

# COMPOSÉS ORGANIQUES VOLATILS DES PLANTES

## DÉFINITIONS ET FONCTIONS CHEZ LES PLANTES VALORISATION EN PROTECTION DES CULTURES



Les agrumes stockent des COV dans les cavités sécrétrices de leur peau

### AU SOMMAIRE

Présentation des COV  
COV produits par les végétaux  
Fonctions des COV émis par les végétaux  
Evolution des teneurs en COV dans l'environnement  
COV et protection des cultures

Dans le cadre du projet ABAPIC, différentes actions de veille ont été menées et la présente synthèse est issue du travail de veille bibliographique mené par l'iteipmai sur les COV, composés organiques volatils émis par les plantes, en tant que solution de biocontrôle émergente.



90% des COV présents dans l'atmosphère sont d'origine naturelle, les végétaux étant les principaux émetteurs



Piéride du chou (*Pieris brassicae*)  
Une plante attaquée par des insectes phytophages se met à produire des HIPV  
« Herbivore-induced plant volatiles »

# INTRODUCTION

**Ce document a été rédigé dans le cadre du projet ABA PIC, Accélération du Biocontrôle et des Agroéquipements pour la Protection Intégrée des Cultures.**

ABA PIC est un projet coordonné par l'ACTA et qui a été mené par plusieurs instituts techniques agricoles (ITA) français entre 2021 et 2022. Son objectif a été de **renforcer la capacité de la recherche appliquée des instituts techniques agricoles à travailler les solutions innovantes de biocontrôle et leurs modalités d'application**, en interaction avec l'agroéquipement.

Parmi les actions réalisées, différentes actions de veille ont été menées et la présente synthèse est issue du travail de veille bibliographique mené par l'iteipmai sur les **COV, composés organiques volatils émis par les plantes, en tant que solution de biocontrôle émergente**.

Depuis de nombreuses années en effet, des études ont mis en évidence le rôle de molécules volatiles dans les interactions entre organismes vivants et leur utilité chez les plantes pour se protéger de différentes agressions extérieures.

Dans ce cadre, cette synthèse s'attache d'une part, à définir les COV et à exposer leurs différentes fonctions chez les plantes et d'autre part, à présenter les travaux visant à valoriser ces COV en protection des cultures.

Le premier chapitre propose des éléments de définition sur ce que sont les COV d'une manière générale.

L'objet du second chapitre est de mieux connaître les COV émis par les végétaux. Ce chapitre présente donc les différentes familles de COV, leurs voies de biosynthèse ou encore les organes de stockage.

Le troisième chapitre est dédié aux fonctions de ces COV et à leur utilité pour les végétaux.

Puis, le quatrième chapitre s'intéresse à l'évolution des COV dans l'environnement une fois émis par les plantes.

Enfin, le cinquième et dernier chapitre est dédié à la valorisation des COV des plantes en protection des cultures et aux différentes pistes de travail qui peuvent être suivies pour ce faire. Il tente également de dresser un bilan des différentes publications présentant des stratégies qui font appel à des COV émis par des plantes pour protéger les cultures.

Le projet ABA PIC a été financé dans le cadre de France Relance et plus spécifiquement du programme « accélérateur des entreprises de l'agroéquipement et du biocontrôle » qui est un programme d'accompagnement pour les entreprises développant des solutions technologiques en vue de favoriser la transition agroécologique.

La responsabilité des ministères en charge de l'agriculture et de l'économie ne saurait être engagée.

## CREDITS PHOTOS

Agrumes, page 1 - Fresh citrus fruits, de Almaje, Getty Images  
Piéride du chou, page 1 - *Pieris brassicae* caterpillar de gutaper, Getty Images  
Paysage de montagne, de yoshitaka2, pixabay  
Les figures 2 et 3 proviennent du travail de Candice Dubuisson et sont reproduites dans ce document avec l'aimable autorisation de l'auteure.

Financé par



# 1. PRÉSENTATION DES COV

## 1.1. Éléments de définition

Les composés organiques volatils (COV) comprennent une variété de molécules organiques, c'est-à-dire carbonées, d'origine artificielle ou naturelle, qui s'évaporent ou se subliment facilement dans l'air dans des conditions normales de température et de pression (adapté de Costelloe-Kuehn, 2020).

Les COV représentent donc un groupe de molécules rassemblées selon leur comportement physique (la volatilité) plutôt que sur une base structurale. Il existe donc différentes manières de les classer selon les auteurs et le sujet.

Les sources officielles proposent des définitions basées sur des éléments mesurables qui sont :

- La **pression de vapeur du composé**. Celle-ci correspond à la pression de la phase gazeuse du composé se trouvant en équilibre au-dessus de sa phase liquide, à une température donnée. Ainsi, plus la pression de vapeur d'un composé est élevée, plus il est volatil.
- La **température ou point d'ébullition**, c'est-à-dire la température à laquelle un changement d'état liquide-gaz a lieu à pression atmosphérique, donc **plus elle est faible, plus le composé est volatil**.

Dans ces textes, les définitions suivantes sont utilisées :

- Dans la directive européenne n° 1999/13/CE relative à la réduction des émissions de COV issus de solvants organiques (abrogée en 2010), la définition d'un COV est la suivante : « **tout composé organique ayant une pression de vapeur de 0,01 kPa ou plus à une température de 293,15 K [c'est-à-dire 20 °C] ou ayant une volatilité correspondante dans les conditions d'utilisation particulières** ».
- Dans la directive européenne n° 2004/42/CE relative à la réduction des émissions de composés organiques volatils dues à l'utilisation de solvants organiques dans certains vernis et peintures et dans les produits de retouche de véhicules, et modifiant la directive 1999/13/CE, un composé organique volatil est défini ainsi : « **tout composé organique dont le point d'ébullition initial, mesuré à la pression standard de 101,3 kPa, est inférieur ou égal à 250 °C** ». Cette seconde définition a été également reprise dans le Décret français n° 2006-62.

Par ailleurs, dans les années 1980, l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS), ou World Health Organization (WHO), a distingué différentes classes de COV selon leur température d'ébullition à pression standard (WHO, 1989). Cette classification sert de référence à de nombreux travaux sur les COV (voir par exemple Mosqueron et Vincent, 2001 ; EPA, 2014). Le tableau 1 ci-dessous présente les 3 catégories de COV communément définies et utilisées.



Tableau 1 : dénomination des COV selon leur température d'ébullition

DESCRIPTION	ABRÉVIATION EN ANGLAIS	TEMPÉRATURE D'ÉBULLITION (°C)
Composés organiques très volatils (very volatile organic compounds)	VVOC	< 50-100 °C
Composés organiques volatils (volatile organic compounds)	VOC	De 50-100 à 240-260 °C
Composés organiques semi-volatils (semi-volatile organic compounds)	SVOC	De 240-260 à 380-400 °C

**Chez les végétaux**, on peut retenir la description suivante proposée par Pichersky et ses collaborateurs (2006) : **les composés volatils des plantes sont typiquement des molécules lipophiles ayant une pression de vapeur élevée. Ils ont la capacité de traverser les membranes sous forme libre et ils peuvent être relâchés dans l'atmosphère ou dans le sol en l'absence d'élément entravant leur diffusion.**

## 1.2. Sources de COV

On estime que **10 % des COV présents dans l'atmosphère ont une origine anthropique**, c'est-à-dire qu'ils proviennent de l'activité humaine. Certains sont produits lors de la combustion de matières telles que gaz, essence, charbon ou encore bois. D'autres sont utilisés dans de nombreux procédés, essentiellement en qualité de solvant, dégraissant, dissolvant, agent de nettoyage, disperser, conservateur, etc.

On peut citer parmi ces COV : l'acétone, le benzène, le toluène, l'éthylène-glycol, le formaldéhyde, le dichlorométhane (Ademe, 2018 ; Costelloe-Kuehn, 2020).

**90 % des COV présents dans l'atmosphère sont en revanche d'origine naturelle** (Costelloe-Kuehn, 2020). Dans les publications, ils sont parfois nommés COV biogéniques, abrégés COVB (ou BVOC en anglais).

Selon les travaux de Guenther *et al.* (1995), les sources de COVB incluent :

- Les végétaux : arbres, arbustes, plantes herbacées.
- Les océans, qui relâchent par exemple les COV produits par le phytoplancton ou ceux issus de la matière organique dissoute.
- Les lacs et rivières.
- Les sols et sédiments.
- La matière organique décomposée par les microorganismes.
- Les réserves naturelles d'hydrocarbures.

Parmi ces sources, les végétaux sont les principaux émetteurs.



Par exemple, une étude a estimé qu'en Europe, les écosystèmes gérés (qui représentent environ 50 % des surfaces terrestres) constituent le potentiel le plus important d'émissions de COVB réparties de la manière suivante 55 % forêts ; 27 % agriculture ; 18 % autres : prairies, zones humides, arbustes (dans Loubet *et al.*, 2018).

Concernant la nature des COV, l'isoprène et les monoterpènes sont les principaux types de COV émis par la végétation, notamment par les forêts, comme le montre le tableau ci-dessous dont les chiffres sont issus d'estimations pour la France.

Tableau 2 : estimation de l'émission moyenne annuelle de COV due à la couverture forestière en France, en fonction du type de COV pour la période 1994-1998 (Luchetta *et al.*, 2000)

COV	EMISSIONS DE LA COUVERTURE FORESTIÈRE (KT / AN)	% DE L'ÉMISSION TOTALE
Isoprène	457	49%
Monoterpènes	350	37%
Autres COV	129	14%
<b>TOTAL</b>	<b>936</b>	<b>100%</b>

La classe des « autres COV » est néanmoins très riche, car chez les végétaux, plus de 1700 COV ont déjà été décrits rien que pour les composés produits dans les fleurs (Knudsen *et al.*, 2006). Ceux-ci sont présentés dans le chapitre suivant.

Dans les chapitres suivants, le sigle COV sera utilisé pour parler des COVB, seule classe de COV traitée dans ce document.

### 1.3. Méthodes d'analyse

L'analyse des COV peut se décomposer en 3 étapes principales qui peuvent parfois être simultanées :

- La capture des COV qui peut être passive ou active,
- L'identification des COV,
- La quantification des COV.

Un document proposé par l'iteipmai présente de manière plus détaillée ces méthodes d'analyses, rendez-vous à la page <https://www.iteipmai.fr/nos-publications/dossiers-thematiques>.



## 2. COV PRODUITS PAR LES VÉGÉTAUX

1 % de l'ensemble des métabolites secondaires produits par les plantes sont considérés comme volatils.

Trois principales catégories de COV sont habituellement décrites dans la littérature scientifique (Dudareva *et al.*, 2006, 2013 ; Frérot *et al.*, 2017 ; Laothawornkitkul *et al.*, 2009 ; Maffei, 2010) :

- Composés terpéniques,
- Dérivés d'acides gras,
- Phénylpropanoïdes et benzénoïdes.

D'autres catégories de COV peuvent être citées :

- Un certain nombre de petites molécules dont le nombre d'atomes de carbone est inférieur à 5 peuvent être volatils sans rentrer dans l'une des trois catégories ci-dessus (Laothawornkitkul *et al.*, 2009).
- Des volatils dérivés d'acides aminés interviennent dans les odeurs et les arômes dégagés par les fleurs et les fruits (Dudareva *et al.*, 2006).

Ces catégories sont présentées plus en détails dans les paragraphes qui suivent.

La synthèse des composés volatils est assurée essentiellement par les quatre voies de biosynthèse suivantes :

- Voie du méthylérythritol phosphate (composés terpéniques),
- Voie de l'acide mévalonique (composés terpéniques),
- Voie de la lipoxgénase (dérivés d'acides gras),
- Voie de l'acide shikimique (phénylpropanoïdes et benzénoïdes).

Différentes modifications enzymatiques (hydroxylations, acétylations, méthylations) amènent ensuite à une diversification des composés volatils émis (Dudareva *et al.*, 2006). Ainsi, de nombreux COV se retrouvent spécifiques de familles de plantes et certains se rencontrent ainsi très rarement car ils sont produits spécifiquement par seulement quelques genres ou espèces végétales (Dudareva *et al.*, 2013 ; Ramya *et al.*, 2020). Par ailleurs, si les fleurs sont les organes qui émettent le plus de COV différents, intervenant notamment dans des bouquets floraux parfois très complexes (Dudareva *et al.*, 2013 ; Knudsen *et al.*, 2006 ; Ramya *et al.*, 2020), les autres organes des plantes libèrent aussi une grande variété de COV tels que feuilles ou encore racines (Frérot *et al.*, 2017).

### 2.1. Composés terpéniques

L'**isoprène** (C<sub>5</sub>H<sub>8</sub>), hémiterpène synthétisé dans les chloroplastes (compartiment des cellules végétales où a lieu la photosynthèse), est le COV le plus émis par les plantes ; elles le produisent en permanence. Hormis de rares exceptions, les végétaux ne stockent pas l'isoprène dans leurs tissus et, une fois synthétisé, il est rapidement perdu par volatilisation.

Les espèces émettant beaucoup d'isoprène sont souvent des espèces ligneuses et les émissions d'isoprène sont massives au-dessus des canopées, les forêts tropicales chaudes émettant plus que les forêts des régions froides, car l'isoprène permet notamment aux plantes de mieux résister aux stress thermiques ([voir paragraphe 3.2](#)) (A. Guenther *et al.*, 2006 ; Kesselmeier & Staudt, 1999).



**Les autres terpènes** sont formés d'un squelette d'unités isopréniques ( $C_5H_8$ ) qui sont combinées de façon linéaire ou cyclique. Il est à noter que la molécule d'isoprène en elle-même n'intervient pas dans leur biosynthèse (Bruneton, 2016).

Les terpènes volatils sont principalement des **monoterpènes** et des **sesquiterpènes** mais aussi quelques **diterpènes**. De plus, des **homoterpènes**, molécules comprenant un terpène et un groupe méthylène, sont également émis lors d'attaques d'organismes phytophages.

Les deux voies de biosynthèse des terpènes sont les suivantes :

- **La voie du méthylérythritol phosphate** qui a lieu dans les chloroplastes des cellules. Cette voie est à l'origine de la formation de l'isoprène, des **monoterpènes et des diterpènes**.
- **La voie de l'acide mévalonique** (ou mévalonate) dans le cytosol. Elle est à l'origine de la formation des **sesquiterpènes**.

## 2.2. Dérivés d'acides gras

Ces molécules sont produites par la voie de biosynthèse dite « de la lipoxygénase » à partir d'acides gras polyinsaturés provenant des membranes cellulaires (Dudareva *et al.*, 2006, 2013 ; Maffei, 2010).

Parmi ces molécules, parfois appelées **oxylipines**, on retrouve :

- Des molécules cycliques dérivées de l'acide jasmonique, tel que le **jasmonate de méthyle**.
- Des molécules linéaires, le plus souvent à 6 atomes de carbone, ayant une odeur d'herbe coupée. De fait, elles sont notamment émises par les parties de plantes dont les membranes des cellules se cassent lors d'un dommage mécanique ou lorsque des ravageurs s'en nourrissent. Ces molécules sont regroupées sous le nom de **GLV pour Green Leaf volatiles** (voir Ameye *et al.*, 2018 ; Scala *et al.*, 2013).

Parmi les GLV, on peut citer des aldéhydes : hexanal, 3-hexenal et 2-hexenal ; des alcools : hexanol et 3-hexénol ; ou encore un ester, l'acétate 3-hexényle.

## 2.3. Phénylpropanoïdes et benzénoïdes

Les phénylpropanoïdes et benzénoïdes sont des composés aromatiques<sup>1</sup> produits par la voie de biosynthèse de l'acide shikimique, et l'on peut distinguer deux grandes catégories en fonction de l'acide aminé dont ils dérivent (Maffei, 2010) :

- **Dérivés de la phénylalanine**. Parmi ces composés, on peut citer le salicylate de méthyle, l'eugénol et le méthylchavicol (ou estragol), le phénylacétaldéhyde et le 2-phényléthanol.
- **Dérivés du tryptophane (à noyau indolique)**, comme par exemple l'indole

**Quelques exemples d'autres benzénoïdes** : salicylate de méthyle, benzaldéhyde, méthylbenzoate, anisole, benzyl-acétate, alcool benzylique, naphthalène (dans A. B. Guenther *et al.*, 2012).

