

Zoologie appliquée

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET TOXICOLOGIQUE DES PUCERONS (HOMOPTÈRES : APHIDIDAE) DES CÉRÉALES EN TUNISIE

par

HARBAOUI, H.¹, MEZGHANI, K.M.¹, MARRAKCHI, M.¹,

MAKNI, M.¹ et MAKNI, H.¹⁻²

En Tunisie, les pucerons des céréales constituent l'un des groupes d'insectes les plus nuisibles. Les dégâts sont causés par des toxicoses ou des affaiblissements de l'hôte. Ils sont d'autant plus graves que ces insectes possèdent un pouvoir de multiplication élevé. De plus, les pucerons sont les principaux vecteurs de phytovirus. Le contrôle chimique, qui semble efficace, pose souvent des problèmes du fait que certaines espèces soient difficiles à atteindre par les traitements. De plus des cas de résistance à ces produits se révèlent de plus en plus fréquents.

Afin d'établir une stratégie de lutte contre cet éventuel fléau, il s'avère important, d'identifier les principales espèces de pucerons sévissant en Tunisie et de tester leur résistance à certains insecticides les plus couramment utilisés.

Dans ce contexte, les pucerons de céréales collectés dans différentes localités tunisiennes ont été assignés à cinq espèces sur la base de critères morphologiques. Il s'agit de *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, *Sipha maydis*, *Schizaphis graminum* et *Metopolophium dirhodum*.

Par ailleurs, une étude toxicologique a été réalisée sur les espèces présentant la plus forte densité dans la même localité. Il s'agit en l'occurrence de *S. avenae* et *S. maydis* collectés sur le blé. Ces tests ont montré que certains individus de *S. avenae* et *S. maydis* présentent un phénotype résistant à la cyperméthrine. En outre, l'espèce *S. maydis* a montré un phénotype sensible à la deltaméthrine et au pyrimicarbe. Ces résultats pourraient être inclus dans un programme national de lutte intégrée.

Morphological and toxicological study of cereal aphids (Homoptera, Aphididae) in Tunisia

Aphids are important pests causing yield losses to cereals in Tunisia. The damage is caused by toxicoses or lymph suction of the host. These insects are all the more serious because they have a high capacity of multiplication. In addition, aphids are the principal vectors of phytoviruses. The use of chemical insecticides as a method of controlling aphids has proven efficient. Thus, it is being used by farmers at large scales. However, some aphids species may resist such chemical treatments. For that reason, aphids species occurring on cereals, should be identified morphologically and then analysed through toxicological tests. In the present study, we prospected several cereal-growing regions in northern Tunisia, namely Bizerte, Manouba, Cherfech, Jedeïda, Beja and Korba.

Morphological study of aphids sampled in these regions indicated that they belonged to five species: *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, *Sipha maydis*, *Metopolophium dirhodum* and *Schizaphis graminum*.

Subsequent toxicological analyses were carried out on the species having the strongest density at the same locality. These are *S. avenae* and *S. maydis*, collected on wheat. This study showed that some individuals from the two species present a certain level of resistance to cypermethrin, whereas *S. maydis* seemed to be sensitive to deltamethrin and pyrimicarbe. These results could be used in a national programme of integrated pest management.

Introduction

En Tunisie, la production céréalière présente une importance économique et nutritionnelle. Cependant, les cultures de blé, d'orge et d'avoine sont souvent soumises à des stress abiotiques et biotiques. Parmi ces derniers, les pucerons (Homoptères : *Aphididae*) constituent un groupe redoutable. Les dégâts occasionnés aux céréales, par ces insectes, sont dus principalement à la succion de la sève élaborée qui, lors de pullulations massives, peut provoquer un arrêt de la croissance de la plante (*Sitobion avenae*) ainsi qu'à l'injection de toxine à la plante-hôte (*Schizaphis graminum*) (COMEAU, 1992). En effet, très peu de données sont disponibles sur l'ampleur des pertes économiques engendrées par les pucerons. Ceci est dû au fait que la connaissance des interactions entre les protagonistes « espèce de puceron – espèce de plante hôte » demeure incertaine. La connaissance de ces interactions est d'autant plus impérative qu'il est actuellement question d'utiliser des moyens de lutte spécifiques à chaque type d'insecte. Ainsi, plusieurs méthodes de lutte sont préconisées pour limiter le niveau de pullulation des pucerons dans les cultures. En particulier, la lutte chimique par l'emploi d'insecticides est utilisée aujourd'hui à grande échelle contre les pucerons. Dans le cadre de cette lutte, plusieurs matières chimiques actives sont employées. Notons que plus de 90 % des insecticides de synthèse couramment utilisés sont neurotoxiques et les symptômes d'intoxication qu'ils causent apparaissent assez rapidement chez les pucerons (DELORME *et al.*, 2002). Néanmoins, l'emploi abusif et non contrôlé de telles matières actives constitue un risque pour l'environnement et conduit à l'apparition de phénomène de résistance chez l'insecte (HAUBRUGE & AMICHOT, 1998). Dans le présent travail, nous nous sommes proposés, dans une première étape, d'identifier morphologiquement les différentes espèces de pucerons colonisant les céréales au Nord de la Tunisie, où les

