

**Evaluation de l'efficacité d'une stratégie de lutte alternative sur
les ravageurs et auxiliaires de la culture de blé dans l'Est de la
Chine**

THIRY NICOLAS

TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE

MASTER BIOINGENIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES

ANNEE ACADEMIQUE 2016-2017

PROMOTEUR: F. FRANCIS

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique¹ de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

¹ Dans ce cas, l'autorité académique est représentée par le(s) promoteur(s) membre du personnel(s) enseignant de GxABT

**Evaluation de l'efficacité d'une stratégie de lutte alternative sur
les ravageurs et auxiliaires de la culture de blé dans l'Est de la
Chine**

THIRY NICOLAS

TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRESENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE

MASTER BIOINGENIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES

ANNEE ACADEMIQUE 2016-2017

PROMOTEUR: F. FRANCIS

Le voyage réalisé dans le cadre du présent travail a été rendu possible grâce au soutien financier du Fonds de mobilité de l'ULG.

Remerciements

Voici que s'achève de longues années d'études marquées par d'innombrables souvenirs plus inoubliables les uns que les autres mais qui auront également été semées d'embûches. Je tiens donc à remercier les personnes m'ayant accompagné et aidé de près ou de loin tout au long de ce parcours ainsi que celles ayant contribué à l'élaboration de mon TFE.

Je commencerais tout d'abord par remercier mon promoteur Frédéric Francis grâce à qui ce TFE a pu voir le jour. Son expertise, ses personnes de contact et ses conseils m'ont permis d'être dans les meilleures conditions possibles en Chine. Je remercie également Emilie et Laurent pour leur suivi continu, leur relecture avisée et leur aide précieuse qui ont sans aucun doute rendu ce travail meilleur. Mes remerciements s'adressent aussi au Professeur Liu Yong dont l'hospitalité et l'aide en Chine fût particulièrement appréciée.

Je tiens à adresser mes remerciements à toute l'équipe étudiante chinoise qui nous a accompagnés et aidés que cela soit pour notre mémoire ou pour la vie sur et en dehors du campus. Xie Xie donc à Bao, Wangkang et Maize pour votre gentillesse, votre disponibilité et votre bonne humeur de tous les jours. Merci à tous les Chinois rencontrés chaque jours et dont je ne saurais me souvenir le nom, vous resterez dans mes souvenirs. Merci à nos amis allemands Simon, Mark et Stéphanie pour avoir partagé des moments agréables en votre compagnie.

Un très chaleureux remerciement est adressé à Antoine qui a toujours su m'accorder du temps pour me conseiller sur mes expériences et me sauver dans mes analyses statistiques. Dans la même optique, je remercie Thomas et Gwendoline pour leur aide avisée qui m'ont permis d'avancer efficacement dans mon travail. Merci à toi Margot pour ta relecture et tes corrections précieuses.

Qu'aurait été ce voyage sans mes compagnons d'aventure ? Merci à toi Antho, merci à toi Rémy pour avoir partagé tous ces nombreux moments en Chine. Qu'ils aient été beaux ou difficiles, ils valaient tous la peine d'être vécus.

Qu'aurait été mes études sans mes amis de guindailles, mes amis de galères, mes amis de tous les jours ? Je remercie ainsi le groupe des Guinsseux avec Andrea, Guillaume, Florent, Laurent, Anthony, Rémy et Mathieu ainsi que tous ceux que j'ai côtoyé à Gembloux pour avoir fait de ces années les plus belles de ma jeune existence.

Je finirais par dire un profond et affectueux merci à ma famille qui aura toujours été présente pour me soutenir quoiqu'il arrive. Papa, Maman, Amé, Sim, vous faites entièrement partie de cette réussite. Merci à toi Papa pour ta relecture.