*Remarque : un certain nombre de ces molécules peut aussi avoir une origine anthropique : combustion de énergies fossiles, gaz d'échappement, etc.*

<sup>1</sup> Pour rappel, en chimie organique, les *composés aromatiques* sont des molécules dont les atomes forment des structures cycliques et planes particulièrement stables. Ceux-ci sont donc produits à partir de la voie de biosynthèse de l'acide shikimique, qui est à l'origine des acides aminés aromatiques phénylalanine, tyrosine (ou hydroxyphénylalanine), tryptophane ; et d'un grand nombre de composés aromatiques (Bruneton, 2016). Les plantes aromatiques, quant à elles, sont nommées ainsi parce qu'elles produisent des composés odorants.



## 2.4. Autres molécules

Les plantes émettent un certain nombre de COV sous forme de **petites molécules** (nombre d'atomes de carbones inférieur ou égal à 5), telles que le méthanol, l'éthanol, l'éthylène, le formaldéhyde, l'acétone ou l'acétaldéhyde (Laothawornkitkul *et al.*, 2009).

Par exemple, l'éthylène, produit à partir de la méthionine, un acide aminé, (Kesselmeier & Staudt, 1999) est une hormone qui induit ou régule la maturation des fruits et la sénescence des feuilles. C'est aussi une hormone de stress : les teneurs produites augmentent en période de stress, par exemple lors d'une blessure, ou sous un environnement chaud / sec / pollué.

Ensuite, on peut retrouver des **molécules dérivées des acides aminés alanine, valine, leucine, isoleucine et méthionine**.

En effet, ces acides aminés, sous l'effet de différentes réactions, sont convertis en un aldéhyde qui est ensuite lui-même converti en une grande variété de COV dont d'autres **aldéhydes, des alcools, des esters, des acides et des composés volatils contenant des atomes d'azote ou de soufre**.

Ces molécules participent à l'odeur des fleurs et à l'odeur et l'arôme des fruits (Dudareva *et al.*, 2006, 2013) et à la composition de l'huile essentielle de camomille romaine.

## 2.5. Schéma récapitulatif des voies de biosynthèse des COV chez les plantes

La figure ci-dessous schématise les différentes voies de biosynthèse des COV et leur articulation. Cette figure a été construite à partir des figures présentées dans les articles de Laothawornkitkul *et al.* (2009), Maffei (2010) et Dudareva *et al.* (2013).

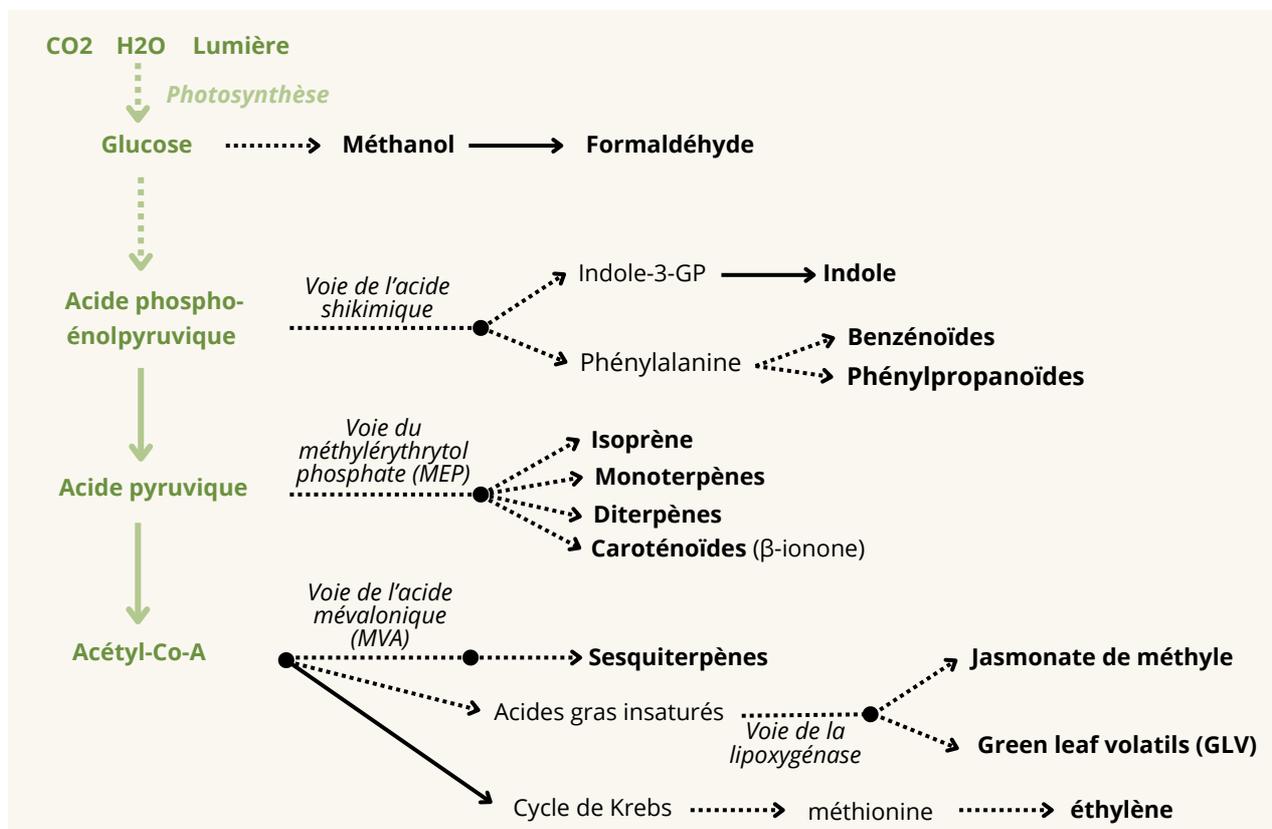


Figure 1 : Aperçu des différentes voies de biosynthèse des COV chez les végétaux. Les flèches en pointillés schématisent l'implication de plusieurs réactions enzymatiques.

## 2.6. Mise en réserve de COV

Certains COV sont directement relargués dans l'air une fois synthétisés dans la plante, qu'ils soient produits par les parties aériennes ou par les parties souterraines, à l'instar de l'isoprène par exemple. Autre exemple : les COV produits par les fleurs et à l'origine de leur parfum. Ces COV sont synthétisés dans des cellules épidermiques, facilitant leur émission dans l'atmosphère.

Cependant, certaines familles de plantes ont développé des tissus spécialisés, dans lesquels les COV, en particulier monoterpènes, sesquiterpènes et phénylpropanoïdes, peuvent être **mis en réserve de manière permanente**. Ces tissus sont nommés tissus sécréteurs. Il s'agit par exemple de trichomes glandulaires ou de canaux résinifères (Kesselmeier & Staudt, 1999 ; Maffei, 2010 ; Russo *et al.*, 2022 ; Tissier *et al.*, 2017).

Ainsi, plusieurs espèces stockent des COV dans leurs **trichomes glandulaires**, excroissances présentes sur les tiges, feuilles et/ou racines, qui libèrent leur contenu lorsqu'ils sont endommagés. Les COV libérés peuvent alors inhiber la croissance de microbes ou avoir une action répulsive sur les insectes ravageurs. Les trichomes sont présents chez de nombreuses espèces de plantes dites aromatiques appartenant principalement aux familles des lamiacées, astéracées, géraniacées, solanacées et cannabinaées et peuvent être présents sur les feuilles, les tiges ou les bourgeons.

D'autres espèces stockent leurs COV dans des **canaux et cavités sécrétrices** qui sont des espaces intercellulaires. Des canaux de résines peuvent ainsi être retrouvés chez les espèces de la famille des pinacées mais aussi chez d'autres plantes, aromatiques ou non, de la famille des myrtacées, asteracées, apiacées et fabacées.

Quant aux cavités sécrétrices, elles sont typiques des familles des rutacées, clusiacées et myrtacées, telles que les cavités retrouvées sur la peau des fruits des agrumes. Tout comme les trichomes, ces structures de stockage peuvent libérer leurs COV lorsqu'elles sont cassées ou tout simplement comprimées.

Enfin, les fleurs et racines peuvent aussi contenir des cellules sécrétrices qui accumulent des COV dans leurs **vacuoles**.



### 3. FONCTIONS DES COV ÉMIS PAR LES VÉGÉTAUX

Toutes les parties d'un végétal, et essentiellement les feuilles, fleurs et racines peuvent émettre des COV. Le type et la quantité de COV libérés par les plantes dépendent fortement de l'état de santé et de stress de l'individu et contribuent à sa survie.

Les **parties aériennes des végétaux** émettent majoritairement de l'isoprène, des monoterpènes ou encore du méthanol. Les quantités émises sont dépendantes des conditions ambiantes en particulier lumière et température. L'un des rôles connus de ces émissions est de maintenir le processus de photosynthèse même en cas de conditions climatiques défavorables, c'est-à-dire quand la température ambiante est élevée (A. Guenther *et al.*, 1995).

Lors des périodes de floraison, les **organes floraux** émettent des COV (dont les monoterpènes), afin d'attirer les pollinisateurs ainsi que les insectes et animaux contribuant à la dispersion des graines (Dudareva *et al.*, 2006 ; Laothawornkitkul *et al.*, 2009).

**Les racines** émettent également des COV, dont certains semblent faciliter les interactions avec les champignons mycorhiziens arbusculaires (voir par exemple Li *et al.*, 2020).

**En conditions stressantes, un plus grand nombre et une plus grande variété de COV sont synthétisés.** Concernant les **stress abiotiques**, nous venons d'aborder le cas des températures élevées. Sécheresse et stress oxydatif sont d'autres stress abiotiques pouvant amener à une plus grande production de COV.

Les conditions stressantes correspondent également à des **stress biotiques** : attaques d'organismes pathogènes et notamment d'insectes phytophages. Par exemple, à l'apparition d'une blessure, les plantes libèrent typiquement des GLV (green leaf volatiles) que la plante n'émet pas ou très peu en conditions normales (Dudareva *et al.*, 2006 ; Jerković *et al.*, 2019). Les blessures provoquent également la libération de COV mis en réserve dans les organes de stockages ([voir § 2.6.](#)).

D'autre part, les COV, qu'ils soient produits par les parties aériennes ou par les racines, tiennent un rôle dans les relations avec les organismes pathogènes mais aussi avec les organismes auxiliaires (Russo *et al.*, 2022 ; War *et al.*, 2011) : attraction de prédateurs des ravageurs ou de leurs parasitoïdes.

Enfin, les COV, de par leur nature volatile, peuvent également être captés par les plantes environnantes qui perçoivent ainsi un message émis par une plante stressée (Dudareva *et al.*, 2006 ; Laothawornkitkul *et al.*, 2009 ; Loreto *et al.*, 2014 ; Maffei, 2010) ce qui pourra leur permettre d'anticiper le même stress.

La figure ci-dessous, proposée par Dubuisson, présente les principales interactions chimiques entre les plantes et leur environnement.

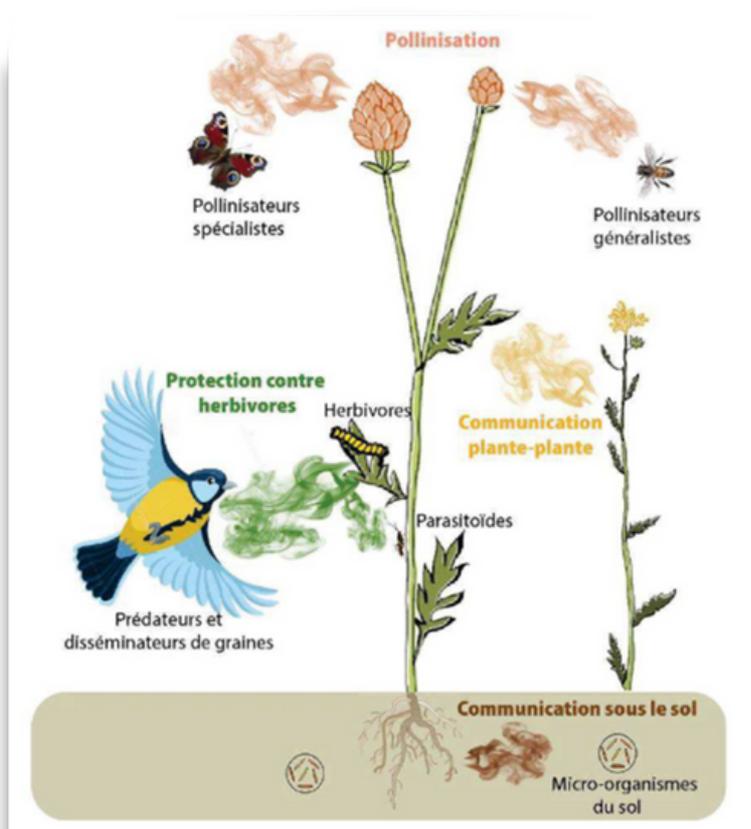


Figure 2 : Schéma illustrant les principales interactions chimiques connues entre les plantes et les animaux (dans Dubuisson, 2022)

## REMARQUE :

Etant donné les rôles que tiennent les COV, ils sont parfois nommés « **médiateurs chimiques** » ou « **composés sémiochimiques** ».

Un composé sémiochimique est une « *substance émise dans l'environnement par un organisme, qui joue le rôle de signal chimique entre individus d'une même espèce ou entre individus d'espèces différentes* ». Les autres espèces pouvant être par exemple, d'autres plantes, des insectes, des micro-organismes (Commission générale de terminologie et de néologie, 2014).

Parmi les composés sémiochimiques, on distingue (Commission générale de terminologie et de néologie, 2011) :

- La **kairomone**, « *substance, parfois odorante, produite par les individus d'une espèce, qui induit, chez ceux d'une autre espèce, un comportement défavorable à l'espèce émettrice, mais parfois bénéfique à l'espèce réceptrice* ». Par exemple, émission par une plante d'une odeur permettant à un phytophage de la localiser.
- L'**allomone**, « *substance produite par les individus d'une espèce, qui induit, chez ceux d'une autre espèce, une réaction favorable à l'espèce émettrice* ». Note : Une allomone peut être, par exemple, une substance répulsive ou toxique pour les insectes phytophages, ou un parfum, émis par une fleur, attirant les insectes pollinisateurs ».

### 3.1. Aide à la reproduction

Les COV émis par les fleurs et les fruits servent le plus souvent à attirer les pollinisateurs ou encore les insectes et autres animaux intervenant dans la dispersion des graines.

D'une manière générale, les composés attractifs sont émis par les pétales quand la fleur est prête à être pollinisée ou fécondée. Ainsi, les pétales des plantes odorantes sont recouverts d'un épiderme produisant et émettant des signaux olfactifs. Le nectar, le pollen ou d'autres pièces florales peuvent aussi avoir une odeur. Les insectes attirés sont ensuite le plus souvent récompensés par la présence de pollen et/ou de nectar (Dudareva *et al.*, 2006 ; Loreto *et al.*, 2014 ; Maffei, 2010). Certaines fleurs émettent cependant des COV qui imitent l'odeur du partenaire sexuel d'un insecte pour le leurrer, notamment chez certaines orchidées (Ramya *et al.*, 2020).

Les COV émis par les fruits servent également de signal de localisation pour les animaux intervenant dans la dissémination des graines, les COV leur permettent parfois d'évaluer le niveau de maturité des fruits (Dudareva *et al.*, 2006).

Enfin, les monoterpènes, qui ont de manière générale un rôle important dans la défense contre les herbivores, éloignent particulièrement ceux-ci des fleurs, cruciales pour la reproduction (Schiestl, 2010).