Pucerons des céréales

cultures céréalières sont fréquentes. Dans un second temps, nous avons analysé la réponse de deux espèces (présentant une forte densité dans une des localités étudiées) vis-à-vis des insecticides les plus utilisés en Tunisie, ce qui nous a permis d'estimer leur niveau de résistance aux différents produits testés.

Matériel et méthodes

Les pucerons ont été collectés dans plusieurs régions situées au Nord de la Tunisie (Figure 1), à partir de plantes de blé, d'orge, d'avoine et de maïs. L'analyse morphologique a été réalisée en adoptant les critères établis par LECLANT (1999), BLACKMAN & EASTOP (2000) et STOETZEL & MILLER (2001). Pour chaque espèce identifiée, nous avons déterminé le type de la plante infestée (blé, orge, avoine ou maïs) ainsi que le site d'infestation (épis, feuille ou graine). En outre, nous avons estimé pour chaque espèce de puceron, quand ceci était possible, la fréquence d'infestation des types de céréales, selon la formule :

$$f_c = \frac{\text{Nombre de plantes infestées appartenant à un type de céréale, donné}}{\text{Nombre total de plantes infestées appartenant à tous les types de céréales}}$$

Pour chaque espèce de puceron et chaque type de céréale, on calcule la fréquence d'infestation, selon la formule :

$$f_s = \frac{\text{Nombre de plantes d'un type de céréale, infestées à un site donné}}{\text{Nombre total de plantes du type en question, quel que soit le site d'infestation}}$$

Le nombre moyen, noté \bar{X} (HUMMEL *et al.*, 2004), de pucerons de chaque espèce, présents par épis ou feuille examiné a été calculé, pour chaque région, selon la formule :

$$\bar{X} = \frac{\text{Nombre de pucerons récoltés}}{\text{Nombre total d'épis ou de feuilles analysés}}$$

Pour les tests toxicologiques, trois insecticides neurotoxiques ont été utilisés, il s'agit de la cyperméthrine et la deltaméthrine (Pyréthriinoïdes) ainsi que le pyrimicarbe (Carbamates). Ces insecticides nous ont été fournis par le Service Phytosanitaire du ministère tunisien de l'Agriculture et des Ressources hydrauliques (SPMA). Une gamme de dilutions dans de l'eau distillée, de tous les produits testés, a été préparée à partir de la dose d'emploi CE (g/hl) appliquée aux champs et prédéfinie par le SPMA. Elle comporte sept concentrations pour la cyperméthrine et la deltaméthrine [C_1 (1/256CE), C_2 (1/64CE), C_3 (1/16CE), C_4 (1/4CE), C_5 (CE), C_6 (4CE) et C_7 (16CE)] et six concentrations pour le pyrimicarbe [C_1 (1/16 CE), C_2 (1/8 CE), C_3 (1/4 CE), C_4 (1/2 CE), C_5 (CE) et C_6 (20CE)].

Afin d'étudier la mortalité des pucerons, causée par des doses croissantes de chaque insecticide, nous avons placé une portion de feuille de maïs fraîche imbibée de 300 μ l d'insecticide, dans des cupules contenant, chacune, une rondelle de papier-filtre, mouillée d'eau distillée. L'ensemble est mis à sécher à température ambiante, sous une

Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)

hotte durant trois heures. L'effet de l'exposition des pucerons à différentes doses d'insecticides est déterminé en plaçant 10 insectes vivants, dans chaque cupule traitée. Notons que pour chaque test, une cupule témoin dépourvue d'insecticide est utilisée. Pour tous les tests, deux répétitions sont réalisées. La lecture de la mortalité est effectuée toutes les demi-heures durant les premières 24 heures. Le contrôle est poursuivi 48 heures après l'application de la matière active. L'interprétation des résultats est basée sur l'analyse des courbes de réponses doses-mortalité ; et ce, par le logiciel Microsoft Excel. Chaque courbe tracée représente le pourcentage de mortalité en fonction des doses croissantes de l'insecticide, en considérant la moyenne entre les deux répétitions.

