaf mesophyll consumption by *Tuta absoluta* (Meyrick, 1971) (Lepidoptera: Gelechidae) in three cultivars of *Lycopersicon esculentum* Mill. Ciencia rural, 33:7–11.
- 188. **Torres J.B., Evangelista W.S., Barras J.R. & Guedes R.N.C. 2002.**Dispersal of *Podisus nigrispinus* nymphs preying on tomato leaf miner. Effect of predator release time, density and satiation level. Journal of Applied Entomology, 126(6): 326-332.

- 189. Martins J.C., Picanco M.C., Bacci L., Guedes R.N.C., Santana P.A. Jr., Ferreira D.O. & Chediak M. 2016. Life table determination of thermal requirements of the tomato borer *Tuta absoluta*. Journal of Pest Science, 89(4):897–908.
- 190. Santana P.A. Jr., Kumar L., Da Silva R.S. & Picanço M. C. 2019. Global geographic distribution of *Tuta absoluta* as afected by climate change. Journal of Pest Science, 92(4):1373–1385.
- 191. Cuthbertson A.G.C., Mathers J.J., Blackburn I.F.M., Koryscinka A., Luo W., Jacobson R.J. & Northing P. 2013. Population development of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) under simulated UK glasshouse conditions. Insects, 4(2): 185–197.
- 192. **Krechemer F.S. & Foerster L.A. 2015.** *Tuta absoluta* (lepidoptera: Gelechiidae): thermal requirements and effect of temperature on development, survival, reproduction and longevity. European Journal of Entomology, 112(4): 658–663.
- 193. Santana P.A.Jr., Kumar L.R. S. Da Silva R.S. & Picanço M.C. 2019. Global geographic distribution of Tuta absoluta as affected by climate change. Journal of Pest Science, 92:1373–1385.
- 194. Osman M. K., Mandour N.S., Abd El-Hady M.A. & Sarhan A.A. 2015. Influence of temperature on some biological attributes and life table analysis of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Lepidoptera; Gelechiidae). Entomology and Applied Science Letters, 2(2):7-15.
- 195. **Tabikha R.M.M. & Hassan A.N.T. 2015.** Annual Generations and Population Fluctuation of Tomato Leaf Miner Moth *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in El-Behera Governorate, Egypt. Egyptian Academic Journal of Biological Sciences, 8(1):141-153.
- 196. **Polat B., Özpınar A. & Kürşat Şahin A. 2016.** Studies of selected biological parameters of tomato leafminer *Tuta absoluta (*Meyrick), (Lepidoptera:Gelechiidae) under natural conditions. Phytoparasitica, 44:195–202.

- 197. **Allache F., Houhou M.A., Osmane I., Naili L. & Demnati F. 2012.** Suivi de l'évolution de la population de *Tuta absoluta* Meyrick (Gelichiidae), un nouveau ravageur de la tomate sous serre à Biskra (sud-est d'Algérie). Entomologie Faunistique Faunistic Entomology, 65: 149–155.
- 198. **Korycinska A. & Moran H. 2009.** Plant Pest Notice: South American tomato moth *Tuta absoluta*. Department for Environment, Food and Rural Affairs, Food and Environment Research Agency, 56:1–4.
- 199. **Vargas H.C. 1970.** Observaciones sobre la biología y enemigos naturales de la polilla del tomate, *Gnorimoschema absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Idesia, 1:75–110.
- 200. **Campos R.G. 1976.** Control químico del "minador de hojas y tallos de la papa" (*Scrobipalpula absoluta* Meyrick) en el valle del Cañete. Revista Peruana de Entomologia, 19(1):102–106.
- 201. **Galarza J. 1984. Laboratory assessment of some solanaceous plants as possible** food-plants of the tomato moth *Scrobipalpula absoluta* (Meyr.) (Lepidoptera: Gelechiidae). Idia, 421/424:30–32.
- 202. **García M.F. & Espul J.C. 1982.** Bioecología de la polilla del tomate (*Scrobipalpula absoluta*) en Mendoza, República Argentina. Taxonomy of taxonomists Nature, 356:281–282.
- 203. Mallea, Adolfo R., Mácola, Guido S., García Sáez, José G., Bahamondes, Luis A., Suárez, J.H. 1974. Anomalías en antena de ejemplares macho de Oiketicus Moyan oi Mallea et al [1974]. Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias: Universidad Nacional de Cuyo, 18(1): 77-79.
- 204. Urbaneja A., Desneux N., Gabarra R., Arnó, J., González-Cabrera J., Mafra Neto A., Stoltman L., Pinto A. de S. & Parra J.R.P. 2013. Biology, ecology and management of the tomato borer, *Tuta absoluta*. In: Peña JE (ed) Potential invasive pests of agricultural crops, CABI series, 6: 98-125.

- 205. Wyckhuys K., Bordat D., Desneux N. & Fuentes Quintero L.S. 2013. *Tuta absoluta* (Meyrick) 2: un ravageur invasif des cultures maraîchères pour l'Afrique sub-saharienne. Manuel n°2, Ed. COLEACP/ PIP, 14 pp.
- 206. **Portakaldali M., Öztemiz S. & Kütük H. 2013.** A new host plant for *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Turkey. Journal of the Entomological Research Society, 15(3): 21–24.
- 207. **Kharroubi A. 2008.** Le *Tuta absoluta* menace la tomate marocaine. Available via http://www.oujdacity.net/nacionale-article-14740-fr.html
- 208. **Brévault T., Sylla S. Diatte M., Bernadas G. & Diarra K. 2014.** *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae): a new threat to tomato production in sub-Saharan Africa. African Entomology, 22 (2):441–444.
- 209. **Ouardi K., Chouibani M., Rahel M.A. & El Akel M. 2012.** Stratégie Nationale de lutte contre la mineuse de la tomate *Tuta absoluta* Meyrick. EPPO Bulletin, 42 (2): 281–290.
- 210. Han P., Bayram Y., Shaltiel-Harpaz L., Sohrabi F., Saji A., Tair Esenali U., Jalilov A., Ali A., Shashank P.R., Ismoilov K., Lu Z-z., Wang S., Zhang G-f., Wan F-h., Biondi A. & Desneux N. 2018. Tuta absoluta continues to disperse in Asia: damage, ongoing management and future challenges. Journal of Pest Science, 92(4): 1317–1327.
- 211. Suinaga F.A., Casali V.W.D., Picanço M. & E Foster J. 2004. Genetic divergence among tomato leafminer populations based on AFLP analysis. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 39 (7): 645–651.
- 212. **Torres J.B., Faria C.A., Evangelista Jr W.S. & Pratissoli D. 2001.** Within-plant distribution of the leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) immatures in processing tomatoes, with notes on plant phenology. International Journal of Pest Management, 47 (3):173–178.
- 213. Colella T. & Caponero A. 2010. Basilicata In *Tuta absoluta*: guida alla conoscenza e recenti acquisizioni per una corretta difesa. (eds Sannino L & Espinosa B). L'Informatore Agrario, 46 (1):94–96.

- 214. **Abbes K. & Chermiti B. 2014**. Propensity of three Tunisian populations of the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) for deuterotokous parthenogenetic reproduction. African Entomology, 22(3): 538–544.
- 215. Zaid R. 2010. Inventaire des ennemis naturels de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (*Lepidoptera, Gelechiidae*) et effet de son parasite *Diglyphus isaea* (*Hymenoptera, Eulophidae*) sur deux variétés de tomate dans les régions de Staoueli et Chéraga. Thèse ing. Agro., Univ. Blida, 113 p.
- 216. **Zaid R. 2013.** caractérisation et cinétique d'accumulation des substances de défense chez la tomate. Thèse Magister. Agro., Univ. Blida1, 126 p.
- 217. Caffarini P. M., Folcia A. M., Panzardi S. R. & Pérez A. 1999. Incidencia de bajos niveles de daño foliar de *Tuta absoluta* (Meyrick) en tomate. Boletin de Sanidad Vegetal Plagas, 25:75-78.
- 218. **Notz A.P. 1992.** Distribution of eggs and larvae of *Scrobipalpula absoluta* in potato plants. Revista de la Facultad de Agronomia (Maracay), 18:425–432.
- 219. **Aubert S. 2008.** Légumes et fruits biologiques: caractéristiques alimentaires. Médecine et Nutrition, 44(3):101-112.
- 220. Potting R.P.J., van der Gaag D.J., Loomans A., van der Straten M, Anderson H. MacLeod A., Castrillón J.M.G. & Cambra, G.V. 2013. Tuta absoluta, Tomato leaf miner moth or South American tomato moth. Ministry of Agriculture, Nature and Food Quality, Plant Protection Service of the Netherlands, pp 28.
- 221. Garnas J.R., Auger-Rozenberg M.A., Roques A., Bertelsmeier C., Wingfield M.J., Saccaggi D.L., Roy H.E. & Slippers B. 2016. Complex patterns of global spread in invasive insects: eco-evolutionary and management consequences. Biological Invasions, 18: 935–952.
- 222. **Illakwahhi D.T. & Srivastava B.B.L. 2017.** Control and Management of Tomato Leafminer -*Tuta Absoluta* (Meyrick) (Lepidotera, Gelechiidae). IOSR Journal of Applied Chemistry, 10:4-22.

- 223. Launois-Luong M.H., Launois M. & Rachadi T. 1988. La lutte chimique contre les criquets du sahel. Montpellier : CIRAD-PRIFAS, (Acridologie Opérationnelle n° 3), 83 p
- 224. **Fredon L. 2018.** Les outils d'aide à la décision. Protéger ses végétaux. Bulletin de santé du végétal Ecophyto, 2-4.
- 225. Van der Straten M.J., Potting R.P.J. & Van der Linden A. 2011. Introduction of the tomato leafminer *Tuta absoluta* into Europe. Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting, 22:23-30.
- 226. **Aynalem B. 2018.** Tomato leafminer (*Tuta absoluta* Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) and its current ecofriendly management strategies: A review. Journal of Agricultural Biotechnology and Sustainable Development, 10(2):11-24.
- 227. **Lietti M.M.M., Botto E., & Alzogaray R.A., 2005.** Insecticide resistance in Argentine population of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotropical Entomology, 34(1):113-118.
- 228. Larrain P. 1992. Plagas en cultivos bajo plástico. IPA La Platina, 73:41-52.
- 229. **Dubon G. 2010**. Tout reste à tester sur *Tuta absoluta*. Réussir fruits et légumes. CTIFL, n°291 : 32-34.
- 230. **Megido R.C., Haubruge E. & Verheggen F.J. 2013.** Pheromone-based management strategies to control the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). A review, 17(3):475-482.
- 231. Michereff filho M., Vilela E.F., Jham G.N., Attygalle A., Svatos A. & Meinwald J. 2000. Initial studies of mating disruption of the tomato moth, Tuta absoluta (Lepidoptera: Gelechiidae) using synthetic sex pheromone. Journal of the Brazilian Chemical Society, 11(6):621–628.
- 232. **Doré T., Roger-estrade J., Le Bail M. & Ney B.M.P. 2006**. L'agronomie aujourd'hui, Edition Quae. 384 p.

- 233. Silva G.A., Picanco M.C., Bacci L., Crespo A.L.B., Rosado J.F., Narciso R. & Guedes C. 2011. Control failure likelihood and spatial dependence of insecticide resistance in the tomato pinworm, *Tuta absoluta*. Pest Management Science, 67: 913–920.
- 234. Leite G.L.D., Picanço M., Jham G.N. & Marquini F. 2004. Intensity of *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera:Gelechiidae) and *Liriomyza* spp. (Diptera:Agromyzidae) attacks on *Lycopersicum esculentum* Mill. leaves. Ciência e Agrotecnologia, 28:42-48.
- 235. Marcela M.M.L., Botto E. & Alzogaray R.A., 2005. Resistência a inseticidas em populações argentinas de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotropical Entomology, 34: no.1.
- 236. Guedes R. N. C., Roditakis E., Campos M.R., Haddi K., Bielza P., Siqueira H. A.A., Tsagkarakou A., Vontas J. & Nauen R. 2019. Insecticide resistance in the tomato pinworm Tuta absoluta: patterns, spread, mechanisms, management and outlook. Journal of Pest Science, 92: 1329–1342.
- 237. **Salazar E.R. & Araya J.E. 1997**. Detección de resistencia a insecticidas en la polilla del tomate. Simiente, 67: 8-22.
- 238. **Hmimina M. 2016. Retour** en force de *Tuta absoluta* : causes et méfaits ; Agriculture du Maghreb, 99: 76-78 .
- 239. **Moore J..E. 1983.** Control of tomato leafminer (*Scrobipalpula absoluta*) in Bolivia. Tropical Pest Management, 29(3):231–238.
- 240. **Guedes R.N.C. & Siqueira H.A.A. 2012.** The tomato borer *Tuta absoluta*: insecticide resistance and control failure. CAB Rev Perspect Agric Vet Sci Nutr Nat Resour 7:1–7.
- 241. **Testud F. & Grillet J.P. 2007**. Insecticides organophosphorés, carbamates, pyréthrinoïdes de synthèse et divers. Encyclopédie Médico- Chirurgicale-Pathologie professionnelle et de l'environnement, 2(2) :1-24

- 242. Gontijo P.C., Picanço M.C., Pereira E.J.G., Martins J.C., Chediak M., Guedes R.C. 2013. Spatial and Temporal Variation in the Control Failure Likelihood of the Tomato Leaf Miner, *Tuta absoluta*. Annals of Applied Biology, 162(1):50-59.
- 243. Silva J.E., Assis C.P.O., Ribeiro L.M.S. & Siqueira H.A.A. 2016. Field-Evolved Resistance and Cross-Resistance of Brazilian *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) Populations to Diamide Insecticides. Journal of Economic Entomology, 109(5):2190-2195.
- 244. **Biondi A., Guedes R. N. C., Wan F. H. & Desneux N. 2018.** Ecology, worldwide spread, and management of the invasive South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*: Past, present, and future. Annual Review of Entomology, 63 (1): 239–258.
- 245. Michereff Filho M. & Vilela E.F. 2000. Traça-do-tomateiro, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). In: Vilela, E.F.; Zuchhi, R.A.; Cantor, F. (Ed.). Histórico e impacto das pragas introduzidas no Brasil. Ribeirão Preto: Holos, pp. 81-84.
- 246. **Lecompte F. & Causse M. 2014.** Variétés et systèmes de culture de tomate: les apports conjoints de la génétique et de l'agronomie. Revue Agronomie, Environnement &Sociétés, 4(2):23-34.
- 247. Ventura M.U. & Vendramim J.D. 1996. efeito de genótipos de Lycopersicon spp. Contendo diferentes teores de aleloquímicos sobre *Phthorimae operculella* (ZEII.). Pesquisa. Agropececuária Brasileira, Brasilia, 31(12):835-842.
- 248. **Giustolin T.A. & Vendramim J., 1994.** Efeito de duas espcies de tomateiro na biologia *de Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick). Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, Londrina, 23(3): 511-517.
- 249. Nienhuis J., Helentjaris T., Slocum M., Ruggero B. & Schaefer A. 1987.