### 3.2. Mécanismes de défenses face à des stress abiotiques

Les plantes émettent des COV en réponse à des changements de température, de lumière ou encore en cas de sécheresse ou d'inondation, ce qui permet aux mécanismes de photosynthèse de fonctionner correctement même en cas de stress.

Par exemple, l'**isoprène** agit sur les membranes cellulaires, ce qui protège celles-ci en cas de stress liés à la température. Il possède également une action antioxydante qui serait due à son interaction avec l'ozone présent dans l'atmosphère (Dudareva *et al.*, 2006 ; Murali-Baskaran *et al.*, 2022).

### 3.3. Mécanismes de défenses en cas de stress biotique

Les COV sont émis par les parties aériennes ou par les racines selon que le stress biotique a lieu sur les parties aériennes (feuilles mais aussi fleurs) ou racinaires de la plante.

Les COV émis spécifiquement lors d'attaques d'insectes phytophages sont parfois nommés HIPV dans les publications scientifiques, pour « Herbivore-induced plant volatiles » (War *et al.*, 2011). Ils peuvent par exemple s'échapper des cellules qui les contenaient quand celles-ci se trouvent cassées lors de l'attaque.

D'autres COV peuvent être libérés quand une molécule hydrolysable en un composé volatil se trouve soudain en contact avec l'enzyme capable de la couper. C'est le cas des isothiocyanates, composés de défense caractéristiques de la famille des brassicacées, qui sont ainsi produits au moment d'une attaque de phytophage à partir de glucosinolates, sous l'action de la myrosinase (Beran *et al.*, 2016).



Lors de l'attaque d'**insectes phytophages** ou d'**insectes venant pondre**, les COV émis ont un ou plusieurs rôles :

- Effet répulsif voire toxique sur les insectes,
- Effet perturbateur sur la ponte à la surface du végétal,
- Effet attractif pour les organismes auxiliaires,
- Transmission du message d'alerte aux autres parties du végétal, qui peut aussi être reçu par les plantes aux alentours.

(Dudareva et al., 2006 ; Loreto et al., 2014 ; Maffei, 2010 ; War et al., 2011).

Lors de l'attaque de champignons pathogènes, les COV peuvent inhiber la croissance et la sporulation de ceux-ci.

Certains COV semblent également avoir un effet sur la prolifération bactérienne. Ainsi, chez *Arabidopsis thaliana*, le (E)- $\beta$ -caryophyllène émis par les stigmates des fleurs a montré une capacité à limiter la croissance des bactéries, ce qui favorise la production des graines (Chen et al., 2003). De même, des COV émis par les pétales de *Saponaria officinalis* contrôlent les communautés bactériennes des pétales (Bakkali et al., 2008).

### 3.4. Transmission de messages entre plantes

D'une manière générale, les plantes perçoivent les plantes voisines à travers différents types d'indices qui donnent des indications sur leur proximité, telles que la lumière, des stimuli acoustiques et mécaniques ou encore la présence de composés organiques volatils dans l'air.

Néanmoins, l'équipe de Ninkovic (2019) estime que les COV représentent les indications les plus rapides et les plus fiables pour détecter les plantes voisines car certains sont constamment présents en comparaison aux autres indices qui ne sont que périodiques.

Les COV captés par les plantes « à l'écoute » de leurs voisines, qu'elles soient ou non de la même espèce, leur servent à élaborer leur propre réponse à un événement (Baldwin et al., 2006 ; Brosset & Blande, 2022 ; Ninkovic et al., 2019).

#### 1. Types de réponses observés chez les plantes réceptrices

Une plante attaquée par des insectes phytophages se met à produire des HIPV. Ces COV peuvent alors être captés par les plantes non-endommagées qui vont pouvoir ajuster leurs défenses. Cet ajustement a lieu selon les trois mécanismes suivants (Ben-Issa et al., 2017; Brosset & Blande, 2022) :

- **Camouflage des plantes réceptrices par dépôt passif de COV sur leurs feuilles**

Parfois les COV sont tout simplement déposés de manière passive à la surface des feuilles des plantes réceptrices. Ils sont alors retenus à la surface des feuilles sans déclencher d'autre réaction. Puis ces COV sont relargués en fonction des caractéristiques de la surface de la feuille et de la température ambiante offrant potentiellement à la plante un camouflage chimique, qui diminue son attractivité.

Les COV le plus souvent à l'origine de cette interaction passive sont des sesquiterpènes, libérés par exemple quand les trichomes glandulaires (où ces molécules sont habituellement stockées) se cassent.

Les travaux menés à ce sujet ont montré que cette interaction passive ne présente pas systématiquement un avantage pour la plante réceptrice. Parfois même, ce mécanisme a lieu à son détriment en la rendant plus attractive pour les ravageurs.



- **Réponses de défense induites par les COV**

Une fois que les COV extérieurs sont reconnus par les membranes cellulaires des plantes réceptrices, une cascade d'évènements est alors déclenchée menant à la synthèse de phytohormones. Par exemple, les GLV, de même que certains terpènes, favorisent la production d'acide jasmonique chez les plantes réceptrices. Cette phytohormone module l'expression des gènes de défense et permet la production de métabolites primaires et secondaires, dont de nouveaux COV.

- **Réponses de défense amorcées par les COV (priming des défenses)**

Dans ce cas, les plantes réceptrices se préparent à se défendre : c'est-à-dire qu'elles ne finaliseront la synthèse de composés de défenses qu'en cas de réelle attaque. Comme les plantes sont prêtes, si elles doivent mettre en place des mécanismes de défenses alors elles le feront plus rapidement et plus intensément.

## 2. Paramètres influençant la formulation de la réponse

La réponse formulée par les plantes réceptrices dépend également des paramètres suivants (Baldwin *et al.*, 2006 ; Ninkovic *et al.*, 2019) :

- **Sensibilité à un bouquet de COV ou à certaines molécules seulement**

Une plante émet des COV sous forme d'un bouquet complexe dans lequel la teneur de chaque COV est déterminée par la taxonomie de l'espèce. Ainsi les bouquets de COV émis par une plante seront d'autant mieux déchiffrés si ceux-ci sont captés par des plantes de la même espèce. Cela leur permet d'être plus compétitives face aux espèces voisines.

Ce fonctionnement n'empêche toutefois pas les plantes de capter aussi les COV de plantes voisines issues d'autres espèces et d'élaborer parfois des réponses adaptées.

- **Distance parcourue par les COV dans l'air**

Globalement, la communication entre les plantes par le biais des COV n'a lieu que sur de courtes distances, étant donné que les concentrations en COV sont rapidement diluées dans l'air ([voir paragraphe 4.2](#)).

- **Durée d'exposition**

Selon les composés captés, la durée d'exposition devra être plus ou moins longue pour qu'une réponse puisse être élaborée par une plante réceptrice. Par exemple, des essais menés sur le haricot de Lima ont montré que des expositions au nonanal, un aldéhyde, entraînaient des réactions chez la plante, que la durée soit de 6 heures ou de 24 heures. Cependant, une exposition au salicylate de méthyle devait durer au moins 24 heures pour que la plante développe une réponse.



## 4. ÉVOLUTION DES TENEURS EN COV DANS L'ENVIRONNEMENT

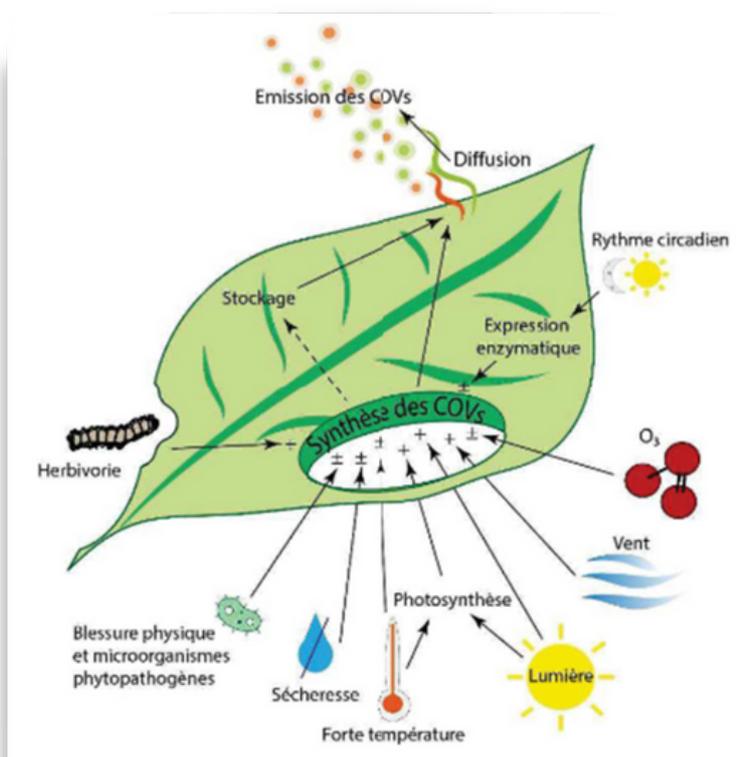
### 4.1. Influence de l'environnement sur les émissions de COV

Les COV sont émis par la végétation de manière fluctuante en fonction de la période de l'année. Par exemple, pour un couvert forestier, les émissions terpéniques augmentent progressivement du printemps jusqu'à la fin de l'été, quand la température et l'intensité lumineuse sont fortes, puis chutent rapidement (Luchetta *et al.*, 2000). Des variations d'émissions sont également observées à l'échelle de la journée, par exemple les émissions des fleurs qui sont liées à l'activité des pollinisateurs (Dubuisson, 2022).

De fortes concentrations d'ozone peuvent affecter l'émission des COV par les plantes, et donc perturber la communication des plantes avec leur environnement (Dubuisson, 2022).

La figure ci-dessous, tirée de Dubuisson (2022), schématise l'influence, positive ou négative, de différents facteurs environnementaux sur l'émission de COV par une plante.

Figure 3 : Facteurs influençant l'émission et la diffusion des COV par la plante (dans Dubuisson, 2022)



### 4.2. Dispersion et durée de vie des COV dans l'atmosphère

Il a été constaté que les COV les plus volatils, comme l'isoprène, le méthanol, l'éthylène et certains monoterpènes, sont le plus rapidement dilués et qu'ils ne sont généralement captés que par les plantes présentes juste à côté de la plante émettrice. Les composés plus lourds et moins volatils, comme les sesquiterpènes, le jasmonate de méthyle (MeJA) ou le salicylate de méthyle (MeSA) se dispersent moins et peuvent être charriés plus loin par les flux d'air, atteignant potentiellement des plantes plus éloignées (Baldwin *et al.*, 2006). A noter aussi que pendant le transport des molécules volatiles, celles-ci peuvent subir des transformations telles qu'une oxydation, pouvant ou non avoir un impact, aussi bien négatif que positif, sur le signal transmis.



Ainsi, une fois dans l'air, les COV sont souvent très réactifs dans leur environnement. Ils ont tendance à réagir avec des radicaux hydroxyle (OH-), des radicaux nitrates (NO<sub>x</sub>) et l'ozone (O<sub>3</sub>). Cette haute réactivité limite donc la distance que les COV peuvent parcourir en gardant leur intégrité (Dubuisson, 2022 ; HOFFMANN *et al.*, 1997).

D'autre part, la volatilité de ces composés fait que leur déplacement dans l'air est influencé par les conditions climatiques telles que la direction et la vitesse du vent, l'humidité, la présence ou l'absence de précipitations et la température (Brilli *et al.*, 2019).

Le tableau ci-dessous, indique des durées de vie et des concentrations atmosphériques pour différentes catégories de COV.

Tableau 3 : Catégories de COV, durée de vie et concentration dans l'air (Kesselmeier & Staudt, 1999)

CATÉGORIE	EXEMPLE	DURÉE DE VIE JOUR	DURÉE DE VIE NUIT	CONCENTRATIONS ATMOSPHÉRIQUES
Isoprène	n/a	3 heures	1,5 heure	ppt à quelques ppb
Monoterpènes	α-pinène, pinène, sabinène	2 – 3 heures	5 – 30 minutes	ppt à quelques ppb
	Limonène, t-β-ocimène, myrcène	40 – 80 minutes	5 – 20 minutes	
	Terpinolène, α-phellandrène	15 – 20 minutes	< 1 minute	
	α-terpinène	< 5 minutes	< 2 minutes	
Sesquiterpènes	β- caryophyllène	< 4 minutes	< 2 minutes	Non détectable car hautement réactif
COV réactifs	2-méthyl-3-buten-2-ol	< 1 jour		1 – 3 ppb
Autres COV	Méthanol, acétone	> 1 jour		2 – 30 ppb

ppt = *part per trillion* en anglais, soit partie par mille milliards. Correspond à un rapport de 10<sup>-12</sup>.  
ppb = *part per billion* en anglais, soit partie par milliard. Correspond à un rapport de 10<sup>-9</sup>.



## 5. COV ET PROTECTION DES CULTURES

Les composés organiques volatils émis par les plantes les aident à se protéger contre les stress abiotiques et biotiques. C'est pourquoi ces molécules font l'objet d'études de plus en plus nombreuses pour la recherche de nouvelles méthodes de protection des cultures.

### 5.1. De nombreuses voies à explorer

Les pistes explorées pour la valorisation des COV en protection des cultures sont les suivantes :

#### 1. Application d'éliciteurs pour influencer l'émission de COV

Ce concept consiste à appliquer des éliciteurs chimiques (traitement de semences, traitement des cultures) ayant un effet sur l'émission de COV. Ces éliciteurs favorisent ou, au contraire inhibent la synthèse de COV.

Les équipes de War *et al.* (2011) et de Murali-Baskaran *et al.* (2022) citent par exemple des études qui ont testé des applications exogènes de phytohormones (telles qu'acide jasmonique et éthylène), et qui en ont conclu que ces applications pouvaient avoir une influence importante sur les COV produits.

D'autre part, le silicium, sous forme d'apport fertilisant, posséderait la propriété d'influencer la production de composés volatils induits par une attaque de phytophages (Liu *et al.*, 2017 ; Murali-Baskaran *et al.*, 2022).

#### 2. Intégration de plantes compagnes au sein des cultures

L'intégration de plantes compagnes au sein des cultures ou la mise en place d'intercultures provoque de nombreux changements dans l'environnement. Ces techniques sont utilisées dans le but d'obtenir une meilleure gestion des adventices, un meilleur climat pour les plantes et une meilleure lutte contre les ravageurs que ce soit par une protection physique ou par des interactions olfactives (voir par exemple Ben-Issa *et al.*, 2017 ; Lamacque *et al.*, 2022).

C'est à l'étude de ces systèmes que le concept de la « Stratégie Push Pull » a été élaboré.

Ce concept consiste à protéger les cultures en intégrant des plantes compagnes à effet répulsif qui éloigneront les ravageurs de la culture (stratégie Push) et/ou des plantes-piège qui attireront les ravageurs et qui les détourneront donc de la culture à protéger (stratégie Pull) (Dulin, 2016).

A noter que le concept « push-pull » peut faire référence à des plantes compagnes mais aussi à des composés sémiochimiques de différentes natures, c'est-à-dire pouvant être issus de plantes ou pas (Cook *et al.*, 2007).

#### 3. Développement de spécialités à base de composés sémiochimiques

Les produits actuellement travaillés ont pour but d'attirer et piéger, ou alors de repousser les ravageurs à l'aide de composés volatils habituellement émis par les végétaux. Ces COV sont en général émis sur une parcelle à protéger à l'aide de diffuseurs.

Ce moyen de lutte est exploré par la société Agriodor (France). Cette société propose déjà deux produits qui sont des dispositifs de piégeage massif des bruches à base de kairomones. Ces produits diffusent un parfum qui reproduit les odeurs dégagées par les espèces hôtes (féverole et lentille) au moment de la floraison et de la formation des gousses. Les bruches attirées par l'odeur sont alors piégées sur une plaque engluée (De Sangosse, 2022a, 2022b).