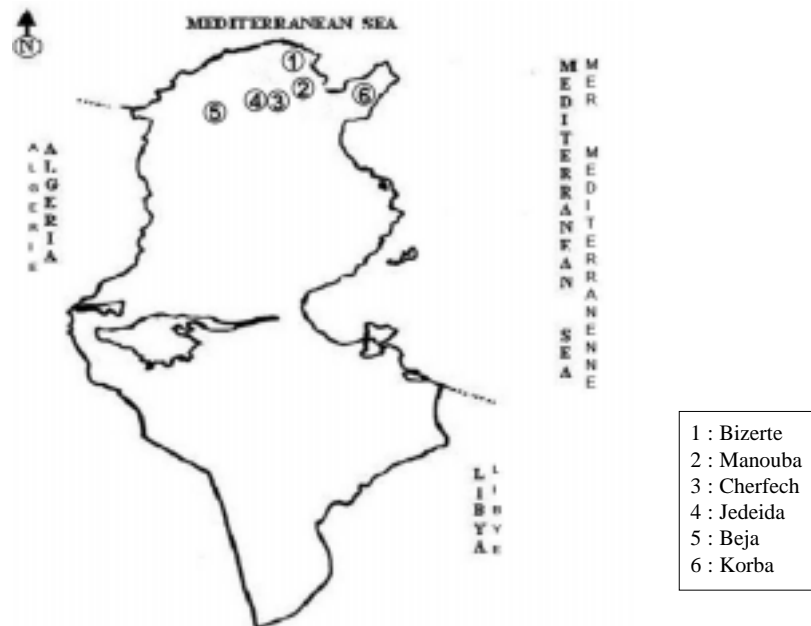


Figure 1

Carte géographique de la Tunisie montrant la localisation géographique des différentes régions prospectées

Map of Tunisia showing the geographic location of the different regions prospected.

Pucerons des céréales

Résultats

Identification morphologique des espèces de pucerons colonisant les céréales en Tunisie

L'analyse des critères morphologiques des individus au stade adulte nous a permis de caractériser cinq espèces en relation avec le type de la plante-hôte et le site d'infestation. Les espèces ainsi caractérisées sont :

- *S. avenae*, identifiée sur le blé, l'orge, l'avoine et le maïs. Les fréquences d'infestation de ces céréales (f_c) sont respectivement (0,50), (0,25), (0,167) et (0,083). L'examen des plantes infestées de blé et d'orge montre que cette espèce est beaucoup plus fréquente sur les épis ($f_s = 0,417$) que sur les feuilles ($f_s = 0,083$). Chez l'avoine, on la trouve au niveau des graines. Enfin, chez le maïs, elle infeste les feuilles. La valeur de \bar{X} de *S. avenae* a été estimée au niveau des épis de blé dans les différentes localités prospectées. Cette valeur varie de 2,18 à 4,4 pucerons/épi entre Cherfech et Jedeïda.

- *R. padi*, identifiée uniquement sur le blé ($f_c = 0,66$) et l'avoine ($f_c = 0,34$). Chez le blé, cette espèce colonise aussi bien les épis que les feuilles tandis que chez l'avoine, elle infeste les graines. Sur l'orge, cette espèce n'a pas été retrouvée lors de nos prospections. Toutefois, cette observation est à prendre avec précaution car, à cette période, l'orge a déjà atteint un stade pâteux, défavorable à l'infestation. Le calcul du nombre moyen de pucerons *R. padi* (\bar{X}) par épi de blé montre des valeurs qui varient de 0,187 à 0,72 pucerons/épi.

- *S. maydis*, identifiée sur le blé et l'orge, dans la région de Jedeïda. La détermination du nombre moyen de pucerons de cette espèce (\bar{X}) par feuille ou épi de blé, nous a permis de constater une forte pullulation au niveau des feuilles (88,88 pucerons/feuille contre 1,53 pucerons/épi). Ce résultat suggère une préférence de l'espèce pour les feuilles.