 Restriction Fragment Length Polymorphism Analysis of Loci Associated with Insect Resistance in Tomato. Crop Science, 27(4):797-803.

- 250. Bleeker P.M., Mirabella R., Diergaarde P.J., VanDoorn A., Tissier A., Kant M.R. & Prins M., de Vos M. Haring M.A. & Schuurink R.C.2012. Improved herbivore resistance in cultivated tomato with the sesquiterpene biosynthetic pathway from a wild relative. Proceedings of the National Academy of Sciences, 109(49), 20124–20129.
- 251. Azevedo S.M., Ventura Faria M., Maluf W.R., Oliveira A.C.B. & Freitas J.A. 2003. Zingiberene mediated Resistance to the South American Tomato Pinworm Derived from *Lycopersicon hirsutum* var. hirsutum. Euphytica, 134:347–351.
- 252. Maluf W.R., Silva V.F., Cardoso M.D.G., Gomes L.A.A., Neto A.C.G., Maciel G.M. & Nízio D.A.C. 2010. Resistance to the South American Tomato Pinworm *Tuta absoluta* in High Acylsugar and/or High Zingiberene Tomato Genotypes. Euphytica, 176:113–123.
- 253. **Sohrabi F., Nooryazdan H.R., Gharati B. & Saeidi Z. 2017.** Plant Resistance to the Moth *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in Tomato Cultivars. Neotropical Entomology, 46(2): 203–209.
- 254. Öztemiz S. 2012. The tomato leafminer (*Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) and its biological control. KSU Journal of Nature and Science, 15 (4): 47-57.
- 255. Mollá O., Alonso M., Monton H., Beitia F., Verdù M. J., González-Cabrera J. & Urbaneja, A. 2010. Control biologico de *Tuta absoluta*. Catalogacion de enemigos naturales y potencial de los miridos depredadores como agentes de control. Phytoma, 217, 42–46.
- 256. Vacas S., Alfaro C., Primo J. & Navarro-Llopis V. 2011. Studies on the development of a mating disruption system to control the tomato leafminer, *Tuta absoluta* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae). Pest Management Science, 67(11):1473–1480.

- 257. Zappala L., Biondi A., Alma A., Al-Jboory I.J., Arno J., Bayram A., Chailleux A., El-Arnaouty A., Gerling D., Guenaoui Y., Shaltiel-Harpaz L., Siscaro G., Stavrinides M., Tavella L., Vercher Aznar R., Urbaneja A. & Desneux N. 2013. Natural enemies of the South American moth, *Tuta absoluta*, in Europe, North Africa and Middle East, and their potential use in pest control strategies. Journal of Pest Science, 86(4):635–647.
- 258. **Vivan L.M., Torres J. B. & Veiga A.F. 2003.** Development and reproduction of a predatory stink bug, Podisus nigrispinus in relation to two different prey types and environmental conditions. BioControl, 48:155–168.
- 259. **Medeiros M.A.d. 2007.** The role of biodiversity in managing the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) (Doctoral Dissertation). University of Brasilia.145 p.
- 260. Van Lenteren J.C., Bolckmans K., Kohl J., Ravensberg W. & Urbaneja A.
 2018. Biological control using invertebrates and microorganisms: Plenty of new opportunities. BioControl, 63:39–59.
- 261. **Benchaabane Boukhatem S. 2016.** Effets du Spinosad sur différents aspects physiologiques d'un ravageur à intérêt agronomique *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) : Toxicité, biomarqueurs enzymatiques, métabolisme et reproduction. These de doctorat. Universite Badji Mokhtar Annaba ,118 p.
- 262. Chaudhary S., Kanwar R.K., Sehgal A., Cahill D.M., Barrow C.J., Sehgal R. & Kanwar J.R. 2017. Progress on *Azadirachta indica* Based Biopesticides in Replacing Synthetic Toxic Pesticides. Frontiers in Plant Science; 8:610.
- 263. **Agriculture durable Afrique. 2019.** Utilisation et potentiel du neem en agriculture biologique Le neem dans la lutte antiparasitaire
- 264. **Pohe J. & Agneroh T. A. 2013.** L'huile des graines de neem, un fongicide alternatif à l'oxyde de cuivre dans la lutte contre la pourriture brune des cabosses de cacaoyer en Côte d'Ivoire, Journal of Applied Biosciences, 62: 4644 4652.

- 265. Garba M., Adamou H., Dan Mairo M., Oumarou S., Gougari B., Ousmane T., Salifou A. & Delmas P. 2017. Utilisation des Extraits aqueux de Neem (*Azadirachta Indica* Juss) dans la lutte contre la chenille mineuse de la tomate, Tuta absoluta (Meyrick, 1917) au Niger. AFPP 11e Conférence Internationale sur les ravageurs et auxiliaires en agriculture Montpellier 25 et 26 octobre 2017.
- 266. Zappalà L., Biondi A., Alma A., Al-Jboory I. J., Arnò J., Bayram A. & Desneux N. 2013. Natural enemies of the South American moth, *Tuta absoluta*, in Europe, North Africa and Middle East, and their potential use in pest control strategies. Journal of Pest Science, 86: 635–647.
- 267. **Urbaneja A., González-Cabrera J., Arnó J., & Gabarra R. 2012. Prospects for** the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. Pest Management Science, 68(9): 1215–1222.
- 268. Shaltiel-Harpaz L., Gerling D., Graph S., Kedoshim H., Azolay L., Rozenberg T. & Alon T. 2016. Control of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae), in openfield tomatoes by indigenous natural enemies occurring in Israel. Journal of Economic Entomology, 109(1):120–131.
- 269. Ferracini C., Bueno V.H.P., Dindo M.L., Ingegno B.L., Luna M.G., Salas Gervassio N.G., Sánchez N.E., Siscaro G., van Lenteren J.C., Zappalà L. & Tavella L. .2019. Natural enemies of *Tuta absoluta* in the Mediterranean basin, Europe and South America. Biocontrol Science and Technology, 29 (6):578-609.
- 270. Castañé C., Arnó J., Gabarra R. & Alomar O. 2011. Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. Biological Control, 59: 22–29.
- 271. Cabello T., Gallego J.R., Fernandez F.J., Gamez M., Vila E., Del Pino M. & Hernandez-Suarez E. 2012. Biological control strategies for the South American tomato moth (Lepidoptera: Gelechiidae) in greenhouse tomatoes. Journal of Economic Entomology, 105(6): 2085–2096.

- 272. Chailleux A., Biondi A., Han P., Tabone E. & Desneux N. 2013. Suitability of the pest-plant system *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae)-tomato for Trichogramma (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitoids and insights for biological control. Journal of Economic Entomology, 106(6):2310–2321.
- 273. **Hogea S.Ş. 2020.** *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera:Gelechiidae) biology, ecology, prevention and control measures and means in greenhouse tomato crops. A review. Current Trends in Natural Sciences, 9(17): 222-231.
- 274. Gabarra R., Arnó J., Lara L., Verdú M.J., Ribes A., Beitia F. & Riudavets J. 2014. Native parasitoids associated with Tuta absoluta in the tomato production areas of the Spanish Mediterranean Coast. BioControl, 59:45–54.
- 275. Calvo F.J., Soriano J.D., Stansly P.A. & Belda J.E. 2016. Can the parasitoid Necremnus tutae (Hymenoptera:Eulophidae) improve existing biological control of the tomato leafminer Tuta absoluta (Lepidoptera: Gelechiidae)? Bulletin of Entomological Research, 106:502–511.
- 276. **Bodino N., Ferracini C. & Tavella L. 2019.** Functional response and agespecific foraging behaviour of *Necremnus tutae* and *N. cosmopterix*, native natural enemies of the invasive pest *Tuta absoluta* in Mediterranean area. Journal of Pest Science, 92:1467–1478.
- 277. **Batalla-Carrera L., Morton A. & Garcia-del-Pino F. 2010.** Efficacy of entomopathogenic nematodes against the tomato leafminer Tuta absoluta in laboratory and greenhouse conditions. BioControl, 55:523–530.
- 278. Dammak M., Khedher S.B., Boukedi H., Chaib I., Laarif A. & Tounsi S. 2016. Involvement of the processing step in the susceptibility/tolerance of two lepidopteran larvae to Bacillus thuringiensis Cry1Aa toxin. Pesticide Biochemistry and Physiology, 127: 46-50.
- 279. Contreras J., Mendoza J.E., Martínez Aguirre M.R., Garcíavidal L., Izquierdo J. & Bielza P. 2014. Efficacy of Enthomopathogenic Fungus Metarhizium anisopliae Against Tuta absoluta (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of Economic Entomology, 107: 121-124.

- 280. Pires L.M., Marques E.J., Wanderley-Teixeira V., Teixeira A.A.C., Alves L.C., Alves E.S.B. 2009. Ultrastructure of tuta absoluta parasitized eggs and the reproductive potential of females after parasitism by *metarhizium anisopliae*. Micron, 40:255-261.
- 281. **Badaoui M.I. & Berkani A. 2011**. Morphologie et comparaison des appareils génitaux de deux espèces invasives *Tuta absoluta* Meyrick 1917 et *Phthorimaea operculella* Zeller 1873 (Lepidoptera : Gelechiidae). Entomologie faunistique Faunistic Entomology, 63 (3):191-194.
- 282. **Allache F., Bouta Y. & Demnati F. 2015.** Population development of the tomato moth *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in greenhouse tomato in Biskra, Algeria. Journal of Crop Protection, 4:509–517.
- 283. **Koudjil M., Boukabcha F. & Harichane H. 2014.** Perte en rendement et déprédation par la mineuse, *Tuta absoluta* (Lepidoptera:Gelechiidae) sur la culture de tomate, dans la wilaya de Chlef (Algérie). Nature & Technology, 12:73-85.
- 284. **Oukil S., Boukassem M. & Benabdellah S., 2011.** Étude de l'entomofaune de deux variétés de tomate. Fluctuation temporelle des vols de *Tuta absoluta* Meyrick (Gelechiidae) dans la Mitidja orientale en zone littorale (wilaya de Boumerdes). EPPO/IOBC/FAO/EPPO Joint International Symposium on management of *Tuta absoluta* (tomato borer) Agadir, Marocco, November 16-18.
- 285. **Aroun M.E.F., ZAID R. & Daniel P. 2014.** *Diglyphus isaea* Walker 1838 (Hymenoptera: Eulophidae), un nouveau parasite larvaire de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta.* Revue Agrobiologia, 5:34-39.
- 286. **Boualem M., Allaoui H., Hamadi R. & Medjahed M. 2012**. Biologie et complexe des ennemis naturels de *Tuta absoluta* à Mostaganem (Algérie). EPPO Bulletin, 42 (2): 268–274.
- 287. **Dehliz A. & Guénaoui Y. 2015**. Natural enemies of *Tuta absoluta* (Lepidoptera:Gelechiidae) in Oued Righ region, an arid area of Algeria. Academic Journal of Entomology, 8(2):72–79.

- 288. **Badaoui M.I., Berkani A. & Lotmani B. 2010.** Les entomopathogènes autochtones, nouvel espoir dans le contrôle biologique de *Tuta absoluta* Meyrick 1917 (Lepidoptera:Gelechiidae) en Algérie. Faunistic Entomology, 63(3):165-169
- 289. **Gacemi A. & Guenaoui Y. 2012.** Efficacy of Emamectin Benzoate on *Tuta absoluta* Meyrick (Gelechiidae) infesting a protected tomato crop in Algeria Academic Journal of Entomology, 5:37-40.
- 290. **Van der Blom J. 2010.** Applied entomology in Spanish greenhouse horticulture. Proceeding of the Netherlands Entomological Society Meeting, 21:9-17.
- 291. **MADR. 2014.** https://www.inpv.edu.dz/questions-du-terrain/est-ce-que-la-mineuse-est-toujours-un-danger-pour-les-tomatiers-en-algerie/
- 292. **Badaoui M.I. 2018.** Contribution à l'étude de la dynamique des populations de *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera ; Gelechiidae) et essais de contrôle biologique sur la culture de tomate. Thèse de doctorat. Universite Abdelhamid Ibn Badis de Mostaganem. 200 p.
- 293. **Barka W. 2018.** Bio-écologie et dynamique des populations de la mineuse sudaméricaine Tuta absoluta Meyrick (Lepidoptera, Gelechiidae) sur tomate sous serre dans la région de M'sila. Université Mohamed Khider de Biskra. Faculté des Sciences Exactes et des Sciences de la Nature et de la Vie. Département des Sciences Agronomiques, pp:55.
- 294. **Dajoz R. 1985.** Précis d'écologie. Ed. Dunod, Paris, 505 p.
- 295. **Bagnouls F. & Gaussen H. 1953.** Saison sèche et indice xérothermique Bull. Soc. Hist. Nat.Thoulouse, 88 (3-4):139-239.
- 296. **Emberger L., 1952**. Sur le quotient pluviothermique. C. R. Acad. Sc., 234: 2508-2510.
- 297. **Liêm T.V. 1977.** Morphologie des pièces génitales et nervation alaire des principales pyrales foreurs du riz en côte d'ivoire. Description de quelques hyménoptères parasites. Cahiers ORSTOM, série Biologie, 12 (1) : 29-45.