La société Andermatt (France), quant à elle, propose des granules contenant un répulsif à base d'huile essentielle d'oignon à disposer dans un diffuseur, contre la mouche de la carotte (Andermatt, n.d.).

D'autres produits ont été développés dans l'objectif de concevoir des mélanges attirant les pollinisateurs.

Par exemple, la société ISCA Technologies (USA) a conçu un produit à partir de molécules terpéniques habituellement produites par les fleurs en vue d'attirer les abeilles (ISCA, n. d.).

#### 4. Développement de plantes modifiées génétiquement pour synthétiser plus de COV

Des études se sont intéressées au développement de plantes modifiées génétiquement dans le but qu'elles émettent des COV en plus grand nombre ou bien des COV de nouvelle nature. Les recherches ont essentiellement été menées sur la plante modèle *Arabidopsis thaliana* et sur maïs (voir Murali-Baskaran *et al.*, 2022 ; War *et al.*, 2011).

### 5.2. Etude de la bibliographie disponible sur les plantes compagnes et COV en protection des cultures

Cette deuxième partie porte spécifiquement sur les travaux publiés ayant étudié l'intérêt des plantes compagnes et des COV en protection des cultures.

L'objectif ici est plus précisément de présenter les équipes à travers le monde travaillant sur cette thématique, de lister les cultures ayant fait l'objet d'études ainsi que les pathogènes visés (essentiellement des ravageurs) et de présenter les types d'essais qui sont menés.

En raison des disparités qui caractérisent les nombreuses recherches sur les COV en protection des cultures, et puisque le choix a été fait de ne pas restreindre les recherches, ni à une cible, ni à une culture, ni à un type de COV, il nous a semblé qu'une synthèse des différents travaux ne pourrait que répertorier les différences, sans apporter de réelles connaissances ou solutions utilisables. C'est pourquoi les résultats obtenus dans les différents travaux ne seront pas présentés ici.

#### 1. Obtention du pool de publications étudiées

La recherche de références bibliographiques s'est essentiellement déroulée sur la base de données bibliographiques de portée internationale « EBSCO Discovery Service ». Cet outil permet d'interroger le texte intégral des périodiques et livres publiés par les principaux éditeurs commerciaux, sociétés savantes et presses universitaires du marché.

Les recherches ont été effectuées essentiellement entre septembre et octobre 2022. Le périmètre de recherche a été restreint aux articles scientifiques uniquement, avec recherches des mots-clés dans les champs « titre de l'article », « résumé de l'article » et « mots-clés » et non dans le texte intégral des publications pour éviter le bruit, c'est-à-dire pour éviter d'obtenir des résultats peu adéquats.

Afin d'obtenir les références les plus pertinentes, 3 concepts ont été distingués, et pour chacun d'entre eux, un panel de mots-clés a été défini.



- **Concept 1 : les composés organiques volatils**

Mots-clés en anglais utilisés : volatile organic compounds, volatiles.

A noter que lors des interrogations, nous avons pu constater que le mot-clé « volatile organic compounds » n'était pas très adapté en se montrant trop restrictif. En effet, d'une publication scientifique à une autre, le vocabulaire utilisé varie et certains articles utilisent une variante telle que l'expression « Herbivore Induced Plant Volatiles » ou même un vocabulaire simplifié avec les mots-clés « plant volatile(s) » ou « volatile(s) ».

- **Concept 2 : la protection des cultures végétales**

Mots-clés en anglais utilisés : plant protection, crop protection, plant defense, pest management.

Vu que le terme de COV est par ailleurs employé dans les travaux portant sur les COV polluants d'origine humaine, il s'agissait évidemment d'incorporer dans nos formules de recherche des mots-clés se rapportant à la protection des cultures.

- **Concept 3 : les stratégies de protection faisant appel aux COV des plantes**

Mots-clés en anglais utilisés : companion plants, companion crops, intercrop(ping), push-pull.

Nous avons rajouté des mots-clés à la formule de recherche faisant référence à des stratégies de protection facilement applicables au champ. Ainsi nous avons distingué les notions de plantes compagnes, d'interculture et de stratégie push-pull.

Une interrogation de la base de données en utilisant le vocabulaire spécifique à ces 3 concepts a permis d'obtenir près de 130 références différentes d'articles scientifiques.

Notre analyse s'est appuyée sur les références des articles obtenus (titre, auteurs, résumé, mots-clés) et pas uniquement sur les textes intégraux. En effet, l'objectif était de restituer les caractéristiques des publications (thème, cibles étudiées, types de cultures, ...) et non d'évaluer leur qualité. De plus, cela nous a permis d'inclure les références non disponibles en accès libre ou encore celles dont le texte intégral est rédigé dans une autre langue que l'anglais ou le français. Cette méthode de travail a toutefois pu entraîner quelques lacunes sur les publications ayant un résumé qui manque de précision.

Les données ci-dessous sont ainsi issues de l'étude plus approfondie de 129 références d'articles scientifiques.

## 2. Présentation des résultats

Les références des articles peuvent être consultées sur internet dans la bibliothèque zotero dédiée, disponible à l'adresse suivante <https://www.zotero.org/groups/4954830/iteipmai-cov-abapic> et sont également reproduites à la fin de ce document.

### Mots-clés utilisés

Parmi les 129 articles obtenus :

- 62 comportent une mention sur la stratégie push-pull
- 43 comportent une mention sur les plantes compagnes
- 38 comportent une mention sur les intercultures

D'autre part, 16 des 129 articles sont des revues de littérature scientifiques. Elles n'ont été analysées ici que lorsque la revue portait sur une cible ou sur culture bien particulière. Ces publications, qui passent en revue et commentent un grand nombre d'études, sont des travaux utiles à consulter et sont bien sûr également accessibles dans la bibliothèque Zotero citée ci-dessus.



### Années de publication

Hormis un article datant de 1983, l'ensemble des références ont été publiées ces 20 dernières années, avec une accélération globale du nombre de publications par an ces 10 dernières années.

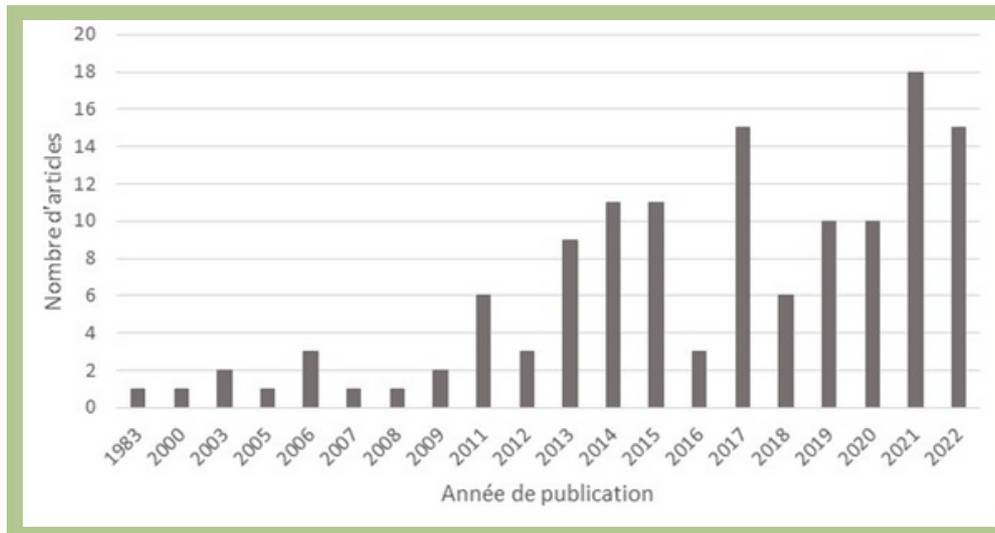


Figure 4 : Nombre d'articles publiés par année.

### Origine des équipes

Les publications collectées recensent le travail d'équipes issues de 37 pays différents, répartis à travers le monde.

La **Chine** a participé à la publication de 38 articles.

La **France** est le second pays s'intéressant le plus à ce thème de travail, et les équipes françaises ont publié 22 articles.

**Etats-Unis, Kenya et Royaume-Uni** sont les autres pays ayant le plus publié sur ce thème avec 13, 11 et 10 articles respectivement publiés.

Derrière ces pays, se trouvent la **Belgique**, ayant publié 8 articles, **Japon** et **Suède** ont publié 5 articles.

Ce sont donc ensuite 29 autres pays qui ont participé à la rédaction d'un à quatre articles scientifiques sur ce thème.

Ces premières données montrent ainsi que ce thème de travail est exploré par de nombreux pays et à travers le monde.

**Du côté des équipes françaises**, celles ayant publié sont la plupart du temps situées à Avignon en région PACA (INRAE, UMR 7263), à Amiens en Picardie (UMR EDYSAN) ou encore à Rennes en Bretagne (UMR IGEPP). Les équipes du CIRAD, organisme français de recherche agronomique et de coopération internationale pour le développement durable des régions tropicales et méditerranéennes, ont également publié des travaux sur ce thème.

Chez nos voisins les Belges, les chercheurs ayant publié sont basés dans les universités de Gembloux-Liège, Louvain et Gand.

### Cultures concernées et cibles visées

Sur les 129 publications, 103 articles citent une culture tandis que les 26 autres portent sur des organismes nuisibles ou sont des revues bibliographiques sans forcément citer une culture en particulier.

Les cultures citées ont été réparties par grandes catégories de culture, indiquées sur la figure ci-dessous.

Cultures légumières et grandes cultures sont les deux catégories dans lesquelles on compte le plus d'études publiées sur le sujet.

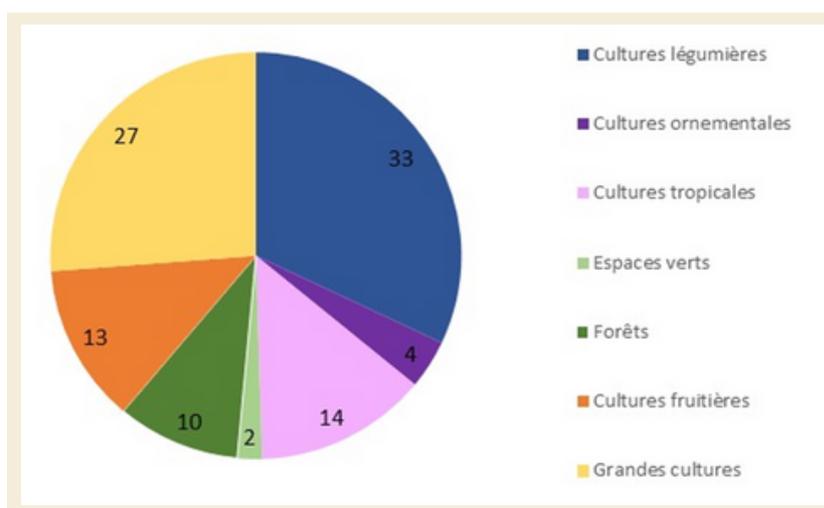


Figure 5 : Répartition des publications selon les catégories de culture étudiées.

Chaque catégorie comprend différentes espèces végétales.

Les **cultures légumières** regroupent des études ayant porté sur une dizaine d'espèces différentes. A noter que sur les 27 études publiées, 8 ont porté sur le poivron avec notamment des essais pour lutter contre le puceron *Myzus persicae* menés par des équipes françaises. 7 études ont porté sur différents choux et principalement le chou brocoli sur lequel une équipe française a mené des travaux afin de lutter contre la mouche *Delia radicum*.

Les **grandes cultures** regroupent aussi des informations portant sur une dizaine d'espèces, dont le blé avec des études cherchant à lutter contre le puceron *Sitobion avenae*, ainsi que le maïs en vue de lutter contre différents lépidoptères.

A propos des **cultures fruitières**, 4 publications concernent la recherche de solutions contre la drosophile, *Drosophila suzukii*, invasive dans de nombreux pays dont la France et qui provoque d'importants dégâts sur petits fruits rouges. 3 publications concernent les agrumes afin de lutter contre un psylle vecteur du virus du Huanglongbing.

Puis, dans la catégorie des **cultures tropicales**, nous avons arbitrairement placé les cultures d'avocats, cacahuètes, café, coton et thé. Les publications concernant le thé sont au nombre de 6 et visent notamment les cicadelles du genre *Empoasca*.

Enfin, à propos de la catégorie « **forêts** », il peut s'agir aussi bien de forêts que d'exploitations forestières.



Les résultats ci-dessous portent sur les organismes nuisibles visés dans les différentes publications étudiées.

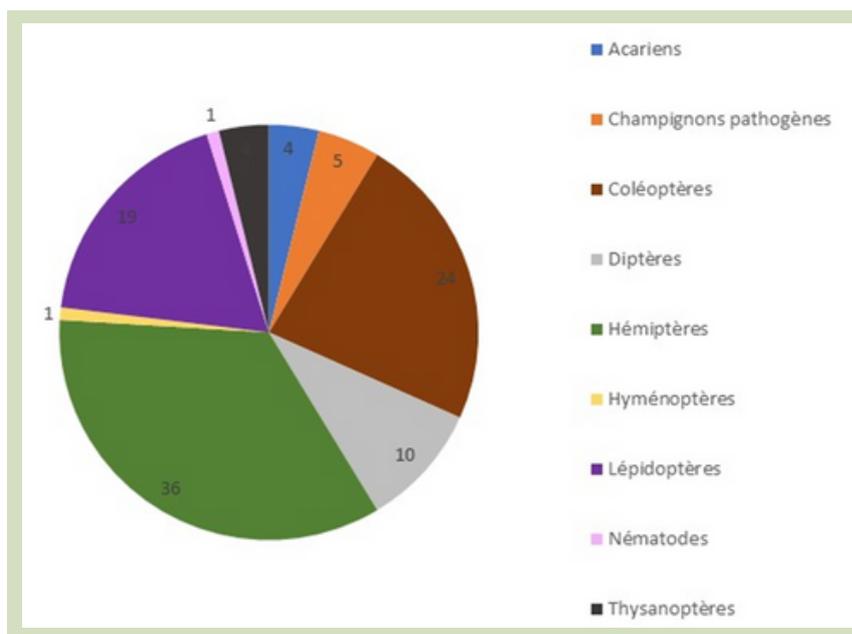


Figure 6 : Répartition des publications selon le type d'organisme nuisible visé.

Hémiptères, coléoptères et lépidoptères sont les trois catégories de nuisibles les plus visées par les stratégies de protection des cultures basées sur les COV.

Au sein de l'ordre des **hémiptères**, se trouvent les pucerons (17 publications sur 36 à leur sujet), mais aussi les aleurodes, cicadelles, punaises et psylles.

La problématique puceron est étudiée pour différentes catégories de cultures dont grandes cultures, cultures légumières et cultures fruitières.

Parmi les **coléoptères**, les études portent d'abord sur les scolytes, problématiques dans les forêts (objet de 8 publications). Citons aussi les études sur les charançons et les méligèthes, objet respectivement de 7 et 5 articles.

Au sein des **lépidoptères**, plus d'une douzaine de chenilles mineuses et défoliatrices ont fait l'objet d'étude, principalement en grandes cultures et en cultures légumières.

La protection contre les **diptères** est également abordée dans une dizaine d'études. Les diptères visés sont essentiellement la mouche du chou ainsi que *Drosophila suzukii* (cités plus haut).



Le graphique ci-dessous donnent plus de précisions sur le nombre de publications par catégorie de culture et pour les différents nuisibles visés.