- *S. graminum*, identifiée sur les épis de blé à Jedeïda et les feuilles de maïs à Korba. Le nombre moyen de pucerons par épi de blé (\bar{X}) a été estimé à 0,2857.

- *M. dirhodum*, identifiée uniquement sur les feuilles de blé, dans la région de Manouba. Lors de nos prospections, l'estimation du nombre moyen de pucerons de cette espèce (\bar{X}) par type de céréale n'était pas possible, en raison de l'effectif réduit d'individus collectés.

Étude toxicologique

L'exposition des individus de *S. avenae* à la cyperméthrine montre une variation importante dans les réponses obtenues. L'ensemble des résultats nous a permis de tracer deux courbes de réponse dose-mortalité (Figure 2) qui révèlent que les taux moyens de mortalité vis-à-vis de la dose CE/16 sont de 35 % et 45 %, respectivement 24 heures et 48 heures après le test. Pour la dose CE/4, nous avons constaté un taux élevé de mortalité des individus pouvant atteindre 100 %, 48 heures après leur traitement. Par ailleurs, l'examen de l'allure de chacune de ces courbes montre des inflexions très importantes, ce qui suggère une hétérogénéité phénotypique des individus de la population étudiée.

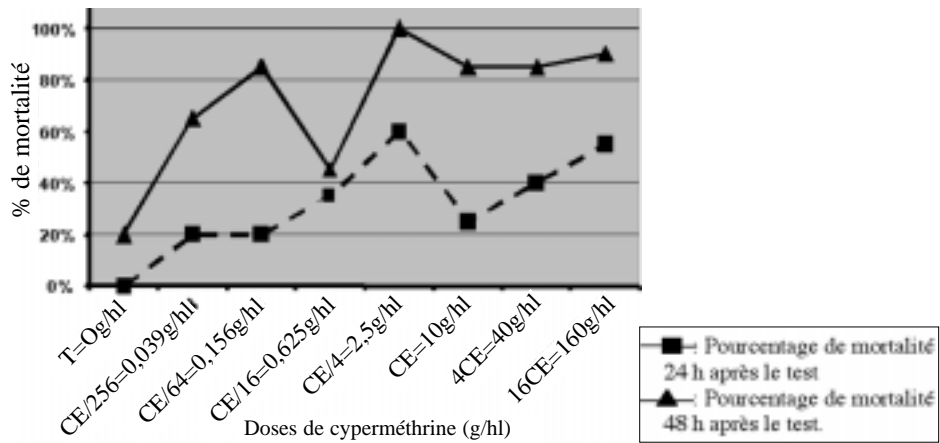


Figure 2

Courbes des réponses doses-mortalité, obtenues après exposition d'une population tunisienne de *S. avenae* à différentes doses de cyperméthrine (Pyréthrinoïdes).
 Plot of dose-mortality responses obtained after exposition of a Tunisian population of *S. avenae* to different doses of cypermethrin (Pyretrinoïdes).