- 298. **Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L. & Dewaard J.R. 2003.** Biological identifications DNA barcodes. Philos T Roy Soc Lond B, 270:313–321.
- 299. **Povolny D. 1975.** On three neotropical species of gnorimoschemini (Lepidoptera, Gelechiidae) MINING Solanaceae. ACTA UNIVERSITATIS AGRICULTURAE Sbornilt Vysol-zé šl oly zctnèclèlslté v Broc (îatla A), Facultas agronorníca -- Spisy fakttlty agronomické,15p
- 300. Folmer R.H.A., Nilges M., Folkers P.J.M., Konings R.N.H. & Hilbers C.W. 1994. A Model of the Complex between Single-stranded DNA and the Single-stranded DNA Binding Protein Encoded by Gene V of Filamentous Bacteriophage M13, Journal of Molecular Biology, 240 (4): 341-357.
- 301. Li W., Cowley A., Uludag M., Gur T., McWilliam H., Squizzato S., Park Y.M., Buso N. & Lopez R. 2015. The EMBL-EBI bioinformatics web and programmatic tools framework. Nucleic Acids Research, 43: W580–W584.
- 302. **Gomide E.V.A., Vilela E.F. & Picanço M. 2001.** Comparação de procedimentos de amostragem de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae) em tomateiro estaqueado. Neotropical Entomology, 30 : 697–705.
- 303. **Bogdani Eni. 2011.** Étude expérimentale et optimisation du procédé de lyophilisation de l'ibuprofène en milieu organique. Médecine humaine et pathologie. Université Claude Bernard Lyon I, p.201.
- 304. **Hammer O., Harper D. A.T. & Ryan P.D. 2001.** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica, 4:9.
- 305. **Djazouli Z.E., Doumandji-Mitiche B. & Petit D. 2009.** Spatio-temporal variations of functional groups in a Populus nigra L. entomocenosis in the Mitidja plain (Algeria). Comptes Rendus Biologies, 332 : 848–860

- 306. **Zaid R., Gauthier N. & Djazouli Z.E. 2019**. Dynamique des populations et des infestations de la mineuse sud-américaine de la tomate *Tuta absoluta* sur trois cultures maraîchères en algérie : influence de la plante-hôte et des variations de température. Revue Agrobiolgia, 9(2) :1715-1730
- 307. Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L. & Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. American Scientist, 84: 468-478.
- 308. **Williamson M. & Fitter A. 1996**. The varying success of invaders. Ecology, 77: 1661-1666.
- 309. Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N. & Weller S.G. 2001. The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 32: 305-332.
- 310. **Audouin M. 1821.** Observations sur organes copulateurs mâles des Bourdons. Rapport lu par Latreille en lundi 9 avril. Annales Générales des Sciences Physiques, 8 : 285-289.
- 311. **Mutamiswa R., Machekano H. & Nyamukondiwa C. 2017.** First report of tomato leaf miner, Tuta absoluta (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), in Botswana, Agric & Food Secur, 6: 49.
- 312. **Visser D., Uys M. Vivienne., Nieuwenhuis R. J. & Pieterse W. 2017**. First records of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera : Gelechiidae) in South Africa. BioInvasions Records, 6 (4) : 301–305.
- 313. **Ishtiaq M., Sadique M., Faried N., Naeem-Ullah U.M. & Hamza A. 2020.** First record of tomato leafminer, *tuta absoluta* (meyrick 1917) (lepidoptera : gelechiidae) from southern part of punjab, pakistan. The Journal of Animal & Plant Sciences, 30(6): 1604-1611 ISSN (print): 1018-7081.

- 314. **Corro Chang P. E. & Metz M. 2021**.Classification of T*uta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae: Gelechiinae: Gnorimoschemini) Based on Cladistic Analysis of Morphology," Proceedings of the Entomological Society of Washington, 123(1): 41-54.
- 315. Cherif A., Glaucia M., Wiem H., Barhoumiattia S., Hausmann A. & Lebdi-Grissa K. 2017. Some remarks on the genetic uniformity of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of Entomology and Zoology Studies, 5: 1380–1382.
- 316. Carvalho G.A., Corrêa A.S., de Oliveria L.O, Chediak M., Siqueira H.A.A. & Guedes R.N.C. 2018. Wolbachia strains, and lack of genetic diversity and parthenogenesis in Brazilian populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of Applied Entomology, 142: 905–910
- 317. Ndiaye A., Bal A.B., Chailleux A., Garba M., Brévault T. & Gauthier N. 2021. Range-wide mitochondrial genetic homogeneity in the invasive South American tomato pinworm, Tuta absoluta (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) with a focus on Africa. African Entomology, 29(1): 42-58.
- 318. Wolda H. 1988. Insect seasonality: why? Annu Rev Ecol Syst, 19:1–18.
- 319. **Spiegel L.H. & Price P.W.1996.** Plant aging and the distribution of Rhyacionia neomexicana (Lepidoptera : Tortricidae). Environ Entomol, 25: 359–365.
- 320. **Waltz A.M. & Whitham T.G. 1997.** Plant development affects arthropod communities: opposing impacts of species removal. Ecology, 78:2133–2144.
- 321. Bawin T., De Backer L., Dujeu D., Legrand P., Caparros Megido R. & Francis F. 2014. Infestation level influences oviposition site selectionin the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Insects, 5: 877–884. doi:10.3390/insects5040877.
- 322. **Bacci L. 2006.** Fatores determinantes do ataque de *Tuta absoluta* ao tomateiro. PhD Thesis. Universidade Federal de Viçosa.

- 323. **Gripenberg S., Mayhew P.J., Parnell M. & Roslin T. 2010.** A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. Ecology Letters, 13:383–393.
- 324. **Gómez Jiménez M.I., Sarmiento C.E., Díaz M.F., Chauta., Peraza A., Ramirez A. & Poveda K. 2014.** Oviposition, larval preference, and larval performance in two polyphagous species: does the larva know best? Entomologia Experimentalis et Applicata, 153:24–33.
- 325. Bawin T., Dujeu D., De Backer L., Fauconnier M.L., Lognay G., Delaplace P., Francis F. & J. Verheggen F. 2015. Could alternative solanaceous hosts act as refuges for the tomato leafminer, *Tuta absoluta*? Arthropod-plant interactions, DOI 10.1007/s11829-015-9383-y
- 326. **Cherif A. & Verheggen F. 2019.** A review of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) hostplants and their impact on management strategies. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 23(4): 270-278
- 327. **Pereyra P.C. & Sánchez N.E. 2006**. Effect of two solanaceous plants on developmental and population parameters of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae), Neotropical Entomology, 35 : 671–676.
- 328. **Fadimeuzun A.K.B. & Karaca İ. 2015.** Determination of oviposition preference of *Tuta absoluta* to tomato, pepper and eggplant. Asian J. Agric. Food Sci.: 2321–15713.
- 329. Brevault T., Sylla S., Diatte M., Bernadas G. & Diarra K. 2014. *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae): a new threat to tomato production in sub-Saharan Africa: Short communications. Afr. Entomol., 22:441-444.
- 330. **Sylla S., Brévault T. & Bocar Bal A. & al., 2017**. Rapid spread of the tomato leafminer, *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae), aninvasive pest in sub-Saharan Africa. Entomol Gen, 36:269–283.

- 331. Proffit M., Birgersson G., Bengtsson M., Reis R.Jr, Witzgall P., Lima E. **2012.** Attraction and oviposition of *Tuta absoluta* females in response to tomato leaf volatiles. J Chem Ecol, 37:565–574.
- 332. França F.H. & Castelo Branco M. 1992. Ocorrência da traça-do-tomateiro (*Tuta absoluta*) em solanáceas silvestres no Brasil Central, Hortic Bras, 10: 6-10.
- 333. Cocco A., Deliperi S., Lentini A., Mannu R. & Delrio G. 2015. Seasonal phenology of *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) in protected and openfield crops Mediterranean climatic conditions. Phytoparasitica, 43:713–724.
- 334. Salama E.R., Abd H.S., Ismail I.A.K., Fouda M., Ebadah I. & Shehata I. 2015. Some Ecological and Behavioral Aspects of the Tomato Leaf Miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae). Journal of Balkan Ecology, 6(3): 110-115.
- 335. **Saleh D., Laarif A., Clouet C. & Gauthier N. 2012.** Spatial and host-plant partitioning between coexisting *Bemisiatabaci* cryptic species in Tunisia. Population Ecology, 54:261–274
- 336. Leite G.L.D., Picanço M., Guedes R. N. C. & Skowronski I. 1999. Effect of fertilization levels, age and canopy height of Lycopersicon hirsutum on the resistance to *Myzus persicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, Ed. Dordrecht, 91(2): 267-273.
- 337. **Oliveira I.R. 1999.** Fatores que afetam a intensidade do ataque de *Liriomyza trifolii* (Burgess) ao repolho. Ed Dissertação (Mestrado em Entomologia) Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 43 p.
- 338. **Lacordaire A.I & Feuvrier E. 2010.** Tomate, traquer *Tuta absoluta*. (Phytoma la défense des végétaux n°632, dossier moyens alternatifs : 40-44.

- 339. Aroun M.E.F. & Lourdi Y. 2011. Contribution à l'étude écobiologique de Tuta absoluta Meyrick, 1917 (Lepidoptera, Gelechiidae) sur une culture de tomate sous abri serre de la ferme pilote El Affroun (Mitidja centre, Algérie). Agrobiologia, numéro special, Ed. Lab. Biotech.prod.veg., juin 2011, Univ Blida, Algérie, 55-67
- 340. **Lourdi A. 2009.** Contribution à l'étude écobiologique de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera, Gelechiidae) sur une culture de tomate sous abris serre de la ferme pilote El-Affroun, Thèse Ing. Agro., blida, 73p
- 341. **Bellatreche M. 2012**. Bioecologie de *Tuta absoluta* (Lepidoptera, gelechiidae) sur differentes varietes de tomate en serre et essai de lutte a l'aide de quelques extraits de plantes. Memoire de magister. Univ.Blida.142p.
- 342. **Anieke J. 1990**.Host specialization inphytophagous insects. Annual reviews of ecological systems, 21:243-273.
- 343. **Fraval A. 1989.** Lymantria dispar au Maroc. Ed. Actes Editions à Rabat, 220p.
- 344. **House, H. L., 1965**. Insect nutrition (The physiology of insecta). Vol. I. Academie Press, New York. (ed. M. Rockstein): 769-813.
- 345. **Torres J. B., Faria C. A, Evangelista W.S. Jr & Pratissoli D. 2001.** Within-plant distribution of the leaf miner *Tuta absoluta* (Meyrick) immatures in processing tomatoes, with notes on plant phenology, International Journal of Pest Management, 47(3): 173-178.
- 346. Lawrence R.K., Mattson W.J. & Haack R.A. 1997. White spruce and the spruce budworm: defining the phenological window of susceptibility. Cano Entomol., 129: 291-318.
- 347. Mahmoud Y.A., Ebadah I.M.A., Abd-Elrazek A.S., Abd-Elwahab T.E. & Masry S.H.D. 2015. Population fluctuation of tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) during winter and summer plantations in Egypt. Res J Pharm, Biol Chem Sci., 6:647–652.

- 348. **Leather S.R. 1990.** Life history of insect herbivores in relation to hostquality. In: Bernays EA (ed) Insect-plant interactions. CRC Press, Florida: 175–207.
- 349. **Taha A.M, Afsah A.F.E. & Fargalla F.H. 2013.** Evaluation of the effect of integrated control of tomato leafminer *Tuta absoluta* with sex pheromone and insecticides. Nat Sci, 11:26–29.
- 350. Kahrer A., Moyses A., Hochfellner L. & Tiefenbrunner W. 2019. Modelling time-varying low-temperature-induced mortality rates for pupae of *Tuta absoluta* (Gelechiidae, Lepidoptera). J Appl Entomol., 143:1143–1153.
- 351. **Machekano H., Mutamiswa R. & Nyamukondiwa C. 2018**. Evidence ofrapid spread and establishment of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae) in semi-arid Botswana. Agric Food Secur7 :48
- 352. **Tonnang H.E.Z., Mohamed S.F., Khamis F. & Ekesi S. 2015**. Identification and risk assessment for worldwide invasion and spread of *Tuta absoluta* with a focus on Sub-Saharan Africa: Implications for Phytosanitary Measures and Management. Plos One 10, e0135283.
- 353. **Firake D.M. & Khan M.A. 2013.** Do daily alternating temperatures affect the performance of egg parasitoids, Trichogramma spp. Journal of Insect Science, 14:1–14.
- 354. Santana P.A., Kumar L., Da Silva R.S. & Picanço M.C. 2019. Global geographic distribution of *Tuta absoluta* as affected by climate change. J Pest Sci., 92:1373–1385.
- 355. **Balzan M. V. & Moonen A.C. 2012**. Management strategies for the control of *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) damage in open-field cultivations of processing tomato in Tuscany (Italy). EPPO Bull.,42(2) :217-225.
- 356. Bacci L., Silva E M., Martins J C., Soares M A., Campos M R. & Picanço M.C. 2019. Seasonal variation in natural mortality factors of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in open-field tomato cultivation. Journal of Applied Entomology, 143:21–23.

- 357. **Harbi A., Abbes K. & Chermiti B. 2012.** Evaluation of two methods for the protection of tomato crops against the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick) under greenhouses in Tunisia. EPPO Bull, 42:317–321.
- 358. **Haji F.N.P.**, **Parra J.R.P.**, **Silva J.P.** & **de Sordi Batista J.G. 1988.** Biologia da traça do tomateiro sob condições de laboratório. Pesqui. Agropecuária Bras. 23: 107–110.
- 359. Van Damme V., Berkvens N., Moerkens R. & Berckmoes E. 2015.