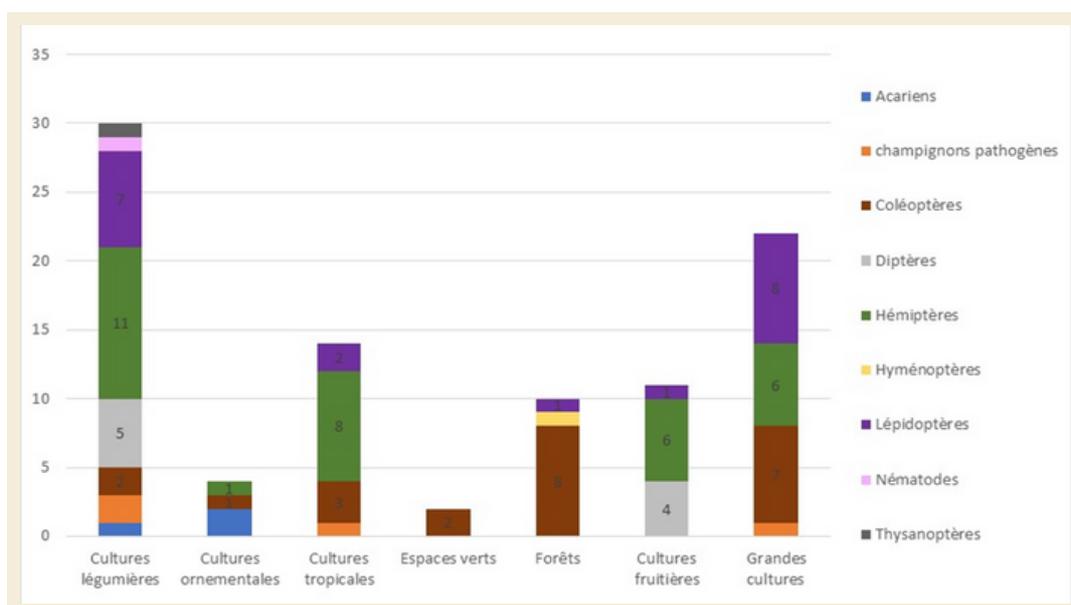


Figure 8 : Répartition des publications selon le type d'organisme nuisible pour chaque catégorie de culture

### Etude de plantes ou de COV

Sur les 129 articles, 72 articles présentent des études sur les plantes et le cocktail de COV qu'elles dégagent, et sur leurs effets envers les organismes nuisibles.

En regardant les espèces étudiées dans ces publications, on a pu constater que les 4 familles de plantes les plus représentées sont les suivantes :

- **Lamiacées** (citées dans 20 articles) avec des études notamment sur l'intérêt du basilic, de la lavande, de romarins et de menthes (différentes espèces et variétés).
- **Astéracées** (citées dans 14 articles) avec des études notamment sur les éventuels atouts des espèces de *Tagetes* (œillets d'Inde, rose d'Inde et tagètes), de l'armoise annuelle et du souci.
- **Amaryllidacées** (ex. Alliacées) (citées dans 13 articles) avec des études portant sur ail, ciboule, ciboulette, oignon et poireau.
- **Fabacées** (citées dans 10 articles) avec des études tournées vers les espèces du genre botanique *Desmodium* : *D. intortum* et *D. uncinatum*.

En effet, ces espèces de *Desmodium*, originaires d'Afrique sont utilisées notamment au Kenya dans le cadre d'une stratégie push-pull afin de protéger les cultures de maïs de l'attaque de lépidoptères, grâce à leur action répulsive.

57 références présentent des résultats obtenus avec des COV uniquement sans forcément préciser leur origine, il peut aussi s'agir de COV dégagés par des huiles essentielles.

Ces essais sont plus souvent reliés à la stratégie push-pull qui peut faire appel à des plantes entières ou à des diffuseurs de molécules.

Par exemple, certaines publications concernaient la diffusion de verbénone dans les forêts afin de protéger les arbres contre les attaques de scolytes (coléoptères) dans le cadre d'une stratégie push-pull. La verbénone a un rôle de phéromone anti-agrégante, repoussant les scolytes et les empêchant de pondre sur les arbres ainsi protégés. Elle fait par exemple l'objet de produits homologués au Canada pour cet usage.

### **Type d'essais menés**

Sur les 129 publications, 70 publications citent divers essais en laboratoire portant sur l'évaluation du comportement de l'organisme nuisible. Parmi ces publications :

- **44** publications présentent des tests de **comportement en olfactomètre**

Les essais d'olfactométrie consistent à placer un insecte à l'entrée d'un tube en Y (2 choix testés) le plus souvent, ou bien au centre d'un dispositif à 4 bras (4 choix testés). Au bout de chacune des extrémités, peut être diffusée une molécule odorante, une odeur provenant d'un mélange de molécules ou alors une odeur dégagée par un végétal. Le comportement de l'insecte qui peut choisir de se déplacer vers l'un ou l'autre des bras est observé. Ensuite, l'essai est reproduit autant de fois que précisé dans le dispositif expérimental (voir par exemple dans Dardouri *et al.*, 2019 ; ou Islam S. Sobhy *et al.*, 2022). Ce test permet donc d'évaluer le potentiel attractif ou répulsif d'un COV ou d'un cocktail de COV.

- **10** publications citent des tests d'**électroantennographie**

Cette technique consiste à mesurer la réponse des antennes (organes sensoriels) des insectes en y connectant des électrodes. Lorsqu'un signal nerveux provoque une dépolarisation, c'est que l'insecte perçoit le composé auquel il est soumis. Plus la dépolarisation est importante, meilleure est la perception. Il s'agit ensuite de déterminer si l'odeur perçue par l'insecte produit un effet attractif ou répulsif, grâce à un test d'olfactométrie par exemple (Frérot, 2013 ; voir par exemple Miano *et al.*, 2022).

- **15** publications présentent des résultats d'essais effectués en cages et/ou en **tunnels ventilés / soufflerie (wind tunnel)**. Le dispositif de « wind tunnel » comprend une cage ventilée à l'aide d'un flux d'air entrant. Il permet d'observer le comportement des insectes, sous l'influence de COV dispersés dans la cage (voir Islam S. Sobhy *et al.*, 2022 ; ou Jaworski *et al.*, 2019).

Seuls 18 des essais effectués en laboratoire sont complétés par un essai au champ.

En parallèle, **52** publications citent des **essais effectués au champ**. Les essais n'ont pas été caractérisés lors de notre étude bien qu'il aurait été intéressant de mener l'exercice.

En tout cas, rien qu'en laboratoire, le panel de tests pouvant être effectués est assez large.

Ainsi, cette étude de la bibliographie disponible montre une forte hétérogénéité. En effet, les cultures ainsi que les organismes nuisibles à l'étude sont nombreux. Les COV et plantes émettrices de COV considérés sont également très nombreux à être étudiés. Par ailleurs, il existe presque autant de protocoles expérimentaux que de publications sur le sujet quoique certains tests s'avèrent récurrents.

Cette bibliographie peut être utile au moment d'établir des protocoles d'essais et de choisir des COV et plantes candidates à tester. Cette étude ne fait en revanche pas ressortir de préconisations pouvant être dès maintenant appliquées en conditions réelles de production.



## 6. CONCLUSION GÉNÉRALE

En conclusion, alors que le terme « COV » est connu du grand public comme représentant les particules polluantes émises par l'activité humaine, ce travail de synthèse nous apprend que les COV sont avant tout des molécules naturellement émises par les végétaux. Ces molécules leur sont utiles à bien des égards, notamment pour se protéger des nombreux stress extérieurs, dont les stress biotiques.

Les différentes catégories de COV émis par les plantes ainsi que les voies de biosynthèse concernées sont maintenant bien connues et ont fait l'objet de nombreuses publications scientifiques.

Les fonctions des COV au sein des plantes sont également bien cernées mais font encore l'objet de publications, montrant que des mécanismes restent à être encore mieux compris.

Le rôle des COV dans la protection des plantes face à des stress biotiques et abiotiques, ainsi que la transmission de messages entre plantes, rendent ces molécules particulièrement attractives pour les équipes de recherche qui travaillent sur le déploiement de nouvelles solutions de biocontrôle.

Cependant, les caractéristiques-mêmes des COV laissent entrevoir des difficultés pour mettre en place des solutions de biocontrôle efficaces. En effet, cette synthèse a montré que :

- **Le type et la quantité de COV** émis par une plante sont très variables dans le temps, car ces émissions sont fonction de son état de stress. D'ailleurs certains COV, tels les GLV ne sont uniquement **émis que lorsque les plantes subissent des dommages physiques**.
- D'autre part, il est important de garder à l'esprit que les espèces végétales synthétisant beaucoup de COV, parmi lesquelles les plantes aromatiques, ont généralement des organes de stockage dédiés. Ainsi, **bien que riches en COV ces plantes ne les libèrent pas spontanément au champ** (résultats internes iteipmai dans le cadre des projets ABA PIC et REPULSE\*). Il semble qu'un stress ou qu'une action mécanique soit nécessaire pour que ces COV soient libérés de façon quantifiable.
- Les COV, par leur volatilité et leur réactivité, **ne semblent pas se déplacer très loin dans l'espace et ont une durée de vie limitée**. Il apparaît donc nécessaire de poursuivre la recherche de publications sur ce sujet ou de mener de plus amples travaux, afin par exemple de mieux connaître les paysages chimiques et leur évolution dans le temps. Cet aspect sera développé dans le programme européen DigitAF\*\*.

Il apparaît donc important de poursuivre les travaux sur ces aspects afin de bien connaître les caractéristiques des COV et d'établir des protocoles de lutte adaptés.

L'étude des travaux publiés sur l'étude des COV en protection des cultures dans le cadre de stratégies push-pull ou de stratégies d'intégration de plantes compagnes autour ou au sein des cultures, montre que ce sujet intéresse de nombreuses équipes à travers le monde. Celles-ci travaillent sur de nombreux types de cultures dans l'objectif de lutter contre de nombreux types d'organismes nuisibles, quoiqu'essentiellement des insectes ravageurs des cultures. Les protocoles d'études mis en place sont divers et variés. En conclusion, à ce jour, peu de recommandations applicables au champ peuvent être définies à partir de l'ensemble des travaux analysés dans cette étude bibliographique.



\***REPULSE** est un programme piloté par le Ctifl et incluant une dizaine de partenaires dont l'iteipmai, ayant débuté début 2020 et se terminant mi-2023.

Le projet REPULSE consiste à trouver des moyens de protection des cultures légumières à l'aide de plantes répulsives/dissuasives. Ce projet bénéficie du soutien financier du fonds CASDAR Innovation et Partenariat.

\*\***DigitAF** (<https://digitaf.eu>) est un programme européen « Horizon Europe » se déroulant de mi-2022 à mi-2026. Porté par l'Inrae de Montpellier, il comprend 26 partenaires européens issus de 16 pays différents, dont l'iteipmai.

DigitAF (DIGItal Tools to boost AgroForestry) consiste à développer différents outils numériques au service de l'AgroForesterie. Au cœur de ce projet, l'iteipmai interviendra pour le développement d'un outil de capture de COV afin de caractériser les COV présents dans l'atmosphère d'un système agroforestier. L'outil sera ensuite testé et validé par les Living Labs, c'est-à-dire les équipes chargées d'assurer le lien entre les chercheurs du projet et les acteurs de terrain.



# BIBLIOGRAPHIE

## Citée dans cette synthèse

Ademe. (2018). *Les composés organiques volatils (COV). Définition, sources d'émission et impacts*. Agence de la transition écologique - ADEME Expertises. <https://expertises.ademe.fr/professionnels/entreprises/reduire-impacts/reduire-emissions-polluants/dossier/composes-organiques-volatils-cov/definition-sources-demission-impacts>

Agriodor. (n.d.). *Agriodor—La solution biocontrôle contre les ravageurs*. Agriodor. Dernière consultation le 22/10/2022. <https://agriodor.com/>

Ameys, M., Allmann, S., Verwaeren, J., Smagghe, G., Haesaert, G., Schuurink, R. C., & Audenaert, K. (2018). Green leaf volatile production by plants: A meta-analysis. *New Phytologist*, 220(3), 666–683. <https://doi.org/10.1111/nph.14671>

Andermatt. (n.d.). *Repulsif pour protéger vos cultures*. Dernière consultation le 05/12/2022, <https://www.anderstatt.fr/108-repulsif>

Bakkali, F., Averbeck, S., Averbeck, D., & Idaomar, M. (2008). Biological effects of essential oils – A review. *Food and Chemical Toxicology*, 46(2), 446–475. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2007.09.106>

Baldwin, I., Halitschke, R., Paschold, A., Dahl, C., & Preston, C. (2006). Volatile Signaling in Plant-Plant Interactions: 'Talking Trees' in the Genomics Era. *Science (New York, N.Y.)*, 311, 812–815. <https://doi.org/10.1126/science.1118446>

Ben-Issa, R., Gomez, L., & Gautier, H. (2017). Companion Plants for Aphid Pest Management. *Insects (2075-4450)*, 8(4), 112. <https://doi.org/10.3390/insects8040112>

Beran, F., Jiménez-Alemán, G. H., Lin, M., Hsu, Y.-C., Mewis, I., Srinivasan, R., Ulrichs, C., Boland, W., Hansson, B. S., & Reinecke, A. (2016). The Aggregation Pheromone of *Phyllotreta striolata* (Coleoptera: Chrysomelidae) Revisited. *Journal of Chemical Ecology*, 42(8), 748–755. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0743-6>

Brilli, F., Loreto, F., & Baccelli, I. (2019). Exploiting Plant Volatile Organic Compounds (VOCs) in Agriculture to Improve Sustainable Defense Strategies and Productivity of Crops. *Frontiers in Plant Science*, 10, 264. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00264>

Brosset, A., & Blande, J. D. (2022). Volatile-mediated plant-plant interactions: Volatile organic compounds as modulators of receiver plant defence, growth, and reproduction. *Journal of Experimental Botany*, 73(2), 511–528. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab487>

Bruneton, J. (2016). *Pharmacognosie: Phytochimie, Plantes médicinales* (5th edition). Tec & Doc.

Chen, F., Tholl, D., D'Auria, J. C., Farooq, A., Pichersky, E., & Gershenzon, J. (2003). Biosynthesis and Emission of Terpenoid Volatiles from Arabidopsis Flowers. *The Plant Cell*, 15(2), 481–494. <https://doi.org/10.1105/tpc.007989>

CNRS. (2012). *Ecologie chimique : Le langage de la nature* (M. H. M. et A.-G. Bagnères-Urbany, Ed.). Recherche midi. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00849590>

Commission générale de terminologie et de néologie. (2011). Vocabulaire de la biologie (liste de termes, expressions et définitions adoptés). *Journal Officiel de La République Française*, n° 0217 du 18 septembre 2011, texte 33 sur 50.

EPA (2014). Technical Overview of Volatile Organic Compounds. U.S. Environmental Protection Agency. <https://www.epa.gov/indoor-air-quality-iaq/technical-overview-volatile-organic-compounds>



HOFFMANN, T., ODUM, J. R., BOWMAN, F., COLLINS, D., KLOCKOW, D., FLAGAN, R. C., & SEINFELD, J. H. (1997). Formation of Organic Aerosols from the Oxidation of Biogenic Hydrocarbons. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 26(2), 189–222. <https://doi.org/10.1023/A:1005734301837>

ISCA. (n. d.). *APIS BLOOM*. ISCA Inc. <https://iscatech.com/products/apis-bloom/>

Islam S. Sobhy, Amanuel Tamiru, Xavier Chiriboga Morales, Dickens Nyagol, Duncan Cheruiyot, Frank Chidawanyika, Sevgan Subramanian, Charles A. O. Midega, Toby J. A. Bruce, & Zeyaur R. Khan. (2022). Bioactive Volatiles From Push-Pull Companion Crops Repel Fall Armyworm and Attract Its Parasitoids. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. Directory of Open Access Journals. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.883020>

Jaworski, C. C., Xiao, D., Xu, Q., Ramirez-Romero, R., Guo, X., Wang, S., Desneux, N., & Elderd, B. (2019). Varying the spatial arrangement of synthetic herbivore-induced plant volatiles and companion plants to improve conservation biological control. *Journal of Applied Ecology*, 56(5), 1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13353>

Jerković, I., Kuš, P. M., & Carbonell-Barrachina, Á. A. (2019). Volatile organic compounds as artefacts derived from natural phytochemicals sourced from plants and honey. *Phytochemistry Reviews*, 18(3), 871–891. <https://doi.org/10.1007/s11101-019-09621-3>

Kesselmeier, J., & Staudt, M. (1999). Biogenic Volatile Organic Compounds (VOC): An Overview on Emission, Physiology and Ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 33, 23–88. <https://doi.org/10.1023/A:1006127516791>

Knudsen, J., Eriksson, R., Gershenzon, J., & Stahl, B. (2006). Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review*, 72(1), 1–120.