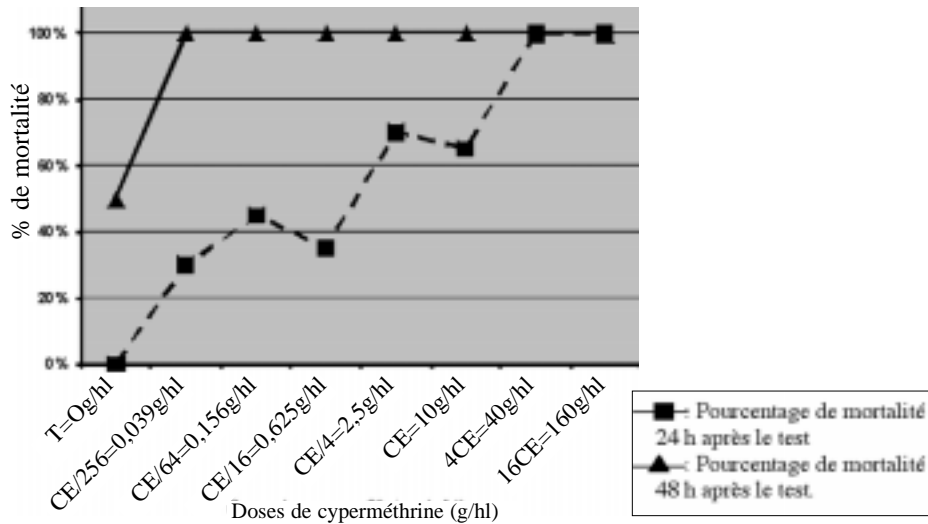


Figure 3

Courbes de réponses doses-mortalité, obtenues après exposition d'une population tunisienne de l'espèce *S. maydis* à différentes doses de cyperméthrine (Pyréthrinoïdes).
 Plot of dose-mortality responses obtained after exposition of a Tunisian population of *S. maydis* to different doses of cypermethrin (Pyretrinoïdes).

Pucerons des céréales

Le traitement de *S. maydis* à la cyperméthrine montre que tous les individus soumis à l'action de cet insecticide meurent au bout de 48 heures quelque-soit la dose employée. Cependant, ce résultat est à prendre avec précaution car même dans la cupule témoin, on constate 50 % de mortalité. L'examen de l'allure de la courbe de réponse dose-mortalité (Figure 3) obtenue 24 heures après le traitement montre des inflexions très nettes, suggérant une hétérogénéité phénotypique des individus.

Afin de comprendre l'effet de la cyperméthrine, sur *S. avenae* et *S. maydis*, nous avons tracé de nouvelles courbes de réponse doses-mortalité, de ces deux espèces considérées simultanément, après exposition à différentes doses, durant 24 heures (Figure 4). Ainsi, 35 % des individus des deux espèces résistent à la concentration CE/16, ce qui se traduit par l'intersection des deux courbes au niveau de cette dose. De plus, l'allure des deux courbes montre un parallélisme indiquant que certains individus des deux espèces présentent une résistance vis-à-vis de cette matière active dans la région de Jedeïda.

Le test de *S. maydis* à la deltaméthrine montre que tous les individus meurent au bout de 1 h 30 min, quelque-soit la dose utilisée. L'observation de l'allure des courbes de réponses dose-mortalité (Figure 5) montre des inflexions très faibles, ce qui reflète une homogénéité phénotypique des individus étudiés.

L'exposition des individus de *S. maydis* au pyrimicarbe montre que tous les individus soumis à l'insecticide meurent au bout de 3 heures et ce, quelque-soit la dose utilisée. L'examen de l'allure des courbes de réponse dose-mortalité (Figure 6) montre des inflexions très faibles témoignant de l'homogénéité phénotypique des individus étudiés.

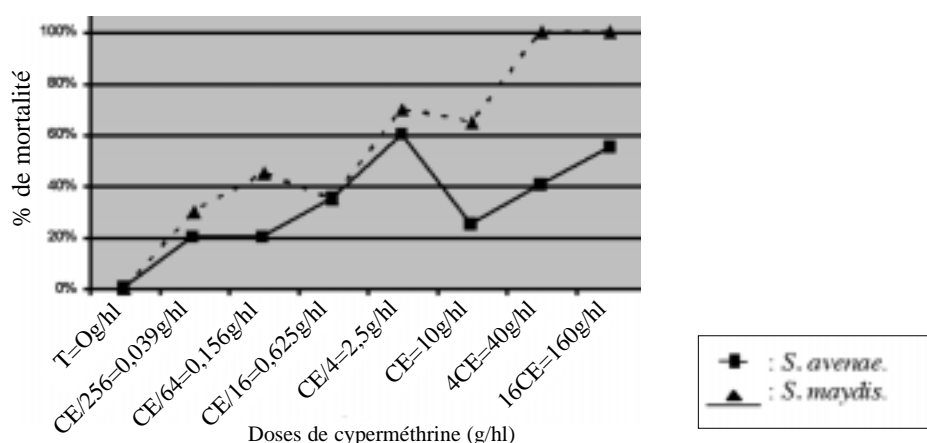


Figure 4

Courbes de réponses doses-mortalité, obtenues 24 heures après l'exposition de *S. avenae* et *S. maydis* à différentes doses de cyperméthrine (Pyréthrinoïdes).

Plot of dose-mortality responses obtained after exposition of *S. avenae* and *S. maydis* to different doses of cypermethrin (Pyretrinoïdes).