Résumé

De nos jours, les pesticides sont encore utilisés en grande quantité en agriculture et la Chine en est un parfait exemple. Afin de limiter et réduire les dangers sur l'environnement ainsi que sur la santé humaine, des solutions alternatives sont recherchées. C'est dans cette optique de lutte intégrée que s'inscrit cette présente étude. Elle vise à étudier les effets de molécules sémi-chimiques et élicitrices sur les ennemis naturels du puceron mais également sur les espèces ravageuses du froment d'hiver autre que celui-ci. Elle consiste, dans un premier temps, en des essais comportementaux réalisés en laboratoire sur l'espèce de coccinelle *H. axyridis* et sur l'espèce de syrphe *E. balteatus* avec comme dispositif expérimental respectivement un olfactomètre et une cage de vol. La substance sémi-chimique népétalactone et l'éliciteur Hrip1 n'ont montré aucune différence significative face au témoin. Ce premier a cependant montré des tendances à attirer la coccinelle et à activer le comportement de ponte des syrphes à une concentration de 400 ng/ μl^{-1} . Les plantules de froment traitées à l'Hrip1 ont, quant à elles, eu uniquement des effets sur cette première pour une concentration de 60 $\mu\text{g}.\text{ml}^{-1}$. La coccinelle semble également favoriser le choix de la népétalactone face à des plantules de pucerons à l'inverse des syrphes qui, eux, pondent préférentiellement sur ces plantules. La seconde partie de cette étude se déroule en conditions réelles sur un champ expérimental de froment dans l'Est de la Chine. Des récoltes d'insectes et des observations in situ ont été effectuées à raison d'une fois par semaine entre le 21 avril et le 2 juin 2017. Les formulations élicitrices Peat1, *B. amyloliquefaciens*, les formulations sémi-chimiques salicylate de méthyle, népétalactone ainsi qu'une combinaison Peat1/salicylate de méthyle ont été testées sur les prédateurs aphidiphages, les parasitoïdes et les ravageurs du froment (excepté le puceron). Aucun des traitements n'a présenté un plus grand nombre de prédateurs que le témoin. Le nombre de momies présentent dans les parcelles népétalactone et salicylate de méthyle est significativement différent et supérieur au témoin. Excepté pour le traitement Peat1, les ravageurs piégés sont dénombrés en plus grand nombre dans les pièges traités que le témoin. Aucune maladie n'a été observée sur les parcelles.

Mots-clés : sémi-chimiques, éliciteurs, prédateurs aphidiphages, ravageurs, froment, lutte intégrée.

Abstract

Nowadays, pesticides are still used in big quantity in agriculture and China is a perfect example. To limit and to reduce danger on environment as well as on human health, alternative solutions are searched. It is from this perspective of Integrated Pest Management (IPM) that registers this present study. It studies the effects of semiochemical molecules and elicitor molecules on natural enemies of the aphids but also on other pests of winter wheat (except aphids). Firstly, it consists of behavioural trials accomplished in laboratory on the specie of ladybird *H. axyridis* and on the specie of hoverfly *E. balteatus* with a experimental device that is respectively an olfactometer and a cage. No significant difference appeared for these products facing the witness. However, the nepetalactone semiochemical molecule showed tendencies to attract ladybird and to activate the oviposition of hoverfly with a concentration of 400 ng/ μl^{-1} . The winter wheat treated with Hrip1 had effects only on this first one with a concentration of 60 $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$. The ladybirds seems also favoured the choice of the nepetalactone facing winter wheat infested of aphids contrary to hoverflies who prefer to lay on these second choices. The second part of this study takes place in real conditions on an experimental field of winter wheat in the East of China. Harvest of insects and in situ observations were performed at the rate of once time per week between April 21st and June 2nd 2017. Elicitor formulations as Peat1, *B. amyloliquefaciens*, semiochemical formulations as methyl salicylat, nepetalactone and a combination Peat1/Methyl salicylat were tested on the aphidiphageous predators, parasitoids and pests of winter wheat (except aphids). None of the treatments has a bigger number of predators than the witness. The number of mummies in nepetalactone and methyl salicylat plots significantly differs and is superior to the witness. Excepted for the treatment Peat1, pests of wheat are counted in bigger number in treated traps than the witness. No disease was noticed on plots.