Lamacque, L., Lemaire, B., Costes, T., Battail, P., Garin, P., Baconnier, C., Ameglio, T., & Herbette, S. (2022). RECITAL - Réponses aux Evolutions Climatiques par l'Innovation et les Techniques Alternatives dans les Lavanderaies. *Innovations Agronomiques*, 85, 297–309.

Laothawornkitkul, J., Taylor, J. E., Paul, N. D., & Hewitt, C. N. (2009). Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. *New Phytologist*, 183(1), 27–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02859.x>

Li, X., Yang, Z., Zhang, Y., Yu, L., Ding, C., Liao, Y., Dai, C., & Wang, X. (2020). Atractylodes lancea volatiles induce physiological responses in neighboring peanut plant during intercropping. *Plant & Soil*, 453(1/2), 409–422. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04615-z>

Liu, J., Zhu, J., Zhang, P., Han, L., Reynolds, O. L., Zeng, R., Wu, J., Shao, Y., You, M., & Gurr, G. M. (2017). Silicon Supplementation Alters the Composition of Herbivore Induced Plant Volatiles and Enhances Attraction of Parasitoids to Infested Rice Plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1265. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01265>

Loreto, F., Dicke, M., Schnitzler, J.-P., & Turlings, T. C. J. (2014). Plant volatiles and the environment. *Plant, Cell & Environment*, 37(8), 1905–1908. <https://doi.org/10.1111/pce.12369>

Loubet, B., Gros, V., Staudt, M., Berveiller, D., & Lafouge, F. (2018). *Émissions de composés organiques volatils biogéniques par les écosystèmes gérés* (p. 52). Ademe.

Luchetta, L., Valerie, S., & Torres, L. (2000). Emission des principaux composés organiques volatils biogéniques en France. *Pollution Atmosphérique*, 167, 387–412. <https://doi.org/10.4267/pollution-atmosphérique.3096>

Maffei, M. E. (2010). Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. *South African Journal of Botany*, 76(4), 612–631. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>



Miano, R. N., Ayelo, P. M., Musau, R., Hassanali, A., & Mohamed, S. A. (2022). Electroantennogram and machine learning reveal a volatile blend mediating avoidance behavior by *Tuta absoluta* females to a wild tomato plant. *Scientific Reports*, *12*(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-13125-0>

Mosqueron, L., & Vincent, N. (2001). Inventaire des données françaises sur la qualité de l'air à l'intérieur des bâtiments (DDD/SB-2002-23). Observatoire de la Qualité de l'Air Intérieur. 173 p.

Murali-Baskaran, R. K., Mooventhan, P., Das, D., Dixit, A., Sharma, K. C., Senthil-Nathan, S., Kaushal, P., & Ghosh, P. K. (2022). The future of plant volatile organic compounds (pVOCs) research: Advances and applications for sustainable agriculture. *Environmental and Experimental Botany*, *200*. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104912>

Ninkovic, V., Rensing, M., Dahlin, I., & Markovic, D. (2019). Who is my neighbor? Volatile cues in plant interactions. *Plant Signaling & Behavior*, *14*(9), 1634993. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1634993>

Pichersky, E., Noel, J. P., & Dudareva, N. (2006). Biosynthesis of Plant Volatiles: Nature's Diversity and Ingenuity. *Science (New York, N.Y.)*, *311*(5762), 808–811. <https://doi.org/10.1126/science.1118510>

Ramya, M., Jang, S., An, H.-R., Lee, S.-Y., Park, P.-M., & Park, P. H. (2020). Volatile Organic Compounds from Orchids: From Synthesis and Function to Gene Regulation. *International Journal of Molecular Sciences*, *21*(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/ijms21031160>

Russo, A., Pollastri, S., Ruocco, M., Monti, M., & Loreto, F. (2022). Volatile organic compounds in the interaction between plants and beneficial microorganisms. *Journal of Plant Interactions*, *17*, 840–852. <https://doi.org/10.1080/17429145.2022.2107243>

Scala, A., Allmann, S., Mirabella, R., Haring, M. A., & Schuurink, R. C. (2013). Green Leaf Volatiles: A Plant's Multifunctional Weapon against Herbivores and Pathogens. *International Journal of Molecular Sciences*, *14*(9), 17781–17811. <https://doi.org/10.3390/ijms140917781>

Schiestl, F. P. (2010). The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, *13*(5), 643–656.

Tissier, A., Morgan, J. A., & Dudareva, N. (2017). Plant Volatiles: Going 'In' but not 'Out' of Trichome Cavities. *Trends in Plant Science*, *22*(11), 930–938. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.001>

War, A. R., Sharma, H. C., Paulraj, M. G., War, M. Y., & Ignacimuthu, S. (2011). Herbivore induced plant volatiles: Their role in plant defense for pest management. *Plant Signaling & Behavior*, *6*(12), 1973–1978. <https://doi.org/10.4161/psb.6.12.18053>

WHO. (1989). Indoor air quality: Organic pollutants. Report on a WHO meeting. EURO Reports and Studies, 111, 1–70.

## Consultée sur les plantes compagnes et COV en protection des cultures

Aissani, N., Urgeghe, P. P., Oplos, C., Saba, M., Tocco, G., Petretto, G. L., Eloh, K., Menkissoglu-Spiroudi, U., Ntalli, N., & Caboni, P. (2015). Nematicidal Activity of the Volatilome of *Eruca sativa* on *Meloidogyne incognita*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *63*(27), 6120–6125. Aissani, N., Urgeghe, P. P., Oplos, C., Saba, M., Tocco, G., Petretto, G. L., Eloh, K., Menkissoglu-Spiroudi, U., Ntalli, N., & Caboni, P. (2015). Nematicidal Activity of the Volatilome of *Eruca sativa* on *Meloidogyne incognita*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *63*(27), 6120–6125. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b02425>

Ameline, A., Dorland, J., Werrie, P.-Y., Couty, A., Fauconnier, M.-L., Lateur, M., & Doury, G. (2022). Geranium macrorrhizum, a potential novel companion plant affecting preference and performance of *Myzus persicae* on sweet pepper. *Journal of Pest Science*. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01522-3>

Arimura, G., Sukegawa, S., & Shiojiri, K. (2017). Pest control of soybean plants using plant-plant communications. *Soy Protein Research, Japan*, *20*, 27–30.



- Bai, S., Wang, Z., He, K., & Im, D. (2011). Olfactory Response of *Trichogramma ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to Volatiles Emitted by Mungbean Plants. *Agricultural Sciences in China*, 10(4), 560–565. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(11\)60037-0](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(11)60037-0)
- Bandara, K. A. N. P., Kumar, V., Ninkovic, V., Ahmed, E., Pettersson, J., & Glinwood, R. (2009). Can Leek Interfere With Bean Plant–Bean Fly Interaction? Test of Ecological Pest Management in Mixed Cropping. *Journal of Economic Entomology*, 102(3), 999–1008. <https://doi.org/10.1603/029.102.0319>
- Barsics, F., Haubruge, É., Francis, F., & J. Verheggen, F. (2014). The role of olfaction in wireworms: A review on their foraging behavior and sensory apparatus. BASE. <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=11663>
- Baudry, X., Doury, G., Couty, A., Fourdrain, Y., van Havermaet, R., Lateur, M., & Ameline, A. (2021). Antagonist effects of the leek *Allium porrum* as a companion plant on aphid host plant colonization. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83580-8>
- Ben Issa, R., Gautier, H., Costagliola, G., & Gomez, L. (2016). Which companion plants affect the performance of green peach aphid on host plants? Testing of 12 candidate plants under laboratory conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 160(2), 164–178. <https://doi.org/10.1111/eea.12473>
- Ben Issa, R., Gautier, H., & Gomez, L. (2017). Influence of neighbouring companion plants on the performance of aphid populations on sweet pepper plants under greenhouse conditions. *Agricultural and Forest Entomology*, 19(2), 181–191. <https://doi.org/10.1111/afe.12199>
- Ben-Issa, R., Gomez, L., & Gautier, H. (2017). Companion Plants for Aphid Pest Management. *Insects*, 8(4), Article 4. <https://doi.org/10.3390/insects8040112>
- Beran, F., Jiménez-Alemán, G. H., Lin, M., Hsu, Y.-C., Mewis, I., Srinivasan, R., Ulrichs, C., Boland, W., Hansson, B. S., & Reinecke, A. (2016). The Aggregation Pheromone of *Phyllotreta striolata* (Coleoptera: Chrysomelidae) Revisited. *Journal of Chemical Ecology*, 42(8), 748–755. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0743-6>
- Blassioli-Moraes, M. C., Venzon, M., Silveira, L. C. P., Gontijo, L. M., Togni, P. H. B., Sujii, E. R., Haro, M. M., Borges, M., Michereff, M. F. F., de Aquino, M. F. S., Laumann, R. A., Caulfield, J., & Birkett, M. (2022). Companion and Smart Plants: Scientific Background to Promote Conservation Biological Control. *Neotropical Entomology*, 51(2), 171–187. <https://doi.org/10.1007/s13744-021-00939-2>
- Borden, J. H., Birmingham, A. L., & Burleigh, J. S. (2006). Evaluation of the push-pull tactic against the mountain pine beetle using verbenone and non-host volatiles in combination with pheromone-baited trees. *The Forestry Chronicle*, 82(4), 579–590. <https://doi.org/10.5558/tfc82579-4>
- Borden, J. H., Chong, L. J., Earle, T. J., & Huber, D. P. W. (2003). Protection of lodgepole pine from attack by the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) using high doses of verbenone in combination with nonhost bark volatiles. *The Forestry Chronicle*, 79(3), 685–691. <https://doi.org/10.5558/tfc79685-3>
- Branco, S., Mateus, E. P., da Silva, M. D. R. G., Mendes, D., Rocha, S., Mendel, Z., Schütz, S., & Paiva, M. R. (2019). Electrophysiological and behavioural responses of the Eucalyptus weevil, *Gonipterus platensis*, to host plant volatiles. *Journal of Pest Science*, 92(1), 221–235. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1055-0>
- Bui, T. N. T., Himanen, S. J., & Holopainen, J. K. (2021). Environmentally acquired chemical camouflage affects *Pieris brassicae* L. host plant selection and orientation behaviour of a larval parasitoid. *Arthropod-Plant Interactions*, 15(3), 299–312. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09830-8>
- Byers, J. A., Maoz, Y., Cohen, B., Golani, M., Fefer, D., & Levi-Zada, A. (2021). Protecting avocado trees from ambrosia beetles by repellents and mass trapping (push-pull): Experiments and simulations. *Journal of Pest Science*, 94(3), 991–1002. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01310-x>



Cantelo, W. W., & Webb, R. E. (1983). An Examination of Selected Companion Plant Combinations, and How Such Systems Might Operate. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 73(3), 100–105.

Castro, A. M., Tapias, J., Ortiz, A., Benavides, P., & Gongora, C. E. (2017). Identification of attractant and repellent plants to coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 164(2), 120. <https://doi.org/10.1111/eea.12604>

Chelsea Megan Gowton, César Cabra-Arias, & Juli Carrillo. (2021). Intercropping With Peppermint Increases Ground Dwelling Insect and Pollinator Abundance and Decreases *Drosophila suzukii* in Fruit. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.700842>

Cloonan, K. R., Abraham, J., Angeli, S., Syed, Z., & Rodriguez-Saona, C. (2018). Advances in the Chemical Ecology of the Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) and its Applications. *Journal of Chemical Ecology*, 44(10), 922–939. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-1000-y>

Cusumano, A., Harvey, J. A., Bourne, M. E., Poelman, E. H., & G de Boer, J. (2020). Exploiting chemical ecology to manage hyperparasitoids in biological control of arthropod pests. *Pest Management Science*, 76(2), 432–443. <https://doi.org/10.1002/ps.5679>

Dahlin, I., Vucetic, A., & Ninkovic, V. (2015). Changed host plant volatile emissions induced by chemical interaction between unattacked plants reduce aphid plant acceptance with intermorph variation. *Journal of Pest Science*, 88(2), 249–257. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0625-z>

Daniel, C. (2014). OLFACTOMETER SCREENING OF REPELLENT ESSENTIAL OILS AGAINST THE POLLEN BEETLE (MELIGETHES SPP.). In G. Rahmann & U. Aksoy (Eds.), *Building Organic Bridges* (Vol. 4, pp. 1035–1038). Johann Heinrich von Thünen-Institut. [https://doi.org/10.3220/REP\\_20\\_1\\_2014](https://doi.org/10.3220/REP_20_1_2014)

Daniel M. Mutyambai, Ethan Bass, Tim Luttermoser, Katja Poveda, Charles A. O. Midega, Zeyaur R. Khan, & André Kessler. (2019). More Than “Push” and “Pull”? Plant-Soil Feedbacks of Maize Companion Cropping Increase Chemical Plant Defenses Against Herbivores. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00217>

Dardouri, T., Gautier, H., Ben Issa, R., Costagliola, G., & Gomez, L. (2019). Repellence of *Myzus persicae* (Sulzer): Evidence of two modes of action of volatiles from selected living aromatic plants. *Pest Management Science*, 75(6), 1571–1584. <https://doi.org/10.1002/ps.5271>

Dardouri, T., Gomez, L., Ameline, A., Costagliola, G., Schoeny, A., & Gautier, H. (2021). Non-host volatiles disturb the feeding behavior and reduce the fecundity of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Pest Management Science*, 77(4), 1705. <https://doi.org/10.1002/ps.6190>

Dardouri, T., Gomez, L., Schoeny, A., Costagliola, G., & Gautier, H. (2019). Behavioural response of green peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer) to volatiles from different rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) clones. *Agricultural & Forest Entomology*, 21(3), 336–345. <https://doi.org/10.1111/afe.12336>

Diabate, S., Martin, T., Murungi, L. K., Fiaboe, K. K. M., Subramanian, S., Wesonga, J., & Deletre, E. (2019). Repellent activity of *Cymbopogon citratus* and *Tagetes minuta* and their specific volatiles against *Megalurothrips sjostedti*. *Journal of Applied Entomology*, 143(8), 855–866. <https://doi.org/10.1111/jen.12651>

Dieudonné, E., Gautier, H., Dardouri, T., Staudt, M., Costagliola, G., & Gomez, L. (2022). Establishing repellent effects of aromatic companion plants on *Dysaphis plantaginea*, using a new dynamic tubular olfactometer. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 170(8), 727. <https://doi.org/10.1111/eea.13194>

Dorn, B., Jossi, W., Humphrys, C., & Hiltbrunner, J. (2014). Screening of natural products in the laboratory and the field for control of pollen beetles. *Journal of Applied Entomology*, 138(1–2), 109–119. <https://doi.org/10.1111/jen.12086>



El-Shamy, M. A., & Abd El-Aty, H. S. (2021). Effect of Intercropping Between Garlic and Faba Bean on Yield and Infestation by Some Piercing-Sucking Insect Pests. *Journal of Plant Protection & Pathology*, 12(9), 663–670. <https://doi.org/10.21608/jppp.2021.203163>

Faleiro, J. R., El-Shafie, H. A. F., Oehlschlager, A. C., Aleid, S. M. A., & Mahajan, G. R. (2022). Field evaluation of repellents against red palm weevil *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) (Coleoptera: Curculionidae) through trap shutdown studies. *Journal of Plant Diseases & Protection*, 129(4), 791–804. <https://doi.org/10.1007/s41348-022-00603-w>

Feng, B., Qian, K., & Du, Y.-J. (2017). Floral Volatiles from *Vigna unguiculata* Are Olfactory and Gustatory Stimulants for Oviposition by the Bean Pod Borer Moth *Maruca vitrata*. *Insects*, 8(2). <https://doi.org/10.3390/insects8020060>

Finch, S., & Collier, R. H. (2000). Host-plant selection by insects: A theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96(2), 91–102.