 Overwintering potential of the invasive leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick)

 (Lepidoptera: Gelechiidae) as a pest in greenhouse tomato production in Western Europe. J Pest Sci., 88:533–541.
- 360. **Kobori Y. & Amano H. 2003**. Effect of rainfall on a population of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera : Plutellidae). Appl. Entomol. Zool., 38 : 249–253.
- 361. **Branco C.M .1992**. Population dynamics of the tomato leafminer in the Distrito Federal. Hortic Bras, 10:33–34.
- 362. **Holopainen JK. 2004.** Multiple functions of inducible plant volatiles. Trends Ecol Evol 9:529–533
- 363. **Sharkey T.D. & Yeh S.S. 2001.** Isoprene emission fromplants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol., 52:407–436
- 364. **Forero M. D., Quijano C. E., & Pino J. A. 2009.** Volatile compounds of Chile pepper (*Capsicum annuum* L. var. glabriusculum) at two ripening stages. Flavour and Fragrance Journal, https://doi.org/10.1002/ffj.1913.
- 365. **Guler Z., Candir, E., Yetisir H., Karaca, F., & Solmaz I. 2013.** Volatile organic compounds in watermelon (*Citrullus lanatus*) grafted onto 21 local and two commercial bottle gourd (Lagenaria : Siceraria) rootstocks. Journal of Horticulture, Science and Biotechnology, 89 : 448–452.

- 366. **Msisi D., Nicodemus D. Matojo & Kimbokota F. 2021**. Attraction of female tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera : Gelechiidae) to shared compounds from hosts Phytoparasitica, 49:153–162
- 367. Awmack C.S. & Leather SR. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. Annu Rev Entomol, 47:817–844
- 368. **Ramaswamy SB.1988.** Host finding by moths: sensory modalities and behaviours. J Insect Physiol 34(3):235–249.
- 369. Rani P.U. 2015. Plant Volatile Chemicals and Insect Responses. Plant Biology and Biotechnology: Volume I: Plant Diversity, 671 Organization, Function and Improvement, 27.
- 370. **Proffit M., Göran B., Bengtsson M., Reis Jr. R, Witzgall P. & Eraldo L. 2011.** Attraction and Oviposition of *Tuta absoluta* Female in Response to Tomato Leaf Volatiles. J Chem Ecol, 37:565–574.
- 371. Caparros Megido R., Haubruge E. & Verheggen F.J. 2013. Pheromone-based management strategies to control the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae). A review. Biotechnology, Agronomy, Society and Environment, 17 (3) : 475–482.
- 372. **SchwabW Davidovich-Rikanati R. & Lewinsohn E. 2008**. Biosynthesis of plant-derived flavor compounds. The Plant J, 54:712–732.
- 373. Shen J., Tiemand Jones J.B., Taylor M.G., Schmelz E., Huffaker A. & Klee H.J. 2014. A 13-lipoxygenase, TomloxC, is essential for synthesis of C5flavour volatiles in tomato. J Exp Bot, 65:419–428.
- 374. McCormick A.C., Unsicker S.B. & Gershenzon J. 2012. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. Trends Plant Sci 17:303–310
- 375. Kochevenko A., Wagner L., Araujo W.L, Maloney G.S, Tieman D.M, Do PT TMG, Klee HJ & Fernie AR.2012. Catabolism of branched chain amino acids supports respiration but not volatile synthesis in tomato fruits. Mol Plant 5:366–375

- 376. Cho K. S., Lim, Y. R., Lee K., Lee J., Lee J. H., & Lee I. S. 2017. Terpenes from forests and human. Healthy and Toxicology Research, 105487/TR.2017.33.2.097.
- 377. **Wink, M. 2018.** Plant secondary metabolites modulate insect behavior-steps toward addiction? Frontiers in Physiology,9.
- 378. Zhang PJ, Broekgaarden C, Zheng SJ, Snoeren TA, Van Loon JJA, Gols R & Dicke M.2013. Jasmonate and ethylene signaling mediate whitefly-induced interference with indirect plant defense in Arabidopsis thaliana. New Phytol 197:1291–1299
- 379. Ament K, Kant MR, Sabelis MW, Haring MA & Schuurink RC.2004.

 Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. Plant Physiol 135:2025–2037
- 380. Stam JM, Kroes A, Li Y, Gols R, van Loon JJA, Poelman EH & Dicke M
 .2014. Plant interactions with multiple insect herbivores: from community to
 genes. Annu Rev Plant Biol 65:689–713
- 381. **Cardoza YJ, Alborn HT & Tumlinson JH.2002.** In vivo volatile emissions from peanut plants induced by simultaneous fungal infection and insect damage. J Chem Ecol 28:161–174
- 382. **Silva D. B., Berhane T., Van Loon Joop J.A. & Bueno Vanda H. P.2017**. Qualitative and Quantitative Differences in Herbivore-Induced Plant Volatile Blends from Tomato Plants Infested by Either *Tuta absoluta* or *Bemisia tabaci*. J Chem Ecol (2017) 43:53–65
- 383. **De Backer L, Megido RC, Fauconnier ML, Brostaux Y, Francis F & Verheggen F. 2015.** *Tuta absoluta*-induced plant volatiles : attractiveness towards the generalist predator Macrolophus pygmaeus. Arthropod-Plant Interact 9:465–476

- 384. **Eigenbrode s. D., Trumble j. T., Millar j. G., & White k. K. 1994**. Topical toxicity of tomato sesquiterpenes to the beet armyworm and the role of these compounds in resistance derived from an accession of *Lycopersicon hirsutum* f. typicum. J. Agric. Food Chem. 42:807–810.
- 385. Van der Hoeven r. S., Monforte a. J., Breeden, d., Tanksley, s. D. & Steffens, j. C. 2000. Genetic control and evolution of sesquiterpene biosynthesis in *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum*. Plant Cell 12:2283–2294.
- 386. Fang Y, Jiao X, Xie W, Wang S, Wu Q, Shi X, Chen G, Su Q, Yang X, Pan H & Zhang Y .2013. Tomato yellow leaf curl virus alters the host preferences of its vector *Bemisia tabaci*. Sci Rep 3 :2876
- 387. Megido RC, De Backer L, Ettaïb R, Brostaux Y, Fauconnier ML, Delaplace P, Lognay G, Belkadhi MS, Haubruge E, Francis F & Verheggen FJ .2014. Role of larval host plant experience and solanaceous plant volatile emissions in *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) host finding behavior. Arthropod-Plant Interact 8 : 293–304
- 388. Strapasson P, Pinto-Zevallos DM, Paudel S, Rajotte EG, Felton GW & Zarbin PH. 2014. Enhancing plant resistance at the seed stage: low concentrations of methyl jasmonate reduce the performance of the leaf miner *Tuta absoluta* but do not alter the behavior of its predator *Chrysoperla externa*. J Chem Ecol 40:1090–1098
- 389. Tanaka T., Ikeda A., Shiojiri K., Ozawa R., Shiki K., Nagai- Kunihiro N., Fujita K., Sugimoto K., Yamato K. T., Dohra H., Ohnishi T., Koeduka T., & Matsui K. 2018. Identification of a hexenal reductase that modulates the composition of green leaf volatiles. Plant Physiology, 178, 552–564.
- 390. Scala A., Allmann, S., Mirabella R., Haring M. & Schuurink R. 2013. Green leaf volatiles: A plant's multifunctional weapon against herbivores and pathogens. International Journal of Molecular Sciences, 14, 17781–17811.

- 391. Hirao T., Okazawa A., Harada K., Kobayashi A., Muranaka T., & Hirata, K. 2012. Green leaf volatiles enhance methyl jasmonate response in Arabidopsis. Journal of Bioscience and Bioengineering, 114, 540–545.
- 392. Matsui K., Sugimoto K., Mano J. I., Ozawa, R. & Takabayashi J. 2012. Differential metabolisms of green leaf volatiles in injured and intact parts of a wounded leaf meet distinctecophysiological requirements. PLoS One, 7, e36433.
- 393. **de Medeiros M.A.D., Sujii E.R. & de Morais H.C. 2011.** Mortality factors at egg stage of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on organic tomato system and on conventional tomato system. Bragantia, 70:72–80.
- 394. Oliveira C.R.F.D., Matos C. H. C. & Hatano, E. 2007. Occurrence of *Pyemotes* sp. on *Tuta absoluta* (Meyrick). Brazilian Archives of Biology and Technology, 50:929–932.
- 395. Pereira R. R., Picanço M. C., Santana P. A., Moreira S. S., Guedes R. N. C. & Corrêa A. S. 2014. Insecticide toxicity and walking response of three pirate bug predators of the tomato leaf miner *Tuta absoluta*. Agricultural and Forest Entomology, 16: 293–301.
- 396. Queiroz O. S., Ramos R. S., Gontijo L. M. & Picanco M. C. 2015. Functional response of three species of predatory pirate bugs attacking eggs of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Environmental Entomology, 44: 246–251.
- 397. Bacci L., Picanco M. C., Souza F. F., Silva E. M., Campos M. R., & Tomé F. V. V. 2008. Inimigos naturais da traça do tomateiro. Horticultura Brasileira, 26: 2808–2812.
- 398. Al-Jboory I. J., Katbeh-Bader A. & Shakir A.-Z. 2012. First observation and identification of some natural enemies collected from heavily infested tomato by *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), in Jordan. World Applied Sciences Journal, 17: 589–592.

- 399. **Arnó J., Castañé C., Riudavets J. & Gabarra, R. 2010.** Risk of damage to tomato crops by the generalist zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). Bulletin of Entomological Research, 100:105–115.
- 400. Biondi A., Desneux N., Amiens-Desneux E., Siscaro G. & Zappalà, L. 2013. Biology and developmental strategies of the Palaearctic parasitoid Bracon nigricans (Hymenoptera: Braconidae) on the Neotropical moth Tuta absoluta (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of Economic Entomology, 106 (4): 1638–1647.
- 401. **Salehi Z., Yarahmadi F., Rasekh A. & Sohani N. Z. 2016.** Functional responses of *Orius albidipennis* Reuter (Hemiptera, Anthocoridae) to *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera, Gelechiidae) on two tomato cultivars with different leaf morphological characteristics. Entomologia Generalis, 36: 27–136.
- 402. **Sannino L. & Espinosa B. 2010.** *Tuta absoluta*: Guida alla conoscenza e recenti acquisizioni per una corretta difesa. L'Informatore Agrario, 46 (supplemento 1), 113 pp.
- 403. Lins J. C., Jr. Bueno V.H., Silva D.B., van Lenteren J.C., Calixto A.M. & Sidney L.A. 2011. *Tuta absoluta* egg predation by *Orius insidiosus*. IOBC/WPRS Bulletin, 68: 101–104.
- 404. **Gabarra R. & Arnó J. 2010.** Resultados de las experiencias de control biológico de la polilla del tomate en cultivo de invernadero y aire libre en Cataluña. Phytoma España, 217 : 66–68.
- 405. Cabello T., Gallego J. R., Fernandez-Maldonado F. J., Soler A., Beltran D., Parra A., & Vila E. 2009b. The damsel bug Nabis pseudoferus (Hem.: Nabidae) as a new biological control agent of the South American tomato pinworm, Tuta absoluta (Lep.: Gelechiidae), in tomato crops of Spain. IOBC/WPRS Bulletin, 49: 219–223.

- 406. **Doğanlar M. & Yiğit A. 2011.** Parasitoids complex of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick 1917), (Lepidoptera: Gelechiidae) in Hatay Turkey. Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi Doğa Bilimleri Dergisi, 14:28–37.
- 407. Bueno V.H.P., van Lenteren J.C., Lins J.C., Calixto A.M., Montes F.C., Silva D.B. & Pérez M. 2013. New records of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) predation by Brazilian Hemipteran predatory bugs. Journal of Applied Entomology, 137: 29–34.
- 408. van Lenteren J. C., Bueno V. H. P., Smit J., Soares M. A., Calixto A. M., Montes F. C. & de Jong P. 2017. Predation of *Tuta absoluta* eggs during the nymphal stages of three Neotropical mired predators on tomato. Bulletin of Insectology, 70 (1): 69–74.
- 409. van Lenteren J.C., Bueno V.H.P., Calvo F.J., Calixto A.M. & Montes F.C. 2018b. Comparative effectiveness and injury to tomato plants of three neotropical mirid predators of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of Economic Entomology, 111: 1080–1086.
- 410. Ferracini C., Ingegno B. L., Navone P., Ferrari E., Mosti M., Tavella L. & Alma A. 2012. Adaptation of indigenous larval parasitoids to *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in Italy. Journal of Economic Entomology, 105: 1311–1319.
- 411. **Abbas S., Pérez-Hedo M., Colazza S. & Urbaneja A. 2014.** The predatory mirid *Dicyphus maroccanus* as a new potential biological control agent in tomato crops. BioControl, 59 : 565–574.
- 412. Ingegno B. L., Messelink G. J., Bodino N., Iliadou A., Driss L., Woelke J. B. & Tavella L. 2019. Functional response of the mirid predators *Dicyphus bolivari* and *Dicyphus errans* and their efficacy as biological control agents of *Tuta absoluta* on tomato. Journal of Pest Science, 92: 1457–1466

- 413. **Guenaoui Y., Bensaad R., Ouezzani K. & Vercher R. 2011.** Emerging opportunities to use native entomophagous against *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechidae) infesting tomato in unheated greenhouse in Northwestern Algeria. Between benefits and risks. 9ème Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, SupAgro, Montpellier, France, 25–27 Octobre 2011: 324–334.
- 414. Luna M. G., Pereyra P.C., Coviella C.E., Nieves E., Savino V., Salas Gervassio N.G. & Sánchez N.E. 2015. Potential of biological control agents against *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae): current knowledge in Argentina. Florida Entomologist, 98 (2): 489–494.
- 415. **Oliver J.A.I. & Bringas Y.M. 2000.** Effects on the populations of the predator *Metacanthus tenellus* (Heteroptera: Berytidae) by the botanic insecticides rotenone and neem on tomato crop in Perù. Revista Colombiana de Entomología, 26: 89–97;
- 416. **Bueno V. H. P. & van Lenteren J. C. 2012.** Predatory bugs (Heteroptera). In :A. R. Panizzi & J.R.P. Parra (Ed) Insect bioecology and nutrition for integrated pest management, Boca Raton . PP: 539–569.
- 417. **Carneiro J.R. & Medeiros M.A. 1997.** Potential de consumo de *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae) utilizando ovos de *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). In: Congresso Brasileiro de Entomologia, vol.16, SEB, Savador, Brazil. PP: 117-118.
- 418. **Vasicek A.L. 1983.** Natural enemies of *Scrobipalpula absoluta* Meyr. (Lep.: Gelechidae). Revista de la Facultad de Agrónoma, Universidad Nacional de la Plata, 59 : 199–200.
- 419. Miranda M.M.M., Picanço M.C., Zanuncio J.C., Bacci L. & Marques da Silva E. 2005. Impact of integrated pest management on the population of leafminers, fruit borers, and natural enemies in tomato. Ciência Rural, 35: 204–208.