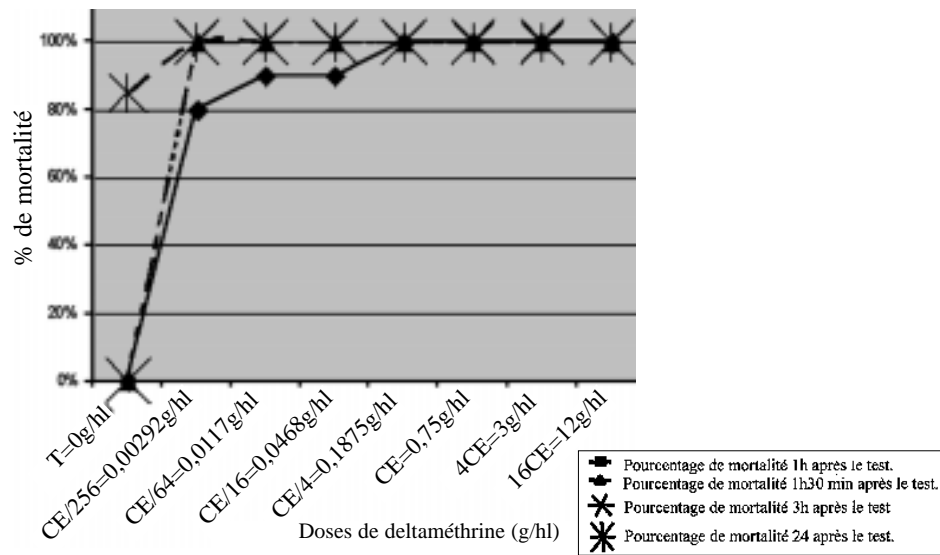


Figure 5

Courbes de réponses doses-mortalité, obtenues après exposition d'une population tunisienne de *S. maydis* à différentes doses de deltaméthrine (Pyréthriinoïdes).

Plot of dose-mortality responses obtained after exposition of a Tunisian population of *S. maydis* to different doses of deltamethrin (Pyrethrinoids).

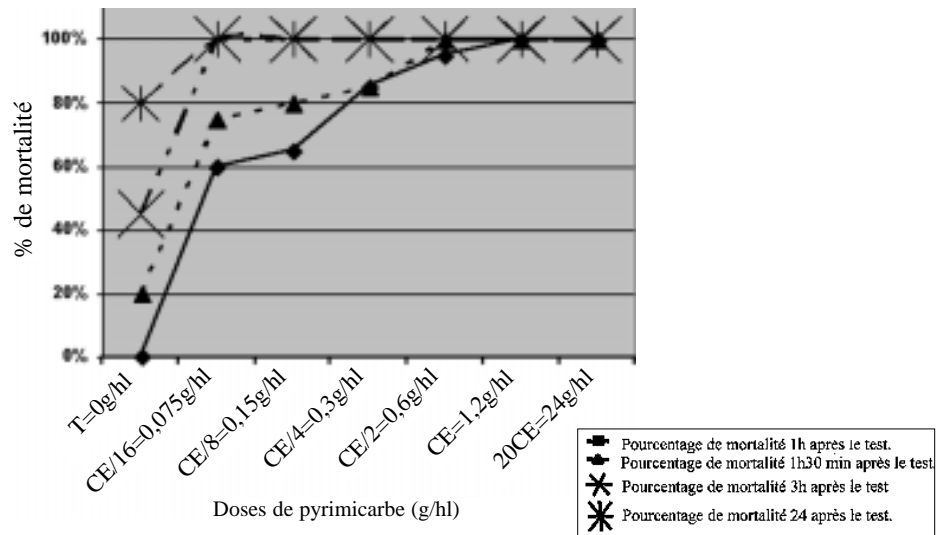


Figure 6

Courbes de réponses doses-mortalité, obtenues après exposition d'une population tunisienne de *S. maydis* à différentes doses de pyrimicarbe (Carbamates).

Plot of dose-mortality responses obtained after exposition of a Tunisian population of *S. maydis* to different doses of pyrimicarbe (Carbamates).