Keywords : semiochemical, elicitor, aphidiphageous predators, pests, wheat, IPM.

Liste des abréviations

- WDV : Wheat Dwarf Virus
- PAMPs : Pathogen-Associated Molecular Patterns
- DAMPs : Damage-Associated Molecular Patterns
- MAMPs : Microbe-Associated Molecular Patterns
- RH : réaction d'hypersensibilité
- RLA : Résistance Locale Acquise
- RSA : Résistance Systémique Acquise
- RSI : Résistance Systémique Induite
- PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria
- FAO : Forme Active de l'Oxygène
- AJ : Acide Jasmonique
- AS : Acide Salicylique
- ET : Ethylène
- IPs : Inhibiteurs de Protéases
- SDN : Stimulateurs de Défenses Naturelles
- TMV : Tobacco Mosaic Virus
- SM : Salicylate de Méthyle
- PTFE : Polytétrafluoroéthylène
- GxABT : Gembloux Agro-Bio Tech

Table des matières

Remerciements	ii
Résumé	iii
Abstract	iv
Liste des abréviations	v
Table des matières	vi
Table des figures	x
Table des tableaux	xiii
Introduction	1
Bibliographie	2
1. Contexte et importance de l'agriculture dans la province du Shandong	2
2. Les insectes ravageurs du blé	4
2.1 Les pucerons.....	4
2.1.1 Généralités.....	4
2.1.2 Cycle biologique.....	4
2.1.3 La problématique du puceron.....	4
2.1.4 Le puceron et le froment.....	5
2.2 Autres insectes ravageurs du blé.....	6
3. Méthode de lutte intégrée contre les ravageurs des cultures	9
3.1 Principe.....	9
3.2 Application.....	9
4. Les insectes auxiliaires aphidiphages	10
4.1 La coccinelle.....	11

4.2	Le syrpe	12
4.3	La chrysope.....	13
4.4	Les parasitoïdes.....	13
4.5	Autres familles d'Arthropodes prédateurs aphidiophages.....	14
5.	Les substances sémiochimiques	16
5.1	Les substances sémiochimiques en lutte intégrée	17
5.2	Les phéromones sexuelles	17
5.2.1	La népétalactone.....	17
5.3	Le salicylate de méthyle.....	19
6.	Système immunitaire chez la plante	20
6.1	La défense constitutive.....	20
6.2	La défense induite	20
6.2.1	Les éliciteurs.....	21
6.2.2	Les 3 types de résistance induite chez les plantes	23
6.2.2.1	Perception et transduction du signal de reconnaissance.....	25
6.2.2.2	Réactions de défense.....	26
6.3	Les SDN	27
6.3.1	<i>Alternaria tenuissima</i> Wilthire.....	27
6.3.2	PeaT1	28
6.3.3	Hrip1.....	28
6.3.4	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> Fukomoto	28
7.	Conclusions	29
	Objectifs du travail.....	30
	Partie expérimentale.....	31
1.	Matériel et méthodes.....	31
1.1	Matériel pour la manipulation 1	31
1.1.1	Froment	31
1.1.2	Puceron.....	31
1.1.3	<i>Harmonia axyridis</i>	31
1.1.4	Hrip1.....	32