- 420. Picanço M.C., Bacci L., Queiroz R.B., Silva G.A., Miranda M.M.M., Leite G.L.D. & Suinaga F. A. 2011. Social wasp predators of *Tuta absoluta*. Sociobiology, 58:621–633.
- 421. **Zappalà L., Biondi A., Tropea Garzia G. & Siscaro G. 2012.** Efficacy of commercial strains of *Bacillus thuringiensis* in controlling *Tuta absoluta*: Laboratory tests. IOBC/WPRS Bulletin, 80: 283–288.
- 422. Ferracini C., Ingegno B.L., Mosti M., Navone P., Tavella L. & Alma A. 2013. Promising native candidates for biological control of *Tuta absoluta* in Italy. IOBC/WPRS Bulletin, 80:51–55.
- 423. Loni A., Rossi E. & van Achterberg K. 2011. First report of *Agathis fuscipennis* in Europe as parasitoid of the tomato leafminer *Tuta absoluta*. Bulletin of Insectology, 64:115–117.
- 424. Barbosa F.S., Leite G.L.D., Alves S.M., Nascimento A.F., D'Ávila V.A. & da Costa C.A. 2011. Insecticide effects of *Ruta graveolens*, *Copaifera langsdorffii* and *Chenopodium ambrosioides* against pests and natural enemies in commercial tomato plantation. Acta Scientiarum. Agronomy, 33: 37–43.
- 425. **Marchiori C.H., Silva C.G. & Lobo A.P. 2004.** Parasitoids of *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) collected on tomato plants in Lavras, state of Minas Gerais, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 64: 551–552.
- 426. **Miranda M.M.M., Picanço M.C., Zanuncio J.C. & Guedes, R.N.C. 1998.** Ecological life table of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Biocontrol Science and Technology, 8 (4): 597–606.
- 427. **Uchoa-Fernandes M.A. & Campos W.G. 1993.** Parasitoides de larvas e pupas da traca do tomateiro, *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera, Gelechiidae). Revista Brasileira de Entomologia, 37 : 399–402.

- 428. Cáceres S., Aguirre A., Miño V. & Almonacid R. 2011. Líneas de trabajo para el manejo integrado de la polilla del tomate en Corrientes. Libro de Resúmenes del Taller : La polilla del tomate en la Argentina : estado actual del conocimiento y prospectiva para un manejo integrado de plagas. 7– 8 November 2011, FCNyM, UNLP, p. 7.
- 429. **Zouba A., Chermiti B., Chraiet R. & Mahjoubi K. 2013.** Effect of two indigenous *Trichogramma* species on the infestation level by tomato miner *Tuta absoluta* in tomato greenhouses in the south-west of Tunisia. Tunisian Journal of Plant Protection, 8:87–106.
- 430. **Cherif A. & Lebdi Grissa K. 2013.** *Trichogramma cacaeciae* as a biological control agent of the tomato pinworm *Tuta absoluta* in northeastern Tunisia. Entomologia Hellenica, 22 (2): 35–42.
- 431. **Bodino N., Ferracini C. & Tavella L. 2018.** Functional response and agespecific foraging behavior of *Necremnus tutae* and *N. cosmopterix*, native natural enemies of the invasive pest *Tuta absoluta* in Mediterranean area. Journal of Pest Science. 92:1467–1478.
- 432. Chailleux A., Desneux N., Seguret J., Do Thi Khanh H., Maignet P. & Tabone E. 2012. Assessing European egg parasitoids as a mean of controlling the invasive South American tomato pinworm *Tuta absoluta*. PLoS ONE, 7 (10): 1-8.
- 433. Öztemiz S. 2014. *Tuta absoluta* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae), the exotic pest in Turkey. Romanian Journal of Biology, 59: 47–58.
- 434. **Riquelme Virgala M.B. & Botto E.N. 2010.** Biological studies on *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja (Hymenoptera: Trichogrammatidae), egg parasitoid of *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae). Neotropical Entomology, 39: 612–617.

Revue Agrobiologia

www.agrobiologia.net ISSN (Print): 2170-1652 e-ISSN (Online): 2507-7627



DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET DES INFESTATIONS DE LA MINEUSE SUD-AMÉRICAINE DE LA TOMATE TUTA ABSOLUTA SUR TROIS CULTURES MARAÎCHÈRES EN ALGÉRIE : INFLUENCE DE LA PLANTE-HÔTE ET DES VARIATIONS DE TEMPÉRATURE

ZAID Radouane^{1, 2*}; GAUTHIER Nathalie³ et DJAZOULI Zahr Eddine¹

- 1. Université de Blida 1, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Département de Biotechnologie, Laboratoire de Biotechnologie des Productions Végétales, B.P. 270, Route de Soumaâ, Blida 09000, Algérie.
- Université Djillali Liabes Sidi Bel Abbes, Faculté des Sciences de la Vie et de la Nature, Département des Sciences Agronomiques, Algérie.
- 3. CBGP, IRD, CIRAD, INRA, Montpellier SupAgro, Université Montpellier, Montpellier, France

Reçu le 14/07/2019, Révisé le 03/10/2019, Accepté le 28/10/2019

Résumé

Description du sujet : Influence de la tomate, l'aubergine et la pomme de terre et des variations de température sur la dynamique des populations et des infestations de la mineuse *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera, Gelechiidae).

Objectifs : Étude de (i) la dynamique d'abondance des différents stades de *T. absoluta*, (ii) la préférence de l'espèce pour les trois cultures, (iii) la gradation de l'installation primaire et la structure d'âge des stades larvaires présents sur chaque plante-hôte, (iv) l'importance des variations thermiques sur les captures, l'abondance des stades larvaires et les niveaux d'infestations de chaque culture.

Méthodes : Les adultes mâles sont capturés au moyen de pièges à phéromones. Les stades larvaires sont dénombrés selon un protocole d'échantillonnage adapté à chaque plante-hôte. Les températures sont enregistrées durant toute la période expérimentale et pour chaque site.

Résultats : La dynamique d'abondance des formes biologiques de *T. absoluta* et les infestations engendrées sont plus importantes sur tomate et sont significativement influencées par les variations thermiques (températures maximales et températures minimales) et la plante-hôte considérée. Les abondances et les taux d'infestations sont d'autant plus élevés que les températures sont élevées. La tomate est chronologiquement la première culture attaquée.

Conclusion : Notre étude montre le rôle majeur des variations thermiques et de l'espèce de solanacée ciblée sur la dynamique des populations de *T. absoluta* et sur la dynamique d'infestations des plantes par les stades larvaires.

Mots clés : Dynamique des populations, ravageur des cultures, solanacées, taux d'infestations, *Tuta absoluta*, variations de température.

POPULATION DYNAMICS AND INFESTATIONS OF THE SOUTH AMERICAN TOMATO LEAFMINER TUTA ABSOLUTA ON THREE VEGETABLE CROPS IN ALGERIA: INFLUENCE OF THE HOST PLANT AND TEMPERATURE VARIATIONS

Abstract

Description of the subject: Influence of tomato, eggplant and potato and temperature variations on the population and infestation dynamics of the leafminer *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera, Gelechiidae).

Objective: Study of (i) the abundance dynamics of the different stages of *T. absoluta*, (ii) the species preference for the three crops, (iii) the gradation of the primary establishment plant and the age structure of the stages larvae present on each host plant, (iv) the importance of temperature variations on adult trapping, the abundance of larval stages and the levels of infestation of each crop.

Methods: Adult males are caught using pheromone traps. Larval stages are counted according to a sampling protocol adapted to each host-plant. Temperature variations are recorded over the entire experimental period and for each site.

Results: The dynamics of abundance of all *T. absoluta* biological forms and the resulting infestations are greater on tomato, and are significantly influenced by temperature variations (maximum and minimum temperatures) and the host-plant considered. Tomato is chronologically the first crop attacked.

Conclusion : Our study shows the major roles of temperature variations and of the targeted solanaceous species on the dynamics of *T. absoluta* populations and on the dynamics of plant infestations by the larval stages

Keywords: population dynamics, crop pests, solanaceae, infestation rates, *Tuta absoluta*, temperature variations.

^{*} Auteur correspondant : ZAID Radouane, E-mail : zaid.redouane16@gmail.com

INTRODUCTION

Les cultures maraîchères (ie. productions légumières dédiées à l'autoconsommation et la vente) constituent une priorité dans les programmes de production agricole de beaucoup de pays d'Afrique. En effet, les légumes sont des denrées alimentaires à hautes valeurs nutritionnelles et commerciales. Elles permettent d'améliorer la ration et l'équilibre alimentaires des populations, leur assurent des revenus complémentaires et permet aux états de bénéficier de recettes supplémentaires liées à l'exportation.

En Algérie, les cultures maraîchères occupent la 2^{ème} place après les céréales [1], avec une production nationale de 13,2 millions de tonnes et un rendement moyen de 30 T/hectare [2]. Les cultures de la famille des solanacées (tomate, aubergine, poivron, pomme de terre, etc.) occupent une place prépondérante dans l'économie agricole légumière algérienne. Elles représentent 70% de la surface cultivée du pays où la tomate sous serre et de plein champ prend une place majeure. Cependant, la production de ses cultures est fortement contrainte par les conditions climatiques (température, régime des pluies) et de nombreux insectes déprédateurs et maladies affectant aussi bien la qualité que la quantité des produits.

La mineuse sud-américaine de la tomate Tuta absoluta Meyrick (Lepidoptera, Gelechiidae) est un des ravageurs majeurs des solanacées cultivées et sauvages dans le monde entier. Tous les stades larvaires de microlépidoptère creusent des galeries dans le mésophylle des feuilles, pénètrent dans les tiges, les boutons floraux ou les fruits affectant ainsi directement ou indirectement (eg. développement de maladies cryptogamiques) la croissance et la capacité photosynthétique et de production de la plante [3; 4; 5 et 6]. Les dégâts sur certaines cultures de solanacées (tomates, aubergines, poivrons, pommes de terre) sont tels que les pertes de production peuvent en l'absence de toutes mesures de contrôle atteindre des niveaux considérables [7; 8 et 5]. En Algérie, l'espèce T. absoluta, fut pour la première fois décrite en 2008 dans la région de Mostaganem [9]. Une décennie après, forte de ses capacités invasives bien connues [4 et 5], elle est installée dans toutes les wilayas productrices de légumes et surtout tomates du pays [10

Trouvant des conditions climatiques et de plantes-hôtes favorables à son développement, T. absoluta y a pullulé et induit de graves pertes agricoles obligeant la mise en œuvre de tous les modes de lutte disponibles pour contrôler ses populations. Les traitements chimiques, malgré les effets secondaires néfastes induits (santé humaine atteinte, biodiversité réduite), sont majoritairement utilisés mais pour une efficacité de plus en plus faible du fait notamment du développement de résistances des populations d'insectes aux molécules [12; 13 et 14]. Le développement d'une stratégie de lutte plus efficace et soucieuse de l'environnement et du vivant nécessite donc l'utilisation d'autres méthodes de lutte (eg. lutte biologique, piégeages lumineux ou à phéromones, etc.) mais aussi une bonne connaissance de la dynamique d'installation et d'infestation des populations de T. absoluta dans les cultures majeures attaquées.

Il a été largement démontré que les planteshôtes et les conditions climatiques, en particulier la température, sont des facteurs majeurs influençant les paramètres démographiques (survie, temps développement, fécondité, etc) et l'activité générale (vol, parasitisme, etc) de nombreuses espèces d'insectes et de *T. absoluta* notamment [15; 16; 17; 18 et 19]. Ainsi, des variations thermiques saisonnières et la diversité de présentes dans les solanacées zones maraîchères pourraient directement influencer les dynamiques d'abondance et d'infestation de T. absoluta et la pertinence des actions à mener (ie. Connaître le moment pour faire des lâchers précoces d'ennemis naturels sous serre). En conséquence, nous avons étudié le niveau et la temporalité des abondances des stades adultes et larvaires de T. absoluta dans les cultures de tomate, aubergine et pomme de terre ainsi que les taux d'infestations des cultures par les stades larvaires de façon à connaître (i)l'ordre d'arrivée écologique et les pics populationnels de ce ravageur dans la zone maraîchère, (ii) quelle est la plante-hôte préférée, (ii) la gradation de l'installation primaire et la structure d'âge des stades présents sur chaque plante-hôte, (iii) l'importance des variations thermiques sur les captures d'adultes, l'abondance des stades larvaires et les niveaux d'infestations de chaque culture.

L'ensemble des résultats a été discuté dans le cadre d'une meilleure connaissance des populations présentes en Algérie, de la gestion de ses populations et du changement climatique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude de l'incidence des différents stades de *T. absoluta* sur trois cultures majeures en Algérie, est basée sur le dénombrement des individus de *T. absoluta* au cours d'une saison de production naturelle. Ainsi, l'abondance globale des adultes mâles et des stades larvaires, les taux d'infestation des planteshôtes et l'évolution des différents stades biologiques de l'insecte en fonction de l'influence des variables thermiques ont pu être déterminés.