Pucerons des céréales

Conclusion et discussion

L'analyse des critères morphologiques, selon les clés d'identification établies par LECLANT (1999); BLACKMAN & EASTOP (2000) et STOETZEL & MILLER (2001), a permis de caractériser cinq espèces de pucerons infestant les céréales dans six localités tunisiennes prospectées. Ainsi, *S. avenae* s'est avérée l'espèce prédominante. Elle a été rencontrée dans tous les sites visités sur la plupart des types de céréales (blé, orge, avoine et maïs) avec des fréquences d'infestation plus ou moins importantes. Ce résultat doit être pris en considération malgré les faibles fréquences estimées. En effet, même si certains auteurs ont tenté de définir des seuils d'infestation précis au-delà desquels l'agriculteur devrait intervenir contre cette espèce, il semble être difficile de corréler le taux d'infestation avec les pertes de rendement (REMAUDIÈRE *et al.*, 1976).

R. padi a été identifiée dans quatre des six localités prospectées. Cette espèce infeste le blé et l'avoine avec des fréquences variables. Quant à l'espèce *S. maydis*, elle a été prépondérante sur les feuilles de blé, dans la région de Jedeïda. Enfin, les deux espèces *M. dirhodum* et *S. graminum* ont été rarement rencontrées, ce qui pourrait s'expliquer soit par la précocité de leurs générations (les générations avaient déjà accompli leur cycle au moment de nos prospections), soit par les conditions climatiques (en forte chaleur, la majorité des céréales se fanent et atteignent le stade pâteux qui est un stade défavorable à la multiplication et à la persistance des aphides). Néanmoins, l'abstraction des facteurs dépressifs tels que la manque d'eau ou les maladies du système racinaire ou foliaire (RAATIKAINEN & TINNILA, 1961) explique les difficultés de prévenir le danger réel que représentent des populations faibles à moyennes de pucerons pour une culture donnée. Devant cette situation, l'agriculteur est appelé à faire l'économie de plusieurs traitements insecticides de routine ou d'assurance qui, dans la plupart des cas, se traduisent par des gains illusoire de rendements (REMAUDIÈRE *et al.*, 1976). Afin que la lutte contre les pucerons soit un investissement rentable, il serait intéressant de faire varier les stratégies d'application des insecticides en fonction des localités et des espèces de l'insecte.

Ainsi, la région de Jedeïda a été la plus touchée par les dégâts aphidiens notamment ceux causés par *S. avenae* et *S. maydis*. Ceci nous a amené à réaliser une étude toxicologique sur les individus de ces deux espèces provenant de cette région.

Les résultats de ces tests ont montré des inflexions importantes dans l'allure des courbes de réponses doses-mortalité des deux espèces exposées à des doses croissantes de cyperméthrine (Pyréthriinoïdes). Ces résultats sont analogues à ceux obtenus dans des études similaires menées sur les moustiques *Culex pipiens* (BEN CHEIKH *et al.*, 1998). L'inflexion observée est attribuée à l'hétérogénéité phénotypique des individus étudiés vis-à-vis de la même famille des Pyréthriinoïdes (BEN CHEIKH *et al.*, 1998 ; RAYMOND *et al.*, 2001 ; WEILL *et al.*, 2002).

Par ailleurs, le parallélisme constaté lors de l'analyse conjointe du comportement des deux espèces à la cyperméthrine est également analogue à celui rapporté chez *Culex pipiens* (BEN CHEIKH *et al.*, 1998). Ce parallélisme s'explique par la ressemblance au niveau de la réaction des deux espèces à l'insecticide.

Bulletin de la Société zoologique de France 133 (1-3)

En outre, nous avons noté de très faibles inflexions dans les allures de courbes des réponses doses-mortalité obtenues après exposition de l'espèce *S. maydis* à des doses croissantes de deltaméthrine et de pyrimicarbe séparément, ce qui dénote une homogénéité phénotypique des individus pour chaque insecticide. De tels résultats ont été rapportés lors de l'étude de la résistance de certaines populations de *Culex pipiens* testées au téméphos appartenant à la famille des Organophosphorés (BEN CHEIKH, 1999). Ceci a été attribué à l'homogénéité phénotypique des individus des populations étudiées.

L'ensemble des tests toxicologiques effectués nous permet de constater que certains individus de la population de *S. avenae* et de *S. maydis* présentent des phénotypes ayant des caractéristiques de résistance et que les individus de *S. maydis* sont beaucoup plus sensibles à la deltaméthrine qu'au pyrimicarbe.