Finch, S., & Collier, R. H. (2012). The influence of host and non-host companion plants on the behaviour of pest insects in field crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142(2), 87–96.

Follett, P. A., Bruin, J., & Desneux, N. (2020). Insects in agroecosystems – an introduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168(1), 3–6. <https://doi.org/10.1111/eea.12871>

Foti, M. C., Rostás, M., Peri, E., Park, K. C., Slimani, T., Wratten, S. D., & Colazza, S. (2017). Chemical ecology meets conservation biological control: Identifying plant volatiles as predictors of floral resource suitability for an egg parasitoid of stink bugs. *Journal of Pest Science*, 90(1), 299–310. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0758-3>

Gillette, N. E., Mehmel, C. J., Mori, S. R., Webster, J. N., Wood, D. L., Erbilgin, N., & Owen, D. R. (2012). The Push-Pull Tactic for Mitigation of Mountain Pine Beetle (*Coleoptera: Curculionidae*) Damage in Lodgepole and Whitebark Pines. *Environmental Entomology*, 41(6), 1575–1586.

Gitau, C. w., Bashford, R., Carnegie, A. j., & Gurr, G. m. (2013). A review of semiochemicals associated with bark beetle (*Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae*) pests of coniferous trees: A focus on beetle interactions with other pests and their associates. *Forest Ecology and Management*, 297, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.019>

Gottwald, T. r., Hall, D. g., Kriss, A. b., Salinas, E. j., Parker, P. e., Beattie, G. a. c., & Nguyen, M. c. (2014). Orchard and nursery dynamics of the effect of interplanting citrus with guava for huanglongbing, vector, and disease management. *Crop Protection*, 64, 93–103. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2014.06.009>

Guarino, S., Colazza, S., Peri, E., Bue, P. L., Germana, M. P., Kuznetsova, T., Gindin, G., & Soroker, V. (2015). Behaviour-modifying compounds for management of the red palm weevil (*Rhynchophorus ferrugineus* Oliver). *Pest Management Science*, 71(12), 1605. <https://doi.org/10.1002/ps.3966>

Halloran, S. T., Mauck, K. E., Fleisher, S. F., & Tumlinson, J. H. (2013). Volatiles from Intact and Lygus-Damaged *Erigeron annuus* (L.) Pers. Are Highly Attractive to Ovipositing Lygus and its Parasitoid *Peristenus relictus* Ruthe. *Journal of Chemical Ecology*, 39(8), 1115–1128.

Han, S., Wang, M., Wang, Y., Wang, Y., Cui, L., & Han, B. (2020). Exploiting push-pull strategy to combat the tea green leafhopper based on volatiles of *Lavandula angustifolia* and *Flemingia macrophylla*. *Journal of Integrative Agriculture*, 19(1), 193–203. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62778-4](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62778-4)

Hatano, E., Saveer, A. M., Borrero-Echeverry, F., Strauch, M., Zakir, A., Bengtsson, M., Ignell, R., Anderson, P., Becher, P. G., Witzgall, P., & Dekker, T. (2015). A herbivore-induced plant volatile interferes with host plant and mate location in moths through suppression of olfactory signalling pathways. *BMC Biology*, 13(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0188-3>



- Held, D. W., Gonsiska, P., & Potter, D. A. (2003). Evaluating Companion Planting and Non-host Masking Odors for Protecting Roses from the Japanese Beetle (*Coleoptera: Scarabaeidae*). *Journal of Economic Entomology*, 1, 81. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-96.1.81>
- Hua, J., Fu, Y., Zhou, Q., Huang, Y., Li, H., Chen, T., Ma, D., & Li, Z. (2021). Three chemosensory proteins from the sweet potato weevil, *Cylas formicarius*, are involved in the perception of host plant volatiles. *Pest Management Science*, 77(10), 4497. <https://doi.org/10.1002/ps.6484>
- Huang, D., Sun, M., Han, M., Zhang, Z., Miao, Y., Zhang, J., & Yao, Y. (2020). Volatile organic compounds (VOCs) regulate the spatial distribution of Lepidoptera insects in an orchard ecosystem. *Biological Control*, 149. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104311>
- Huber, D. P. W., Fettig, C. J., & Borden, J. H. (2021). Disruption of coniferophagous bark beetle (*Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae*) mass attack using angiosperm nonhost volatiles: from concept to operational use. *The Canadian Entomologist*, 153(1), 19–35. <https://doi.org/10.4039/tce.2020.63>
- Hussain, M., Gao, J., Bano, S., Wang, L., Lin, Y., Arthurs, S., Qasim, M., & Mao, R. (2020). Diamondback Moth Larvae Trigger Host Plant Volatiles that Lure Its Adult Females for Oviposition. *Insects* (2075-4450), 11(11), 725. <https://doi.org/10.3390/insects11110725>
- Islam S. Sobhy, Amanuel Tamiru, Xavier Chiriboga Morales, Dickens Nyagol, Duncan Cheruiyot, Frank Chidawanyika, Sevgan Subramanian, Charles A. O. Midega, Toby J. A. Bruce, & Zeyaur R. Khan. (2022). Bioactive Volatiles From Push-Pull Companion Crops Repel Fall Armyworm and Attract Its Parasitoids. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. *Directory of Open Access Journals*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.883020>
- Jaworski, C. C., Xiao, D., Xu, Q., Ramirez-Romero, R., Guo, X., Wang, S., Desneux, N., & Elderd, B. (2019). Varying the spatial arrangement of synthetic herbivore-induced plant volatiles and companion plants to improve conservation biological control. *Journal of Applied Ecology*, 56(5), 1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13353>
- Jiang, B., Zhang, Y., Guo, C., Yang, C., Zhu, S., & Yang, M. (2017). Control effects and allelopathic mechanism of pepper and Chinese chives intercropping on pepper *Phytophthora blight*. *Journal of Plant Protection*, 44(1), 145–151.
- Jingjing, L., YiXiang, L., Min, Y., Yu, Z., XiaHong, H., & ShuSheng, Z. (2014). The inhibitory activity of garlic volatiles and extracts to *Phytophthora capsici*. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 29(3), 337–346.
- Kergunteuil, A., Cortesero, A. M., Chaminade, V., Dourlot, S., Paty, C., Le Ralec, A., & Dugravot, S. (2015). Field and laboratory selection of brassicaceous plants that differentially affect infestation levels by *Delia radicum*. *Journal of Applied Entomology*, 139(7), 487–495. Gale Academic OneFile. <https://doi.org/10.1111/jen.12187>
- Kergunteuil, A., Dugravot, S., Danner, H., Dam, N., & Cortesero, A. (2015). Characterizing Volatiles and Attractiveness of Five Brassicaceous Plants with Potential for a 'Push-Pull' Strategy Toward the Cabbage Root Fly, *Delia radicum*. *Journal of Chemical Ecology*, 41(4), 330–339. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0575-9>
- Khan, Z. R., James, D. G., Midega, C. A. O., & Pickett, J. A. (2008). Chemical ecology and conservation biological control. *Biological Control*, 45(2), 210–224. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.11.009>
- Koschier, E. H., Nielsen, M.-C., Spangl, B., Davidson, M. M., & Teulon, D. A. J. (2017). The effect of background plant odours on the behavioural responses of *Frankliniella occidentalis* to attractive or repellent compounds in a Y-tube olfactometer. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 163(2), 160–169. <https://doi.org/10.1111/eea.12566>



Kumar, S. (2017). Plant secondary metabolites (PSMs) of Brassicaceae and their role in plant defense against insect herbivores—A review. *Journal of Applied & Natural Science*, 9(1), 508–519. <https://doi.org/10.31018/jans.v9i1.1222>

Lamy, F. C., Poinso, D., Cortesero, A.-M., & Dugravot, S. (2017). Artificially applied plant volatile organic compounds modify the behavior of a pest with no adverse effect on its natural enemies in the field: Improving the push-pull strategy against a major Brassicaceae pest. *Journal of Pest Science*, 90(2), 611–621. Springer Nature Journals. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0792-1>

Lamy, F., Dugravot, S., Cortesero, A. M., Chaminade, V., Faloya, V., & Poinso, D. (2018). One more step toward a push-pull strategy combining both a trap crop and plant volatile organic compounds against the cabbage root fly *Delia radicum*. *Environmental Science and Pollution Research International*, 25(30), 29868–29879. MEDLINE. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9483-6>

Lenardis, A. e., Morvillo, C. m., Gil, A., & de la Fuente, E. b. (2011). Arthropod communities related to different mixtures of oil (*Glycine max* L. Merr.) and essential oil (*Artemisia annua* L.) crops. *Industrial Crops & Products*, 34(2), 1340–1347. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2010.12.001>

Li, W., Wang, L., Zhou, F., Li, C., Ma, W., Chen, H., Wang, G., Pickett, J. A., Zhou, J., & Lin, Y. (2021). Overexpression of the homoterpene synthase gene, *OscYP92C21*, increases emissions of volatiles mediating tritrophic interactions in rice. *Plant, Cell & Environment*, 44(3), 948–963. <https://doi.org/10.1111/pce.13924>

Li, X., Yang, Z., Zhang, Y., Yu, L., Ding, C., Liao, Y., Dai, C., & Wang, X. (2020). *Atractylodes lancea* volatiles induce physiological responses in neighboring peanut plant during intercropping. *Plant & Soil*, 453(1/2), 409–422. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04615-z>

Li, X.-W., Zhang, Z.-J., Hafeez, M., Huang, J., Zhang, J.-M., Wang, L.-K., & Lu, Y.-B. (2021). *Rosmarinus officinalis* L. (Lamiales: Lamiaceae), a Promising Repellent Plant for Thrips Management. *Journal of Economic Entomology*, 114(1), 131–141. <https://doi.org/10.1093/jee/toaa288>

Li, Y., Zhong, S., Qin, Y., Zhang, S., Gao, Z., Dang, Z., & Pan, W. (2014). Identification of plant chemicals attracting and repelling whiteflies. *Arthropod-Plant Interactions: An International Journal Devoted to Studies on Interactions of Insects, Mites, and Other Arthropods with Plants*, 8(3), 183–190. <https://doi.org/10.1007/s11829-014-9302-7>

Ling, S., Qiu, H., Xu, J., Gu, Y., Yu, J., Wang, W., Liu, J., & Zeng, X. (2022). Volatile Dimethyl Disulfide from Guava Plants Regulate Developmental Performance of Asian Citrus Psyllid through Activation of Defense Responses in Neighboring Orange Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(18), N.PAG-N.PAG. <https://doi.org/10.3390/ijms231810271>

Ling, S., Rizvi, S. A. H., Xiong, T., Liu, J., Gu, Y., Wang, S., & Zeng, X. (2022). Volatile Signals From Guava Plants Prime Defense Signaling and Increase Jasmonate-Dependent Herbivore Resistance in Neighboring Citrus Plants. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.833562>

Liu, D., Li, W., An, X., Ghasemzadeh, S., Huang, X., Chen, J., Kou, J., Sun, P., & Zhang, Y. (2021). Engineering *Nicotiana tabacum* for the de novo biosynthesis of DMNT to regulate orientation behavior of the parasitoid wasps *Microplitis mediator*. *Pest Management Science*, 77(1), 502. <https://doi.org/10.1002/ps.6047>

Liu, S.-S., Li, Y.-H., & Lou, Y.-G. (2006). Non-host plant extracts reduce oviposition of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) and enhance parasitism by its parasitoid *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research*, 96(4), 373–378.

Liu, Z., Chen, W., Zhang, S., Chen, H., Su, H., Jing, T., & Yang, Y. (2022). Behavioral Responses of *Bemisia tabaci* Mediterranean Cryptic Species to Three Host Plants and Their Volatiles. *Insects* (2075-4450), 13(8), 703-N.PAG. <https://doi.org/10.3390/insects13080703>



- López, S., Quero, C., Iturrondobeitia, J. C., Guerrero, A., & Goldarazena, A. (2013). Electrophysiological and behavioural responses of *Pityophthorus pubescens* (Coleoptera: Scolytinae) to (E,E)- $\alpha$ -farnesene, (R)-(+)-limonene and (S)-(-)-verbenone in *Pinus radiata* (Pinaceae) stands in northern Spain. *Pest Management Science*, 69(1), 40–47. <https://doi.org/10.1002/ps.3359>
- Lucia, A., & Guzmán, E. (2021). Emulsions containing essential oils, their components or volatile semiochemicals as promising tools for insect pest and pathogen management. *Advances in Colloid and Interface Science*, 287, 102330. <https://doi.org/10.1016/j.cis.2020.102330>
- Matu, F. K., Murungi, L. K., Mohamed, S., & Deletre, E. (2021). Behavioral response of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) to plant volatiles of *Ocimum basilicum* and *Tagetes minuta*. *Chemoecology: Evolution and Mechanisms of the Chemical Base of Ecological Interactions*, 31(1), 47–62. <https://doi.org/10.1007/s00049-020-00327-z>
- Mauchline, A. L., Osborne, J. L., Martin, A. P., Poppy, G. M., & Powell, W. (2005). The effects of non-host plant essential oil volatiles on the behaviour of the pollen beetle *Meligethes aeneus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 114(3), 181–188.
- Miano, R. N., Ayelo, P. M., Musau, R., Hassanali, A., & Mohamed, S. A. (2022). Electroantennogram and machine learning reveal a volatile blend mediating avoidance behavior by *Tuta absoluta* females to a wild tomato plant. *Scientific Reports*, 12(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-13125-0>
- Midega, C. A. O., Khan, Z. R., Van den Berg, J., Ogot, C. K. P. O., Bruce, T. J., & Pickett, J. A. (2009). Non-target effects of the 'push-pull' habitat management strategy: Parasitoid activity and soil fauna abundance. *Crop Protection*, 28(12), 1045–1051. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2009.08.005>
- Moayeri, H. R. S., Ashouri, A., Brødsgaard, H. F., & Enkegaard, A. (2006). Odour-mediated responses of a predatory mirid bug and its prey, the two-spotted spider mite. *Experimental & Applied Acarology*, 40(1), 27–36.
- Mofikoya, A. O., Bui, T. N. T., Kivimäenpää, M., Holopainen, J. K., Himanen, S. J., & Blande, J. D. (2019). Foliar behaviour of biogenic semi-volatiles: Potential applications in sustainable pest management. *Arthropod-Plant Interactions: An International Journal Devoted to Studies on Interactions of Insects, Mites, and Other Arthropods with Plants*, 13(2), 193–212. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09676-1>
- Mofikoya, A. O., Kivimäenpää, M., Blande, J. D., & Holopainen, J. K. (2018). Ozone disrupts adsorption of *Rhododendron tomentosum* volatiles to neighbouring plant surfaces, but does not disturb herbivore repellency. *Environmental Pollution*, 240, 775–780. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.05.031>
- Nilsson, U., Eriksson, A., Rämert, B., & Anderson, P. (2012). Male and female *Trybliographa rapae* (Hymenoptera: Figitidae) behavioural responses to food plant, infested host plant and combined volatiles. *Arthropod-Plant Interactions: An International Journal Devoted to Studies on Interactions of Insects, Mites, and Other Arthropods with Plants*, 6(2), 251–258. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9176-x>
- Ninkovic, V., Dahlin, I., Vucetic, A., Petrovic-Obradovic, O., Glinwood, R., & Webster, B. (2013). Volatile Exchange between Undamaged Plants—A New Mechanism Affecting Insect Orientation in Intercropping. *PLoS ONE*, 8(7), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069431>
- Niu, Y., Han, S., Wu, Z., Pan, C., Wang, M., Tang, Y., Zhang, Q.-H., Tan, G., & Han, B. (2022). A push-pull strategy for controlling the tea green leafhopper (*Empoasca flavescens* F.) using semiochemicals from *Tagetes erecta* and *Flemingia macrophylla*. *Pest Management Science*, 78(6), 2161. <https://doi.org/10.1002/ps.6840>
- Njihia, T. N., Jaramillo, J., Murungi, L., Mwenda, D., Orindi, B., Poehling, H.-M., & Torto, B. (2014). Spiroacetals in the Colonization Behaviour of the Coffee Berry Borer: A 'Push-Pull' System. *PLoS ONE*, 9(11), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111316>