1.1.5	Népétalactone	32
1.2	Méthodologie pour la manipulation 1	32
1.2.1	Protocole.....	32
1.2.2	Méthode d'analyses statistiques	34
1.3	Matériel pour la manipulation 2	35
1.3.1	<i>Episyrphus balteatus</i>	35
1.4	Méthodologie pour la manipulation 2	35
1.4.1	Protocole.....	35
1.4.2	Méthode d'analyses statistiques	36
1.5	Essai en champ	37
1.5.1	La népétalactone.....	37
1.5.2	Le salicylate de méthyle.....	37
1.5.3	La formulation élicitrice Peat1.....	37
1.5.4	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	38
1.5.5	Le froment	39
1.5.6	Parcelle expérimentale en champ.....	39
1.5.7	Application des traitements	41
1.5.8	Récolte et identification des insectes.....	42
1.5.9	Observations directes.....	42
1.5.10	Recensement des maladies sur froment	43
1.5.11	Méthode d'analyses statistiques.....	43
2.	Résultats et discussions	44
2.1	Résultats de la manipulation 1.....	44
2.1.1	Taux de réponse des coccinelles selon les sources d'odeurs	44
2.1.2	Réponses comportementales des coccinelles selon les sources d'odeurs testées	44
2.2	Discussion de la manipulation 1.....	46
2.3	Résultats de la manipulation 2.....	47
2.4	Discussion de la manipulation 2.....	51
2.5	Résultats des essais en champ	52
2.5.1	Prédateurs aphidiphages	54
2.5.1.1	Données au champ.....	54
2.5.1.2	Données des pièges.....	54
2.5.2	Parasitoïdes et momies	56

2.5.2.1	Données au champ.....	56
2.5.2.2	Données des pièges.....	58
2.5.3	Ravageurs du froment.....	58
2.5.3.1	Données au champ.....	58
2.5.3.2	Données des pièges.....	58
2.5.4	Evolution de la diversité des insectes observés en champ sur l'ensemble de la saison culturale	59
2.5.5	Evolution de la diversité des insectes piégés sur l'ensemble de la saison culturale.....	60
2.5.6	Effets des traitements sur les espèces H. axyridis et E. balteatus	63
2.5.7	Recensement des maladies sur froment	64
2.6	Discussion des essais en champ	65
Conclusions générales et perspectives		69
Références bibliographiques		xvii
Annexes.....		xxviii

Table des figures

Figure 1. Province du Shandong dans l'Est de la Chine (en bleu sur la carte de la Chine en bas à droite) (Ferrand, 2015).....	3
Figure 2. Enantiomères népétalactone (Boullis & Verheggen, 2016).	18
Figure 3. Enantiomères népétalactol (Boullis & Verheggen, 2016).....	18
Figure 4. Ratio des phéromones sexuelles (népétalactone I-V et népétalactol II-VI) relâchées par les pucerons femelles ovipares (Boullis & Verheggen, 2016).....	18
Figure 5. Principales familles d'éliciteurs généraux (Benhamou & Rey, 2012).	22
Figure 6. Les éliciteurs généraux (A) et spécifiques (B) (Henry et al., 2012).	23
Figure 7. Résistance localisée (A) et systémique (B) (Henry et al., 2012).	24
Figure 8. Plantules de froment avec diffuseur de népétalactone.....	33
Figure 9. Olfactomètre à 4 voies (les voies Nord et Sud sont bouchées) avec les 3 zones A, N, B.....	34
Figure 10. Cuve de verre avec les plantules de froment.	34
Figure 11. Dispositif expérimental avec les 3 zones A, N, B.....	36
Figure 12. Formulation élicitrice Peat1.....	38
Figure 13. Champ expérimental.....	40
Figure 14. Carré de 3 x 3 mètres au sein d'une parcelle de Hrip1.	41
Figure 15. Piège jaune avec bouteille en plastique protectrice.	42
Figure 16. Taux de réponse et nombre de coccinelles testées selon les genres et en fonction des différentes sources d'odeurs. PN : Plantules avec Népétalactone. PT : Plantules Témoin. PIP : Plantules Infestées de Pucerons.	44
Figure 17. Choix de réponse des coccinelles face aux sources d'odeurs testées : PN VS PT. Le symbole ♀ représente les coccinelles femelles tandis que ♂ correspond aux mâles.	45