1. Présentation des plantes-hôtes et de la station d'étude

En 2015, nous avons fait le suivi des effectifs des divers stades (adultes et larvaires) de *T. absoluta* sur trois cultures de solanacées c'est à dire sur une surface de 400 m² de tomate (*S. lycopersicum* L hybride Tavira) sous serre, de 400 m² d'aubergine (*S. melongena* Hybride Galine) sous serre et de 1000 m² de pomme de terre (*S.tuberosum* hybride Spunta) de plein champ, avec une distance approximative de 1km entre les sites. Les expériences ont été menées sur la station d'étude de l'Institut Technique des cultures Maraîchères et Industrielles (ITCMI) de Staoueli, commune du littoral situé à 29 km d'Alger (Algérie) (Fig. 1).

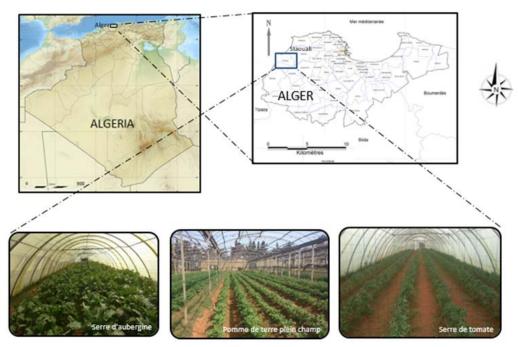


Figure 1 : Présentation de la station d'étude de l'ITCMI (Staoueli-Tipasa)

De façon à connaître les conditions climatiques de la zone d'étude lors de la période expérimentale, nous avons récupéré les températures de l'année d'étude au niveau de la station de métrologie de Staoueli (Alger). Ainsi, les températures moyennes hivernales ont varié de 13,9°C à 22,4°C, avec un mimimum à 9.1°C en Février et des maxima observés en Juillet et Août avec des valeurs moyennes 36.5°C de et 35.8°C. respectivement. L'index climatique Bagnouls et Gaussen situe la région d'étude à l'étage semi-aride à hiver chaud, et révèle la présence d'une période sèche allant, de Mars à fin Décembre et d'une période humide le reste de l'année.

La température moyenne annuelle donnée est de 22,6°C avec une précipitation annuelle de 385,97mm.

2. Dénombrement des adultes par piégeage

Le dénombrement des adultes mâles en activité dans chaque vol site expérimental (serre de tomate, serre d'aubergine, champ de pomme de terre) a été effectué du 11/01/2015 au 02/06/2015 pour la tomate, du 29/03/2015 02/06/2015 pour la pomme de terre et du 03/03/2015 02/06/2015 au pour Le l'aubergine. piégeage des adultes mâles est effectué avec un piège de type Delta.

C'est un piège composé d'une plaque engluée et d'une capsule libérant une phéromone sexuelle spécifique attractive pour les mâles de *T. absoluta*. Le changement de la capsule à phéromone est effectué toutes les quatre semaines. Le nombre de pièges installé est de 1 piège pour chaque culture. Le prélèvement des mâles capturés est réalisé une fois par semaine, afin de suivre la dynamique temporelle de l'activité de vol des adultes de *T. absoluta*. Le dénombrement par piège se fait *de visu* en laboratoire.

3. Abondance des stades larvaires en cultures par échantillonnage des plants

Pour la tomate, les observations ont été réalisées sur l'ensemble des plants de la culture sous serre durant toute la durée de la campagne selon la méthode d'échantillonnage, modifiée. légèrement Gomide par élaborée etal.[20]. Hebdomadairement, pendant 21 semaines, une feuille choisie de façon aléatoire et en foliaire (défini zigzag par étage fonction des bouquets floraux de la plante de tomate) et par plant a été prélevée faisant un total de 6 feuilles sur 6 étages foliaires/plant par semaine. Le nombre total de plantes échantillonnées étant de 60, un total de 360 feuilles a été observé sur l'ensemble des étages foliaires pour pouvoir procéder à des estimations de l'abondance des stades larvaires déprédateur et détecter les premiers foyers de T. absoluta.

Pour la pomme de terre et l'aubergine, la même méthode d'échantillonnage a été suivie à l'exception du fait qu'une seule feuille par plant a été prélevée. Le nombre total de plants échantillonnés étant de 60 pour chaque culture, 60 feuilles pour la pomme de terre et 60 feuilles pour l'aubergine ont été prélevées.

Après prélèvement, le matériel végétal frais est mis dans des sachets en papier étiquetés (date et niveau d'étage foliaire), conservés au réfrigérateur à 4°C, pour être examiné sous loupe binoculaire s'assurer de l'identification spécifique des larves, de leur stade de développement et dénombrer. Ensuite, les d'infestation ont pu être calculés comme suit: Taux d'infestation (%) = Nombre de feuilles infestées x 100/ Σ des feuilles échantillonnées

4. Analyses statistiques des données

Les analyses de variance ont été réalisées sur des moyennes homogènes adoptées sur la base d'un coefficient de variance (C.V. <15%). Nous avons appliqué le modèle général linéaire (G.L.M.), aux formes larvaires de Tuta absoluta de manière a étudié l'influence du temps et des plantes-hôtes sur les abondances. Ce modèle G.L.M. permet d'étudier l'effet strict des différents facteurs sans faire intervenir les interactions entre facteurs (Temps x plantes-hôtes). La comparaison multiple a été appliquée entre les moyennes taux d'infestations ainsi aue l'abondance globale des individus par le recours au test Post Hoc de Tukey. Les différences ont été considérées comme significatives à p < 0.05. L'analyse a été réalisée à l'aide du logiciel XLSTAT ver. 9. Le test Chi2 (X²) est utilisé pour déterminer si la différence entre deux distributions de fréquences est statistiquement significative (seuil de significativité α =0,05) ou attribuable à l'erreur d'échantillonnage (le hasard) sous l'hypothèse nulle. Il a été utilisé pour comparer les données brutes de captures des adultes de T. absoluta obtenues aux diverses variations thermiques (minimales et maximales) observées lors de la période expérimentale et estimer l'importance des relations entre l'évolution du nombre de captures de T. absoluta, soit du phénomène de vol, et les fluctuations thermiques. Si la différence entre les deux distributions est réduite (valeurs faibles), l'hypothèse nulle sera acceptée. Si la différence est grande, l'hypothèse nulle sera rejetée. Dans ce dernier cas la différence est statistiquement significative entre les deux distributions et ne peut seulement être expliquée par le hasard, une différence réelle existe donc. Le test est réalisé grâce au logiciel Past ver 3.2. [21].

Pour estimer l'influence des conditions thermiques sur les effectifs de mâles capturés au piège, et les taux d'infestations, un ajustement de manière non-linéaire de la variable explicative (nombre d'adultes capturés par piège à phéromones ou taux d'infestation au niveau de chaque plante-hôte) à la variable dépendante (variations thermiques minimales ou maximales durant la période expérimentale) a été réalisé pour permettre l'obtention de courbes de régression polynomiale. Les profils ont été réalisés par le logiciel Past ver 3.2. [21].

Le degré de corrélation entre les deux variables analysées a été estimé au moyen du coefficient de régression R^2 et du test d'Akaike IC (Akaike Information Criterion) lequel permet également la comparaison entre plusieurs modèles/hypothèses (T_{Min} /Capture des adultes, T_{Max} / Capture des adultes, T_{Min} /Taux d'infestation global, T_{Max} / Taux d'infestation global). Le meilleur modèle est celui possédant la valeur d'Akaike IC la plus faible et/ou de R^2 la plus élevée ($0 < R^2 < 1$). Les valeurs de d'Akaike IC et du R^2 ont été obtenus par le logiciel Past ver 3.2. [21]

Des diagrammes synthétisant la significativité statistique des relations entre les paramètres capture de T. absoluta ou taux d'infestation et conditions minimales et maximales thermiques pour chaque plante-hôte ont été établis. L'épaisseur des flèches, les valeurs de Chi2 et les probabilités indiquent la significativité de la relation (seuil de significativité, $\alpha = 0.05$).

Les barycentres ou abondances maximales des variations temporelles de captures (eg déclenchement, pic, déclin) d'adultes de T. absoluta et d'infestations par les stades larvaires ont été calculés conformément à Djazouli et al. (2009) [22]. Le barycentre temporel se déduit de la formule suivante : $B = \sum (RGi \times ABi)/\sum Abi$, avec RGi = rang du mois de janvier à juin (culture tomate), de mars à juin (cultures de pomme de terre et d'aubergine), ABi = abondance au mois i.

L'ordre d'arrivée écologique des adultes et/ou des formes larvaires a été évalué par le test de Crosscorrelation et le paramètre (Lag) en se basant sur les barycentres calculés. La procédure a été réalisée par le logiciel Past ver 3.2. [21]

RÉSULTATS

1. Dynamique de l'incidence de T. absoluta

Les résultats montrent une augmentation de l'abondance des stades larvaires de *T. absoluta* très marquée pour les trois plantes-hôtes (abondance globale augmentée d'un facteur approximatif de 3 à 6 selon la plante-hôte), régulière pour la pomme de terre et l'aubergine mais très variable pour la tomate. Les effectifs des divers stades larvaires ont graduellement augmenté dans le temps avec une précocité d'apparition et d'importance numérique dans le sens Tomate > Pomme de terre > Aubergine.

Les captures d'adultes mâles de *T. absoluta* au niveau des trois cultures présentent également une gradation temporelle positive avec un ralentissement de l'accroissement entre Avril et Mai pour la pomme de terre et l'aubergine. Au-delà du mois de Mai, les captures s'intensifient de nouveau pour atteindre un maximum au mois de Juin.

La dynamique temporelle du taux d'infestation des trois espèces de plante-hôte est comparable à celle des deux autres paramètres; elle augmente au fil des mois. En outre, au vu des valeurs de taux d'infestation globale (Fig. 2), une résurgence d'infestation est comptabilisée au mois de Mai et persiste en Juin, à l'exception de la culture de tomate. Tous les paramètres mesurés à savoir l'abondance globale des stades larvaires, les captures d'adultes et les taux infestations présentent des valeurs maximales pour la culture de tomate sous serre de 400m² par rapport à l'aubergine sous serre de 400m² et de pomme de terre en plein champ (parcelle de 1000m²) (Fig. 2A, 2B et 2C).

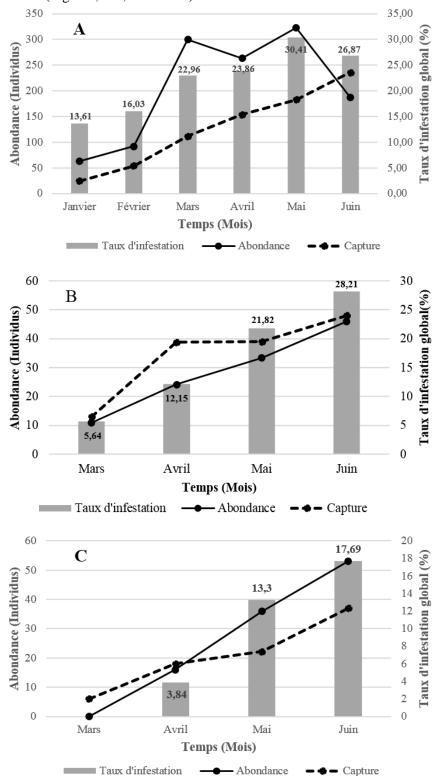
2. Influence des variations de température sur le nombre de captures

Tout d'abord, les valeurs minimales et maximales observées sous serre et en plein champ présentent quelques degrés d'écart (eg. températures minimales et maximales supérieures en plein champ), témoignant de l'importance des structures de cultures sur les conditions thermiques exercées sur l'insecte (Fig. 3). Ensuite, la complexité des courbes obtenues par la régression polynomiale premier degré (Fig. 3B), deuxième degré (Fig. 3D, 3E et 3C. 3F) vraisemblablement, du fait que la variable étudiée à savoir le nombre de captures est très sensible aux variations thermiques maximales et minimales et potentiellement d'autres facteurs.

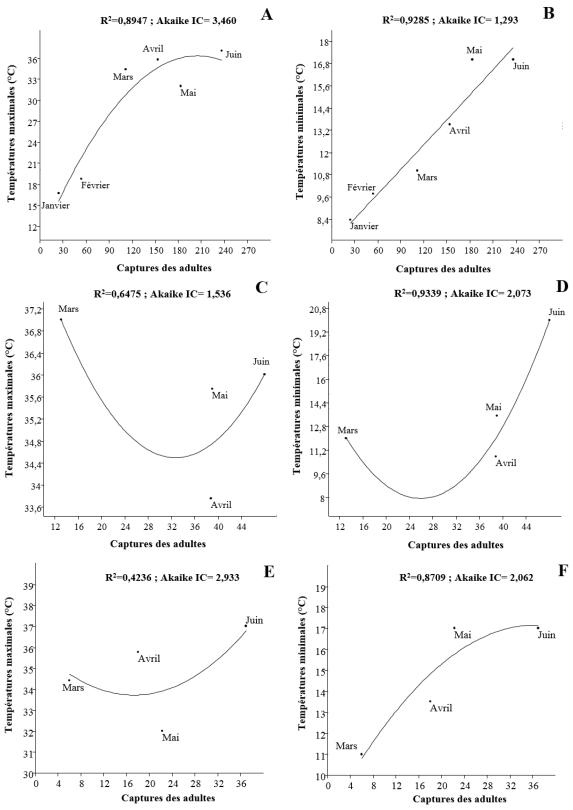
Les valeurs du coefficient de régression R² sont globalement élevées témoignant de l'existence d'une relation entre les variables analysées, soit variations de températures et captures des mâles de *T. absoluta*. Les diverses courbes de régression polynomiales montrent que le nombre de captures des adultes est d'autant plus important que la température augmente (excepté cas de Mars, Fig. 3C).