- Nyalala, S., & Grout, B. (2007). African spider flower (*Cleome gynandra* L./*Gynandropsis gynandra* (L.) Briq.) as a red spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) repellent in cut-flower rose (*Rosa hybrida* L.) cultivation. *Scientia Horticulturae*, 114(3), 194–198. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.06.010>
- Nyalala, S. o., Petersen, M. a., & Grout, B. w. w. (2011). Acetonitrile (methyl cyanide) emitted by the African spider plant (*Gynandropsis gynandra* L. (Briq)): Bioactivity against spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) on roses. *Scientia Horticulturae*, 128(3), 352–356. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.01.036>
- Osei-owusu, J., Acheampong, A., Afun, J. v. k., & Acquaaah, S. O. (2017). Chemical Composition of the Headspace Volatiles from *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King in Ghana. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, 20(5), 1418–1423. <https://doi.org/10.1080/0972060X.2017.1396928>
- Pavela, R. (2011). Insecticidal and repellent activity of selected essential oils against of the pollen beetle, *Meligethes aeneus* (Fabricius) adults. *Industrial Crops and Products*, 34(1), 888–892. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.02.014>
- Pearse, I., Hughes, K., Shiojiri, K., Ishizaki, S., & Karban, R. (2013). Interplant volatile signaling in willows: Revisiting the original talking trees. *Oecologia*, 172(3), 869–875. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2610-2>
- Perri, D., Gorosito, N., Fernandez, P., & Buteler, M. (2017). Plant-based compounds with potential as push-pull stimuli to manage behavior of leaf-cutting ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 163(2), 150. <https://doi.org/10.1111/eea.12574>
- Pickett, J. A., & Khan, Z. R. (2016). Plant volatile-mediated signalling and its application in agriculture: Successes and challenges. *New Phytologist*, 212(4), 856–870. <https://doi.org/10.1111/nph.14274>
- Pouët, C., Deletre, E., & Rhino, B. (2022). Repellency of Wild Oregano Plant Volatiles, *Plectranthus Amboinicus*, and Their Essential Oils to the Silverleaf Whitefly, *Bemisia Tabaci*, on Tomato. *Neotropical Entomology*, 51(1), 133–142. <https://doi.org/10.1007/s13744-021-00921-y>
- Reher, T., Van Kerckvoorde, V., Verheyden, L., Wenseleers, T., Beliën, T., Bylemans, D., & Martens, J. A. (2019). Evaluation of hop (*Humulus lupulus*) as a repellent for the management of *Drosophila suzukii*. *Crop Protection*, 124. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.05.033>
- Ren, X., Wu, S., Xing, Z., Gao, Y., Cai, W., & Lei, Z. (2020). Abundances of thrips on plants in vegetative and flowering stages are related to plant volatiles. *Journal of Applied Entomology*, 144(8), 732–742. <https://doi.org/10.1111/jen.12794>
- Rim, H., Hattori, S., & Arimura, G. (2020). Mint companion plants enhance the attraction of the generalist predator *Nesidiocoris tenuis* according to its experiences of conspecific mint volatiles. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58907-6>
- Rodriguez-Saona, C. R. (2011). Herbivore-induced blueberry volatiles and intra-plant signaling. *Journal of Visualized Experiments: JoVE*, 58. <https://doi.org/10.3791/3440>
- Salamanca, J., Pareja, M., Rodriguez-Saona, C., Resende, A. I. s., & Souza, B. (2015). Behavioral responses of adult lacewings, *Chrysoperla externa*, to a rose–aphid–coriander complex. *Biological Control*, 80, 103–112. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.10.003>
- Sasanuma, I., Goto, K., Ichiraku, S., & Shimada, K. (2021). Characterization and identification of volatile compounds improving the hydroponic technique for strawberry. *RESEARCH REPORTS OF NATIONAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY, OYAMA COLLEGE*, 54, 39. [https://doi.org/10.24610/oyama.54.0\\_39](https://doi.org/10.24610/oyama.54.0_39)
- Schiebe, C., Blazenec, M., Jakus, R., Unelius, C. R., & Schlyter, F. (2011). Semiochemical diversity diverts bark beetle attacks from Norway spruce edges. *Journal of Applied Entomology*, 135(10), 726. Gale Academic OneFile.



Shahsavani, S., Askarianzadeh, A., & Hashemi, S. A. (2022). The effect of pine trees surrounding wheat fields on the infestation of wheat sunn pest, *Eurygaster integriceps* in Shahr-e-Rey/Tehran region. *International Journal of Pest Management*, 1–8. <https://doi.org/10.1080/09670874.2022.2110621>

Song, C., Ma, L., Zhao, J., Xue, Z., Yan, X., & Hao, C. (2022). Electrophysiological and Behavioral Responses of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to Volatiles from a Non-host Plant, Geranium, *Pelargonium × hortorum* (Geraniaceae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 70(20), 5982–5992. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c08165>

Souza, I. L., Silva, D. B., Silveira, L. C. P., Bento, J. M. S., Peñaflores, M. F. G. V., & Marucci, R. C. (2022). A parasitoid's dilemma between food and host resources: The role of volatiles from nectar-providing marigolds and host-infested plants attracting *Aphidius platensis*. *The Science of Nature: Naturwissenschaften*, 109(1). <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01780-8>

Stockton, D. G., Wallingford, A. K., Cha, D. H., & Loeb, G. M. (2021). Automated aerosol puffers effectively deliver 1-OCTEN-3-OL, an oviposition antagonist useful against spotted-wing drosophila. *Pest Management Science*, 77(1), 389. <https://doi.org/10.1002/ps.6028>

Stupar, S., Dragičević, M., Tešević, V., Stanković-Jeremić, J., Maksimović, V., Ćosić, T., Devrnja, N., Tubić, L., Cingel, A., Vinterhalter, B., Ninković, S., & Savić, J. (2021). Transcriptome Profiling of the Potato Exposed to French Marigold Essential Oil with a Special Emphasis on Leaf Starch Metabolism and Defense against Colorado Potato Beetle. *Plants* (2223-7747), 10(1), 172–172. <https://doi.org/10.3390/plants10010172>

Sujayanand, G. K., Sharma, R. K., Shankarganesh, K., Saha, S., & Tomar, R. S. (2015). Crop diversification for sustainable insect pest management in eggplant (Solanales: Solanaceae). *Florida Entomologist*, 98(1), 305–314. <https://doi.org/10.1653/024.098.0149>

Sukegawa, S., Shiojiri, K., Higami, T., Suzuki, S., & Arimura, G. (2018). Pest management using mint volatiles to elicit resistance in soy: Mechanism and application potential. *Plant Journal*, 96(5), 910–920. <https://doi.org/10.1111/tpj.14077>

Tang, F., Zhao, W.-L., & Gao, X.-W. (2013). Communication between plants: Induced resistance in poplar seedlings following herbivore infestation, mechanical wounding, and volatile treatment of the neighbors. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 149(2), 110–117. <https://doi.org/10.1111/eea.12114>

Togashi, K., Goto, M., Rim, H., Hattori, S., Ozawa, R., & Arimura, G.-I. (2019). Mint companion plants attract the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Scientific Reports*, 9(1), 1704. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38098-x>

Wang, L., Cui, H., Chang, X., Zhu, M., & Zhao, Z. (2021). Increased nitrogen fertilization inhibits the biocontrol activity promoted by the intercropping partner plant. *Insect Science*, 28(4), 1179–1190. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12843>

Wang, W., Zhang, R., Liu, H., Tian, J., Shelton, A. M., & Yao, J. (2021). Use of safflower as a trap crop for managing the mirid bug, *Lygus pratensis* Linnaeus (Hemiptera: Miridae), in cotton fields. *Pest Management Science*, 77(4), 1829. <https://doi.org/10.1002/ps.6208>

Willow, J., Sulg, S., Kaurilind, E., Silva, A. I., Kaasik, R., Smagghe, G., & Veromann, E. (2020). Evaluating the effect of seven plant essential oils on pollen beetle (*Brassicoglyphus aeneus*) survival and mobility. *Crop Protection*, 134, 105181. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105181>

Winter, E., Midega, C., Bruce, T., Hummel, H. E., Langner, S. S., Leithold, G., Khan, Z., & Pickett, J. (2014). Exploiting Chemical Ecology for Livelihood Improvement of Small Holder Farmers in Kenya. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 79(2), 265–277.



Wu, S.-Y., & Duncan, L. W. (2020). Recruitment of an insect and its nematode natural enemy by olfactory cues from a saprophytic fungus. *Soil Biology and Biochemistry*, 144. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107781>

Yi, X., Shi, S., Wang, P., Chen, Y., Lu, Q., Wang, T., Zhou, X., & Zhong, G. (2019). Characterizing potential repelling volatiles for “push-pull” strategy against stem borer: A case study in *Chilo auricilius*. *BMC Genomics*, 20(1). <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6112-4>

Yomna, N. M. a. A., Metwally, S. a. G., Barka, M. R., & Bahira, M. E. S. (2018). Reducing infestations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) in cantaloupe using intercropping with non-host aromatic plants. *Egyptian Journal of Plant Protection Research Institute*, 1(1), 58–68.

YuTing, F., Jingjing, L., Weiping, D., DongDong, S., Qiong, M., XiaoDan, Z., ShuSheng, Z., & Min, Y. (2015). The correlation analysis of sensitivity of *Fusarium* to the volatile and extract of garlic and their pathogenicity. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 30(1), 17–24.

Zhang, Z., Bian, L., Sun, X., Luo, Z., Xin, Z., Luo, F., & Chen, Z. (2015). Electrophysiological and behavioural responses of the tea geometrid *Ectropis obliqua* (Lepidoptera: Geometridae) to volatiles from a non-host plant, rosemary, *Rosmarinus officinalis* (Lamiaceae). *Pest Management Science*, 71(1), 96. <https://doi.org/10.1002/ps.3771>

Zhang, Z., Luo, Z., Gao, Y., Bian, L., Sun, X., & Chen, Z. (2014). Volatiles from non-host aromatic plants repel tea green leafhopper *Empoasca vitis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(2), 156–169. <https://doi.org/10.1111/eea.12236>

Zhang, Z., Sun, X., Luo, Z., Gao, Y., & Chen, Z. (2013). The manipulation mechanism of “push-pull” habitat management strategy and advances in its application. *Acta Ecologica Sinica*, 33(2), 94–101. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.005>

Zhang, Z., Zhou, C., Xu, Y., Huang, X., Zhang, L., & Mu, W. (2017). Effects of intercropping tea with aromatic plants on population dynamics of arthropods in Chinese tea plantations. *Journal of Pest Science*, 90(1), 227–237. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0783-2>

Zhang, Z.-Q., Sun, X.-L., Luo, Z.-X., Bian, L., & Chen, Z.-M. (2014). Dual action of *Catsia tora* in tea plantations: Repellent volatiles and augmented natural enemy population provide control of tea green leafhopper. *Phytoparasitica*, 42(5), 595–607. <https://doi.org/10.1007/s12600-014-0400-y>

Zhou, H., Chen, J., Liu, Y., Francis, F., Haubruge, E., Bragard, C., Sun, J., & Cheng, D. (2013). Influence of Garlic Intercropping or Active Emitted Volatiles in Releasers on Aphid and Related Beneficial in Wheat Fields in China. *Journal of Integrative Agriculture*, 12(3), 467–473. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60247-6](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60247-6)

Zhou, S., & Jander, G. (2022). Molecular ecology of plant volatiles in interactions with insect herbivores. *Journal of Experimental Botany*, 73(2), 449–462. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab413>

杨敏 梅馨月 廖静静 计思贵 张立猛 张得智 朱书生. (2013). Antimicrobial activity of volatiles and extracts of 3 *Allium* crops to plant pathogenic fungi and oomycetes 三种葱属作物挥发物和提取液对植物病原真菌和卵菌的抑菌活性. *植物保护 / Plant Protection*, 3, 36.

石庆型 罗庆怀 赵龙 周正湘 何广全 韦卫. (2015). Extraction and identification of maize volatiles and cuticular volatiles of larval *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) related to host- habitat location and host location of parasitic wasp *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) 与中红侧沟茧蜂生境与寄主定位相关的玉米及棉铃虫幼虫体表挥发性成分的提取与鉴定: *昆虫学报 / Acta Entomologica Sinica*, 3, 244.

蒋兴川;董文霞;肖春;陈斌;严乃胜;操海群;李正跃. (2017). Regulatory effects of different sugarcane and maize leaf volatiles on the feeding behavior of Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*) larvae 甘蔗和玉米挥发物差异及其对亚洲玉米螟幼虫取食行为的调控作用: *应用昆虫学报 / Entomological Knowledge*, 5, 803.



解海翠 Durieux Delphine 范佳 刘勇 Bragard Claude Haubruge Eric 孙京瑞 Francis Frédéric 陈巨莲. (2014). Effect of wheat plant volatiles on aphids and associated predator behavior : selection of efficient infochemicals for field study 小麦挥发物对蚜虫及其天敌的行为影响——田间有效挥发性信息化化合物的筛选: 应用昆虫学报 / *Entomological Knowledge*, 6, 1470.

高杭;鄧军锐;刘利. (2017). Effect of favorite and non-favorite host on the selectivity of *Frankliniella occidentalis* 嗜食植物与非嗜食植物对西花蓟马成虫寄主选择性的影响: 生物安全学报 / *Entomological Journal of East China*, 4, 285.

杨敏 梅馨月 廖静静 计思贵 张立猛 张得智 朱书生. (2013). Antimicrobial activity of volatiles and extracts of 3 *Allium* crops to plant pathogenic fungi and oomycetes 三种葱属作物挥发物和提取液对植物病原真菌和卵菌的抑菌活性. 植物保护 / *Plant Protection*, 3, 36.

石庆型 罗庆怀 赵龙 周正湘 何广全 韦卫. (2015). Extraction and identification of maize volatiles and cuticular volatiles of larval *Helicoverpa armigera* (*Lepidoptera: Noctuidae*) related to host- habitat location and host location of parasitic wasp *Microplitis mediator* (*Hymenoptera · Braconidae*) 与中红侧沟茧蜂生境与寄主定位相关的玉米及棉铃虫幼虫体表挥发性成分的提取与鉴定: 昆虫学报 / *Acta Entomologica Sinica*, 3, 244.

蒋兴川;董文霞;肖春;陈斌;严乃胜;操海群;李正跃. (2017). Regulatory effects of different sugarcane and maize leaf volatiles on the feeding behavior of Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*) larvae 甘蔗和玉米挥发物差异及其对亚洲玉米螟幼虫取食行为的调控作用: 应用昆虫学报 / *Entomological Knowledge*, 5, 803.

解海翠 Durieux Delphine 范佳 刘勇 Bragard Claude Haubruge Eric 孙京瑞 Francis Frédéric 陈巨莲. (2014). Effect of wheat plant volatiles on aphids and associated predator behavior : selection of efficient infochemicals for field study 小麦挥发物对蚜虫及其天敌的行为影响——田间有效挥发性信息化化合物的筛选: 应用昆虫学报 / *Entomological Knowledge*, 6, 1470.

高杭;鄧军锐;刘利. (2017). Effect of favorite and non-favorite host on the selectivity of *Frankliniella occidentalis* 嗜食植物与非嗜食植物对西花蓟马成虫寄主选择性的影响: 生物安全学报 / *Entomological Journal of East China*, 4, 285.