Figure 18. Choix de réponse des coccinelles face aux sources d'odeurs testées : PH VS PT. Le symbole ♀ représente les coccinelles femelles tandis que ♂ correspond aux mâles.	45
Figure 19. Choix de réponse des coccinelles face aux sources d'odeurs testées : PN VS PIP. Le symbole ♀ représente les coccinelles femelles tandis que ♂ correspond aux mâles.	46
Figure 20. Temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement en fonction du traitement du test PN vs PT. Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne.	48
Figure 21. Temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement en fonction du traitement du test PH vs PT. Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne.	49
Figure 22. Temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement en fonction du traitement du test PN vs PIP. Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne.	50
Figure 23. Nombre moyen d'œufs par traitement pour les tests A) PN vs PT et B) PN vs PIP. Les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne.	50
Figure 24. Nombre moyen d'œufs par traitement pour les tests A) PN vs PT et B) PN vs PIP. Les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne.	51
Figure 25. Nombre moyen de prédateurs par parcelle en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	54
Figure 26. Nombre moyen de prédateurs par piège durant la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	55
Figure 27. Nombre moyen de prédateurs par piège en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	56
Figure 28. Nombre moyen de momies par parcelle durant la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	57
Figure 29. Nombre moyen de momies par parcelle en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	57
Figure 30. Nombre moyen de parasitoïdes par piège en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	58
Figure 31. Nombre moyen de ravageurs par piège en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	59

Figure 32. Proportion relative (%) et nombre (inscrit sur les bâtonnets) d'insectes émergés (parasitoïdes et hyperparasitoïdes) et non-émergés à partir des momies collectées dans le champ en fonction des dates.	60
Figure 33. Proportion relative des espèces de coccinelles et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.	61
Figure 34. Proportion relative des espèces de syrphes et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.	62
Figure 35. Proportion relative des espèces de Braconidae et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.	63
Figure 36. Nombre moyen de coccinelles <i>H. axyridis</i> par piège en fonction des traitements sur l'ensemble de la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	64
Figure 37. Nombre moyen de syrphes <i>E. balteatus</i> par piège en fonction des traitements sur l'ensemble de la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne.	64
Figure 38. Proportion relative des espèces d'Aphelinidae et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.	xxx
Figure 39. Nombre moyen par semaine des pucerons observés sur les talles. C - contrôle, SM - salicylate de méthyle, N - nepetalactone, Ba - <i>Bacillus amiloliquefaciens</i> et la courbe noire représente le nombre moyen de pucerons par parcelle tous traitements confondus (Roman, 2017).	xxx
Figure 40. Nombre moyen par semaine et par parcelle des pucerons observés sur les talles. C – contrôle, SM – salicylate de méthyle, N – nepetalactone, Ba – <i>Bacillus amiloliquefaciens</i> (Roman, 2017).	xxxii
Figure 41. Nombre moyen par semaine des pucerons identifiés dans les pièges jaunes C - contrôle, SM - salicylate de méthyle, N - nepetalactone, Ba - <i>Bacillus amiloliquefaciens</i> et la courbe noire représente le nombre moyen de pucerons tous traitements confondus. (Roman, 2017).	xxxii
Figure 42. Proportion relative des espèces de ravageurs et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.	xxxiii

Table des tableaux

Tableau 1. Nombre moyen d'insectes aphidiphages et ravageurs du froment sur l'ensemble du champ pour la saison culturale.....	53
Tableau 2. P-valeurs des différents choix réalisés par les coccinelles entre chaque traitement selon la modalité.	xxviii
Tableau 3. P-valeurs des comportements respectifs des syrphes entre les traitements selon le test ainsi que du nombre d'œufs pondus en fonction du traitement.	xxviii
Tableau 4. Nombre total d'insectes aphidiphages et ravageurs du froment sur l'ensemble du champ pour la saison culturale.....	xxix

Introduction

Après la Première Guerre mondiale, nombreux sont les pays à avoir autorisé et appliqué de façon massive des pesticides sur leurs cultures dans le but d'améliorer les rendements et obtenir une sécurité alimentaire. Malheureusement, cette course à la production de masse s'est très souvent réalisée aux dépens de l'environnement et parfois même de la santé humaine. Aujourd'hui, la prise de conscience que représentent les dangers pas toujours connus de ces produits nous pousse à trouver des solutions alternatives.