Sur cultures de tomate et d'aubergine, la faible valeur de l'Akaike IC nous indique que les effectifs de mâles capturés sont conditionnés par les variations thermiques minimales et des températures basses (Fig. 3A, 3B, 3E et 3F).

Par contre, sur pomme de terre, la situation est moins tranchée et plutôt limitée par les températures maximales élevées (Fig. 3C et 3D)



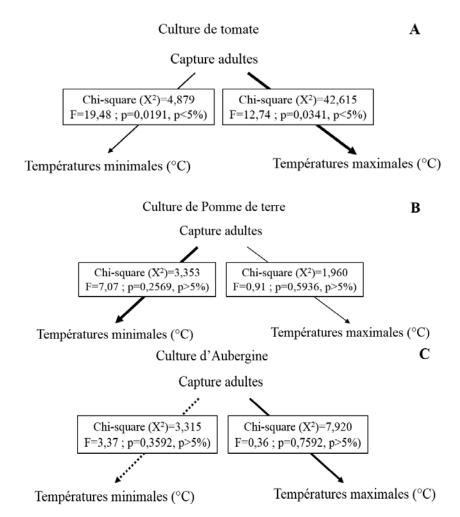
Figures 2 : Dynamique temporelle de Tuta absoluta A : Culture de tomate ; B : Culture de pomme de terre ; C : Culture d'aubergine



Figures 3 : Captures des adultes de *Tuta absoluta* rapportées aux variations thermiques A et B : Culture de tomate ; C et D : Culture de pomme de terre ; E et F : Culture d'aubergine

Les diagrammes synthétisent l'importance des relations entre les deux variables en donnant les valeurs de X^2 (eg. significativité de la relation), de probabilité (eg. support de la relation), et l'épaisseur des flèches.

Ainsi, les captures de mâles sont significativement influencées par les variations des températures maximales sur culture de tomate (Fig. 4A), mais par les températures minimales sur cultures de pomme de terre et d'aubergine (Fig. 4B, 4C).



Figures 4 : Diagrammes récapitulatifs des relations entre captures des adultes de *Tuta absoluta* et les variations thermiques

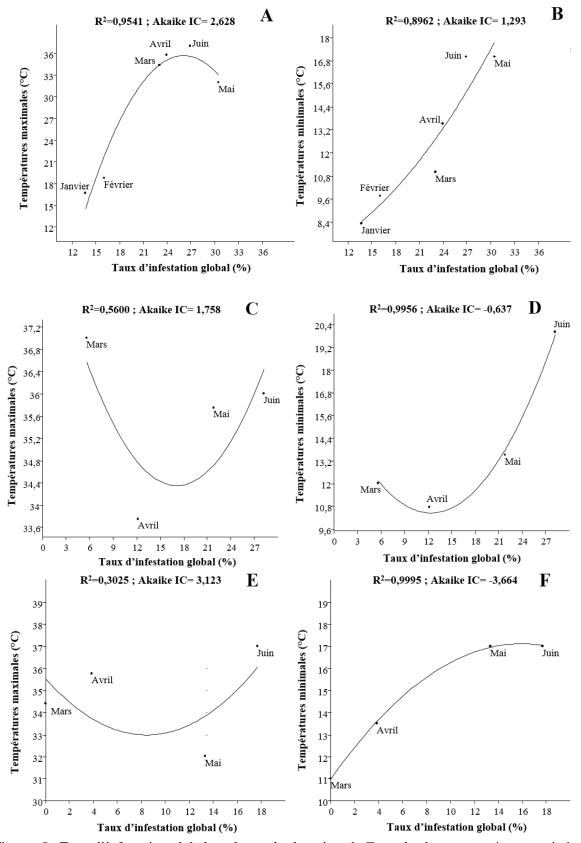
3. Influence des conditions de température sur la temporalité des captures

L'étude de l'évolution des captures de mâles de T. absoluta au cours de période expérimentale et dans chaque culture doit permettre de mieux connaître la temporalité du phénomène de vol des adultes à savoir son déclenchement, pic et déclin. Ainsi, l'apparition des captures doit illustrer l'ordre d'arrivée écologique des adultes voiliers sur les trois espèces hôtes.

Le Test Crosscorrélation, au travers du paramètre « Lag » permet d'estimer le décalage temporel enregistré chez les adultes de *T. absoluta* (Tableau 1).

Le pic de captures (barycentre) est enregistré vers la mi-Mai au niveau de la culture de tomate, vers la fin du mois de Mai au niveau de la culture de pomme de terre.

Le test donne un décalage d'environ 15 jours (Lag=0,41) entre les cultures de tomate et de pomme de terre, d'environ 20 jours (Lag=0,61) entre cultures de tomate et d'aubergine et de 6 jours (Lag=0,20) entre cultures de pomme de terre et d'aubergine (Tableau 1). Les captures débutent sur tomate.



Figures 5 : Taux d'infestation global par les stades larvaires de *Tuta absoluta* rapportés aux variations thermiques

A et B : Culture de tomate C et D : Culture de pomme de terre ; E et F : Culture d'aubergine

Tableau 1 : Décalage temporel entre les pics de captures d'adultes de *Tuta absoluta* selon les planteshôtes

	Barycentre (mois)	Test Crosscorrélation			
Cultures	(pic de capture maximal)	Lag (mois) (Décalage temporel)	r	Probabilité	
Tomate	4,47	0.41	0,9646	2,62×10 ⁻⁷	
Pomme de terre	4,88	0,41			
Tomate	4,47	0.61	0,9520	1,19×10 ⁻⁶	
Aubergine	5,08	0,61			
Pomme de terre	4,88	0.20	0,9705	1,06×10 ⁻⁷	
Aubergine	5,08	0,20			

4. Influence des variations de température sur les taux d'infestation des plantes-hôtes

Les régressions polynomiales relatives à la fluctuation du taux d'infestation global en fonction des variations thermiques donnent des valeurs de coefficient de régression (R²) très variables (0,302 à 0,999) mais des valeurs d'Akaike IC faibles voire négatives dans le cadre de la variation des températures minimales (Fig. 5D, 5F). Ces dernières valeurs indiquent que les variations de températures minimales influencent significativement les taux d'infestations des plants de pomme de terre et d'aubergine (Fig. 5D, 5F) et de façon moindre la tomate (Fig. 5B).

Les courbes polynomiales relatives aux taux d'infestation des plants de pomme de terre et d'aubergine à des températures élevées accompagnées de valeurs de coefficient de régression faibles et de valeur Akaike IC fortes, indiquent l'existence d'une relation mais faible entre les deux variables (Fig. 5C, 5E). L'inversion de la courbe polynomiale concernant la tomate et les valeurs de R² et d'Akaike IC élevées montrent que les taux d'infestation de cette plante-hôtes sont fortement dépendants des températures élevées (Fig. 5A).

Les diagrammes montrent l'existence d'une relation statistiquement significative et positive entre taux d'infestation et conditions thermiques pour les trois plantes-hôtes mais avec un effet plus marqué pour la tomate (X²=18,541, Fig. 6A) par rapport à l'aubergine et la pomme de terre (X²=2,447 et X²=9, 585, Fig. 6B et 6C), respectivement.

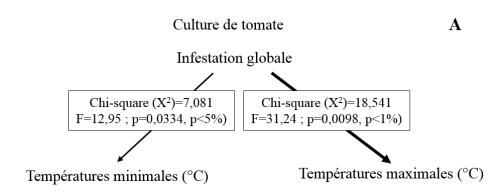


Figure 6 : Diagrammes récapitulatifs des relations entre le taux d'infestation global des plantes-hôtes par les stades larvaires de *Tuta absoluta* et les variations thermiques

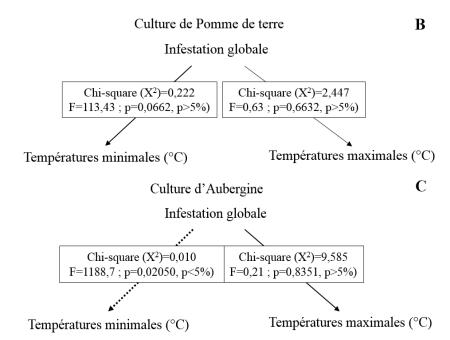


Figure 6-suite : Diagrammes récapitulatifs des relations entre le taux d'infestation global des planteshôtes par les stades larvaires de *Tuta absoluta* et les variations thermiques

5. Influence des conditions de température sur la temporalité des taux d'infestation globale

Les valeurs du Lag obtenues mettent en évidence un décalage temporel important entre les pics d'infestation maximale observée sur tomate et les deux autres plantes-hôtes (Tableau 2). Les stades larvaires s'installent plus précocement sur tomate (pic d'infestation maximale fin Avril),

puis sur pomme de terre (pic début Juin) et enfin sur aubergine (pic mi-Juin). Le décalage temporel est de plus d'un mois entre la culture de tomate et celles de pomme de terre (≈1 mois et 5 jours Lag=1,16) et d'aubergine (≈1 mois et 15 jours Lag=1,49). Il est faible (≈10 jours Lag=0,33) entre l'aubergine et la pomme de terre qui est la première culture infestée des deux.

Tableau 2 : Décalage temporel entre les pics d'infestation des plantes-hôtes par les stades larvaires de *Tuta absoluta*

Cultures	Barycentre (mois)	Test Crosscorrélation			
	(pic d'infestation maximale)	Lag (mois) (Décalage temporel)	r	Probabilité	
Tomate	3,91	1 16	0,7274	8,48×10 ⁻³	
Pomme de terre	5,07	1,16			
Tomate	3,91	1.49	0,7053	8,01×10 ⁻³	
Aubergine	5,40	1,49			
Pomme de terre	5,07	0.22	0,9734	6,26×10 ⁻⁸	
Aubergine	5,40	0,33			

6. Structure d'âge des formes biologiques infestant les plantes-hôtes

La structure d'âge des formes biologiques, c'est-à-dire l'abondance moyenne des divers stades larvaires de *T. absoluta* (L1 à L4) présents sur tomate, pomme de terre et aubergine, a été calculée pour toute la période expérimentale.

L'abondance moyenne des stades larvaires est nettement supérieure sur tomate quel que soit le stade larvaire considéré; un rapport approximatif de l'ordre de 3 est apparent entre les plantes-hôtes par stades larvaires sauf dans la situation L1 entre tomate et pomme de terre. Les différences observées pomme entre de terre aubergine ne semblent significatives que pour les premiers stades larvaires (Fig.7).

L'abondance larvaire moyenne sur culture de tomate est significativement supérieure à celle observée sur pomme de terre et aubergine (ANOVA, $p=2.79\times10^{-3}$, p<1%) et quel que soit le stade larvaire (ANOVA, p<1%) et le mois considérés (Tableau 3).

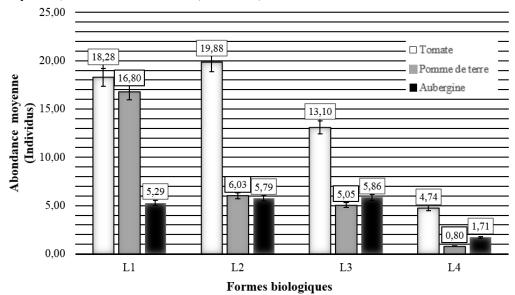


Figure 7 : Infestations des plantes-hôtes rapportées aux formes biologiques (stades larvaires) de *Tuta absoluta*

Tableau 3 : Abondances globales mensuelles de chaque stade larvaire de *Tuta absoluta* sur chaque plante-hôte

Plantes-hôtes	Périodes	L1	L2	L3	L4	Abondance globale
Tomate	Janvier	24,33	24,00	10,66	04,33	
	Février	34,00	34,50	17,50	06,00	
	Mars	94,00	19,80	60,00	26,4	£1 200 a
	Avril	77,75	95,50	68,50	21,75	51,209 a
	Mai	110,75	98,50	84,25	29,50	
	Juin	66,00	45,00	61,00	15,00	
	Abondance globale	67,80 a	69,55 a	50,31 a	17,16 a	
Pomme de terre	Mars	06,00	04,00	01,00	00,00	
	Avril	12,75	06,75	04,13	00,50	7,15 b
	Mai	20,25	05,08	06,50	01,50	
	Juin	30,00	09,00	07,00	00,00	
	Abondance globale	17,25 b	06,20 b	04,65 b	00,50 b	
Aubergine	Mars	00,00	00,00	00,00	00,00	6,56 b
	Avril	04,50	04,75	05,25	01,50	
	Mai	10,00	12,00	10,75	03,25	
	Juin	16,00	14,00	18,00	05,00	
	Abondance globale	07,62 b	07,68 b	08,50 b	02,43 b	
	F-ratio	9,6	9,14	7,98	8,25	12,12
	p	$3,86 \times 10^{-3}$	4,57×10 ⁻³	$7,21\times10^{-3}$	$6,47 \times 10^{-3}$	$2,79 \times 10^{-3}$

DISCUSSION

Notre étude montre clairement le rôle majeur des variations thermiques et de l'espèce de solanacées ciblée (tomate, pomme de terre ou aubergine) sur la dynamique des populations d'adultes et de larves de *T. absoluta* et sur la dynamique d'infestations des plantes par ses stades larvaires.

En outre, il apparaît que l'importance, la direction et la temporalité des relations mises

en évidence varient selon les variables comparées (variations minimales ou maximales de températures, mois d'observation versus abondance des mâles piégés et des stades larvaires dénombrés sur plante-hôte). Les relations du phytophage avec son environnement biotique et abiotique sont de ce fait complexe.

1. Rôle de la plante hôte dans la dynamique des populations de T. absoluta

Dans les agrosystèmes, système de production protégé ou de plein champ, un phytophage est confronté à de multiples facteurs biotiques (plante-hôtes, ennemis naturels, etc) et abiotiques (conditions climatiques, nature des sols, etc) lesquels influencent la dynamique spatio-temporelle de ses populations.

Le suivi de la dynamique d'abondance des différentes formes biologiques (adultes, stades larvaires) de *T. absoluta* et des dégâts associés sur solanacées a mis en évidence la nette préférence de ce ravageur pour les cultures de tomate en comparaison avec les cultures de pomme de terre et d'aubergine.