Ces tests toxicologiques réalisés sur les espèces les plus denses de la région de Jedeïda nous permettent de conclure que la deltaméthrine est plus appropriée pour lutter contre les infestations de *S. maydis*. La lutte contre *S. avenae* nécessite de tester d'autres matières actives afin de pouvoir lui préconiser l'insecticide efficace. Ceci est d'autant plus recommandé car la diversité des espèces, des cultures et des situations géographiques empêche toute approche globale du problème (DELORME, 1993).

1. Laboratoire de Génétique Moléculaire, Immunologie et Biotechnologie,
Faculté des Sciences de Tunis, 2092 El-Manar Tunis, Tunisie.
2. Institut Supérieur de l'Animation pour la Jeunesse et la Culture,
Bir El Bey, Tunisie.

RÉFÉRENCES

- BEN CHEIKH, H., BEN ALI-HAOUAS, Z., MARQUINE, M. & PASTEUR, N. (1998).- Resistance to organophosphorus and pyrethroid insecticides in *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) from Tunisia (North Africa). *J. Med. Entomol.*, **35**, 251-260.
- BEN CHEIKH, H. (1999).- *Résistance aux insecticides chimiques chez Culex pipiens L. en Tunisie : répartition géographique et mécanismes génétiques* (Thèse de Doctorat d'État), 271 p.
- BLACKMAN, R.L. & EASTOP, V.H. (2000).- *Aphids on the world's crops. An identification guide*, Jhon Wiley & Sons [Second edition]. Wiley-interscience: Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, 414 p, 51.
- COMEAU, A. (1992).- La résistance aux pucerons : aspects théoriques et pratiques, in La lutte biologique. Boucherville (Canada), Éd. Gaëtan Morin, chap. 23, p. 433-449.
- DELORME, R. (1993).- La résistance aux insecticides et acaricides chez les Arthropodes phytophages en France. *Phytoma, la défense des végétaux*, **447**, 24-27.
- DELORME, R., LERROUX, P. & GAILLARDON, P. (2002).- Évolution des produits phytosanitaires à usage agricole : Les insecticides-acaricides. *Phytoma, La défense des végétaux*, **548**, 7-13.
- HAUBRUGE, E. & AMICHOT, M. (1998).- Les mécanismes responsables de la résistance aux insecticides chez les insectes et les acariens. *Agron. Soc. Environ.*, **2**, 161-174.
- HUMMEL, N.A., ZALOM, F.G., MIYAO, G.M., UNDERWOOD, N.C. & WILLALOBOS, A. (2004).- Potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), in tomatoes: plant canopy distribution and binomial sampling on processing tomatoes in California. *Entomological society of America*, **97**, 402-495.

Pucerons des céréales

- LECLANT, F. (1999).- *Les pucerons des plantes cultivées, clefs d'identification des grandes cultures*. ACTA, édition INRA, 64 p.
- RAATIKAINEN M. & TINNILA A. (1961).- Occurrence and control of aphids causing damage to cereals in Finland in 1959. *Publ. finn. State agric. Res. Board*, **183**, 1-127.
- RAYMOND, M., BERTICAT, C., WEILL, M., PASTEUR, N. & CHEVILLON, C. (2001).- Insecticide resistance in the mosquito *Culex pipiens*: what have we learned about adaptation? *Genetica*, **112/113**, 287-296.
- REMAUDIÈRE, G., DEDRYVER, C.A., LATGE, J.P., LECLANT, F., PAPIEROK, B & ROBERT, Y.(1976).- *Extrait de la Défense des Végétaux*, **178**, 1-8.
- SAUVION, N. (1995).- *Effet et mode d'action de deux lectines à mannose sur le puceron de pois, Acyrthosiphon pisum (Harris). Potentiel d'utilisation des lectines végétales dans une stratégie de création de plantes transgéniques résistante aux pucerons* (Thèse de Doctorat), 333 p.
- STOETZEL, M.B & MILLER, G.L. (2001).- Aerial feeding aphids of corn in the United States with referenceto the root-feeding *Aphis maidiradicis* (Homoptera: Aphididae). *Florida Entomologist*, **84**, 83-98.
- WEILL, M., FORT, P., BERTHOMIEU, A., DUBOIS, M.P., PASTEUR, N. & RAYMOND, M. (2002).- A novel acetylcholinesterase gene in mosquitoes codes for the insecticide target and is non-homologous to the ace gene in *Drosophila*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **269**, 2007-2016.

(reçu le 06/02/07 ; accepté le 23/05/07)