Les captures d'adultes, les effectifs de larves et les taux d'infestations globales y sont maximales. Les captures et les pics de populations apparaissent tout d'abord dans la serre de tomate puis en champ de pomme de terre et serre d'aubergine suggérant une attractivité supérieure de *T. absoluta* pour la tomate.

Selon l'hypothèse de préférenceperformance [23; 24; 25 et 26], les préférences alimentaires des femelles sont positivement corrélées à la fitness de l'espèce c'est-à-dire qu'elles favorisent le développement complet et la meilleure survie de la progéniture. Chez T. absoluta, des études ont démontré que le temps de développement des stades juvéniles, la longévité des adultes correspondants et la fécondité des femelles étaient supérieurs sur tomate par rapport à la pomme de terre [27 et 28].

Les travaux de Sylla et al. [6] également mis en évidence la préférence des femelles de T. absoluta pour la tomate tant que support de ponte comparaison avec cinq autres espèces de solanacées parmi lesquelles l'aubergine et la pomme de terre paraissent des planteshôtes secondairement choisies. préférence de la tomate dans l'espace et le temps démontrée dans notre étude semble refléter un choix optimal.

Dans une zone maraîchère où d'autres cultures sont produites, la tomate peut ainsi servir de foyer d'infestation pour les autres plantes-hôtes même secondaires cultivées à proximité [29 et 30]. Sur la station d'étude, les sites sont distants d'environ 1km, distance que peuvent parcourir les adultes soit passivement à la faveur des vents soit activement.

En effet, des observations en plein champ sur la capacité de dispersion des adultes ont clairement indiqué qu'ils pouvaient voler à 250 mètres en 2 heures et à 400 mètres durant toute une nuit à partir du point de lâcher [31]. Ces solanacées secondaires peuvent aussi servir de plantes alternatives lorsque la culture préférée est trop infestée (ie. dispersion pour limiter la surexploitation des ressources et la compétition entre les phytophages) ou au contraire lorsque la saison de production de tomate est terminée permettant ainsi le maintien des populations de *T. absoluta* dans la zone [29 et 30].

2. Influence des variations thermiques sur la dynamique des populations de T. absoluta

Les effectifs de *T. absoluta* (adultes, stades larvaires) et les niveaux d'infestation fluctuent au cours de la période de production de la culture. Les pics populationnels apparaissent mi-Mai dans la culture de tomate, fin Mai dans le champ de pomme de terre et début Juin sur la culture d'aubergine. Les abondances et taux d'infestations sont globalement d'autant plus élevés que les températures sont élevées mais avec quelques nuances.

Il est important de constater que les vols des adultes sous serre de tomate et d'aubergine sont conditionnés par les variations thermiques minimales et que les vols sur culture de pomme de terre en plein champ le sont par les températures maximales. Même si variations de températures jouent un rôle indéniable dans nos observations, la question d'un rôle des structures de cultures (serre protégée versus plein champ) se pose du fait notamment des conditions de température différentes qui y règnent à période équivalente. Les températures enregistrées sur chaque site révèlent des températures supérieures en plein champ par rapport à celles des serres donc la pression de température exercée sur les insectes sur tomate n'était pas identique à celle sur aubergine que sur pomme de terre.

Les températures minimales influent fortement le taux d'infestation global sur les trois cultures même si *T. absoluta* est encore capable de se développer à des températures faibles; seuil de développement de 14°C [32] voire même de 8°C [33]. L'influence des températures sur la dynamique générale des populations de *T. absoluta* a déjà été citée dans des travaux antérieurs, quelle que soit les zone géographique et climatique étudiées.

Au Brésil, Krechemer et Foerster [34] ont montré que les températures minimales et affectaient significativement moyennes l'abondance de la mineuse de la tomate. En région méditerranéenne, Cocco et al. [35 et 36] et Balzan et Moonen [37] ont mis en évidence relation positive entre niveau population et température, avec une croissance parfois exponentielle et incontrôlée populations pendant les mois les plus chauds. Même si la température est un facteur majeur dans la dynamique générale des populations de T. absoluta, il ne faut pas oublier qu'il n'est pas seul. La pluie et son régime est un facteur pouvant également limiter l'occurrence et les niveaux de population du ravageur [38; 39 et 40].

CONCLUSION

La dynamique générale des populations de T. absoluta mise en évidence dans notre étude montre son intérêt en protection des cultures et prévention des risques. tomate. culture maraîchère d'importance en Algérie, est la plante-hôte principale (infestation maximale et chronologiquement la première) de *T*. absoluta pouvant être un foyer pour d'infestation d'autres plantes-hôtes. cultures de de pomme terre d'aubergine sont des hôtes secondaires pouvant jouer un rôle essentiel dans le maintien et la propagation du ravageur durant toute l'année. Une vigilance accrue au niveau des cultures de tomate est de ce fait indispensable pour maintenir infestions des cultures de solanacées dessous d'un seuil de nuisibilité économiquement acceptable dans toute la zone maraîchère.

Dans le cadre d'une stratégie de protection intégrée, connaitre l'évolution temporelle et les pics d'activités des adultes de T.absoluta dans les cultures de tomate grâce aux piégeages, permet de mieux cibler lâchers d'ennemis naturels contre l'apparition des premiers stades larvaires de *T.absoluta*

L'influence des variations de température sur la dynamique générale des populations de *T. absoluta* démontrée par notre étude et bien d'autres, pose la question de l'évolution de son impact dans le cadre du changement climatique à venir.

En Algérie, conformément à la situation mondiale, les températures minimales et maximales sont en hausse sur tout le territoire depuis le début des années 80 [41 et 42], Sous l'hypothèse d'un changement climatique menant à une température moyenne de +2°C, *T. absoluta* constituerait probablement un risque encore plus important pour les cultures.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Mr. Jean-Marie Ramel, expert entomologiste au laboratoire de la santé des végétaux (ANSES), Montpellier (France), pour son aide précieuse dans l'identification fiable de certains spécimens de *Tuta absoluta* prélevés sur les plantes-hôtes ciblées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1]. Safiddine F., Nebih D., Merah O. & Djazouli Z.E. (2019). Impact de différents types de vermicompost sur la réduction du nombre de galles de *Meloidogyne* et l'expression végétative des plants de tomate." *Revue Agrobiologia*, 9(1): 1415-1427
- [2]. MADR. (2018). Données sur le site Algerie presse service. http://www.aps.dz/economie/75536-culture-maraichere-une-production-nationale-de-plus-de-130-millions-de-quintaux-en-2017
- [3]. Silva S.S. (2008). Fatores da biologia reprodutiva que influenciam o manejo comportamental de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Dissertation, Universidade Federal Rural de Pernambuco
- [4]. Desneux N., Wajnberg, E., Wyckhuys K.A.G., Burgio G., Arpaia S., Narváez-Vasquez C.A., González-Cabrera J., Ruescas D.C., Tabone E., Frandon J., Pizzol J., Poncet C., Cabello T. & Urbaneja A. (2010). Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science*, 83: 197–215
- [5]. Biondi A., Narciso C. Guedes R., Wan F. & Desneux N. (2017). Ecology, Worldwide Spread, and Management of the Invasive South American Tomato Pinworm, *Tuta absoluta*: Past, Present, and Future. *Annual Review of Entomology*. 63: 239–258
- [6]. Sylla S., Brévault T., Monticelli L.S., Diarra K. & Desneux N. (2019). Geographic variation of host preference by the invasive tomato leaf miner *Tuta absoluta*: implications for host range expansion. *Journal of Pest Science*, 92: 1387-96.

- [7]. Vargas H.C. (1970). Observaciones sobre la biologia y enemigos naturales de la polilla del tomate, *Gnorimoschema absoluta* (Meyrick) (Lep., Gelechiidae). *Idesia*, 1: 75-110
- [8]. Urbaneja A., González-Cabrera J., Arnó J. & Gabarra R. (2012). Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. *Pest Management Science*, 68: 1215–1222
- [9]. Guenaoui Y. (2008). Nouveau ravageur de la tomate en Algérie : Première observation de *Tuta absoluta*, mineuse de la tomate invasive, dans la région de Mostaganem, au printemps 2008. *Phytoma- Déf Végétaux*, 617:18–19
- [10]. Boualem M., Allaoui H., Hamadi R. & Medjahed M. (2012). Biologie et complexe des ennemis naturels de *Tuta absoluta* a` Mostaganem (Algérie). *EPPO Bull*, 42: 268–274
- [11]. Allache F., Houhou M.A., Osmane I., Naili L. & Demnati F. (2012). Suivi de l'évolution de la population de *Tuta absoluta* Meyrick (Gelichiidae), un nouveau ravageur de la tomate sous serre à Biskra (sud-est d'Algérie). *Entomologie Faunistique Faunistic Entomology*, 65: 149–155.
- [12]. Haddi K., Berger M., Bielza P., Cifuentes D., Field L.M., Gorman K., Rapisarda C., Williamson M.S. & Bass C. (2012). Identification of mutations associated with pyrethroid resistance in the voltagegated sodium channel of the tomato leaf miner (*Tuta absoluta*). Insect Biochemistry and Molecular Biology, 42:506–513
- [13]. Campos M.R., Rodrigues A.R.S., Silva W.M., Silva T.B.M., Silva V.R.F. Guedes, R.N.C. & Siqueira, H.A. A. (2014). Spinosad and the tomato borer *Tuta absoluta*: a bioinsecticide, an invasive pest threat, and high insecticide resistance. *Plos One*, 9 (8): e103235
- [14]. Silva J.E., Assis C.O.P., Ribeiro L.M.S. & Siqueira H.A.A. (2016). Field-Evolved Resistance and Cross-Resistance of Brazilian *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) Populations to Diamide Insecticides. *Journal of Economic Entomology*, 6: 1–4
- [15]. Infante F. (2000). Development and population growth rates of Prorops nasuta (Hym., Bethylidae) at constant temperatures. *Journal of Applied Entomology*, 124: 343-348
- [16]. Hoffman A.A., Sørensen J.G. & Loeschcke V. (2003). Adaptation of Drosophila to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *Journal of Thermal Biology*, 28:175-216.

- [17]. Singer M.S., Rodrigues D., Stireman J. O. & Carriere Y. (2004). Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology*, 85: 2747–2753
- [18]. Zheng F.S., Du Y.Z., Wang ZJ. & Xu J.J. (2008). Effect of temperature on the demography of *Galerucella birmanica* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Insect Science*, 15:375-380.
- [19]. Krechemer F.S., Foerster L.A. (2017).

 Development, Reproduction, Survival, and Demographic Patterns of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on Different Commercial Tomato Cultivars.

 Neotropical entomology 46:694–700
- [20]. Gomide E.V.A., Vilela, E.F. & Picanço M. (2001). Comparação de procedimentos de amostragem de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae) em tomateiro estaqueado. *Neotropical Entomology*, 30, 697–705.
- [21]. Hammer O., Harper D. A.T. & Ryan P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 4:9
- [22]. Djazouli Z.E., Doumandji-Mitiche B. & Petit D. (2009). Spatio-temporal variations of functional groups in a *Populus nigra* L. entomocenosis in the Mitidja plain (Algeria). *Comptes Rendus Biologies*, 332 : 848–860
- [23]. Thompson J.N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. Entomologia Experimentalis et Applicata, 47:3–14
- [24]. Jaenike J. (1990). Host specialisation in phytophagous insects. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 21:243–273
- [25]. Gripenberg S., Mayhew P J., Parnell M. & Roslin T. (2010). A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, 13:383–393
- [26]. Gómez Jiménez M.I., Sarmiento C.E., Díaz M.F., Chauta., Peraza A., Ramirez A. & Poveda K. (2014). Oviposition, larval preference, and larval performance in two polyphagous species: does the larva know best? Entomologia Experimentalis et Applicata, 153:24–33
- [27]. Pereyra P.C. & Sánchez N.E. (2006). Effect of two solanaceous plants on developmental and population parameters of the tomato leaf miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology*, 35: 671–676.

- [28]. Abbes K., Harbi A., Elimem M., Hafsi A. & Chermiti B. (2016). Bioassay of three solanaceous weeds as alternative hosts for the invasive tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) and insights on their carryover potential. *African Entomology*, 24:334–342
- [29]. Barrientos Z.R., Apablaza H.J., Norero A.S. & Estay P.P. (1998). Temperatura base y constante termica de desarrollo de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Ciencia e Investigacion Agraria*, 25:133–137
- [30]. Urbaneja A., Desneux N., Gabarra R., Arnó J., González-Cabrera J., Mafra Neto A., Stoltman L., Pinto A. De S. & Parra J.R.P. (2013). Biology, ecology and management of the tomato borer, *Tuta absoluta*. In: Peña JE (ed) Potential invasive pests of agricultural crops, CABI series. PP: 98–125.
- [31]. Salama E.R., Abd H.S., Ismail I.A.K., Fouda M., Ebadah I. & Shehata I. (2015). Some Ecological and Behavioral Aspects of the Tomato Leaf Miner *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera : Gelechiidae). *Journal of Balkan Ecology*, 6(3), 110-115.

- [32]. Martins J.C., Picanco M.C., Bacci L., Guedes R.N.C., Santana Jr P.A., Ferreira D.O. & Chediak M. (2016). Life table determination of thermal requirements of the tomato borer *Tuta absoluta*. *Journal of Pest Science*, 89:897–908
- [33]. Krechemer F.S. & Foerster L.A. (2015). *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae) : thermal requirements and effect of temperature on development, survival, reproduction and longevity. *European Journal of Entomology*, 112 :658–663
- [34]. Krechemer F.S. & Foerster L.A. (2019). Influence of biotic and abiotic factors on the population fluctuation of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in an organic tomato farming. *International Journal of Tropical Insect Science*, 1-10
- [35]. Cocco A., Deliperi S. & Delrio G. (2013). Control of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera:Gelechiidae) in greenhouse tomato crops usin themating disruption technique. *Journal of Applied Entomology*, 137:16–28.