Le 21 octobre 2009, la Directive 2009/128/CE sur la lutte intégrée du Parlement européen et du Conseil instaure un cadre d'action communautaire afin de rendre compatible l'emploi des pesticides avec le développement durable. Ainsi, les agriculteurs européens sont tenus de n'utiliser ces produits qu'en dernier recours. Toutes actions préventives et alternatives étant encouragées.

La Chine, pays en voie de développement, fait face à de nombreux problèmes démographiques qui exercent une haute pression sur les terres agricoles comme par exemple par la réduction de leurs surfaces. Malgré une forte utilisation de pesticides, ce pays tente d'instaurer un système agricole novateur à travers l'utilisation de produits biologiques.

C'est dans cette optique de lutte intégrée et en collaboration avec la Shandong Agricultural University que la présente étude a vu le jour. Ce travail consiste, à travers des expérimentations en laboratoire menées à l'Université de Gembloux Agro-Bio Tech et des essais sur champ de froment en Chine, à tester différentes molécules d'origine naturelle telles que les sémiochimiques et les éliciteurs. Leurs effets sont observés sur les ennemis naturels des pucerons, ces derniers étant connus pour être de grands ravageurs des céréales, mais également sur d'autres bio-agresseurs du froment.

Bibliographie

1. Contexte et importance de l'agriculture dans la province du Shandong

De nos jours, la Chine fait continuellement face à un problème majeur de sécurité alimentaire dû à une population considérable et toujours croissante de presque 1.4 milliards d'habitants. A ce problème démographique s'ajoute les pertes, à un taux affolant, des terres arables au profit de l'urbanisation. En 2008, les terres arables recouvraient 121.7 Mha du territoire chinois, c'est 6.5 % de moins qu'en 1996. Le développement socio-économique ainsi que les changements de régime alimentaire sont également responsables de cette demande croissante alimentaire (Chen, 2007 ; Lu & Fan, 2013).

Pour subvenir aux besoins du pays, le froment d'hiver (*Triticum aestivum* L.) est cultivé en grande quantité et de façon intensive. En 2014, c'est 126 millions de tonnes de blé qui ont été produites en Chine, ce qui représente 19 % de la production totale de l'ensemble des différentes cultures alimentaires principales à savoir le riz, le blé, le maïs, le soja et les pommes de terre (Lu & Fan, 2013 ; FAO, 2017).

La province du Shandong est localisée sur la côte Est de la Chine et couvre une surface de 157 000 km² avec une population avoisinant les 96 millions d'habitants ce qui en fait la deuxième province la plus peuplée de Chine (Figure 1). Grâce à sa localisation géographique, l'abondance de ses ressources alimentaires et énergétiques, cette province joue un rôle majeur dans le développement économique de la Chine. En effet, elle y est caractérisée comme la province la plus importante en termes de production agricole et est couramment connue sous le nom de "grenier" de la Chine. En 2011, les exports de céréales ont atteint 44,3 millions de tonnes et cela avec une croissance annuelle depuis près de 9 ans. Les cultures portent principalement sur les céréales telles que le blé mais aussi les fruits, les légumes, le coton et le tabac (Siau et al., 2014).



Figure 1. Province du Shandong dans l'Est de la Chine (en bleu sur la carte de la Chine en bas à droite) (Ferrand, 2015).

Dans cette région, les pratiques agricoles traditionnelles comme l'application de fumier, le compostage, le paillage, les rotations, le nivellement, la fertilisation avec les boues des rivières et canaux sont de moins en moins appliquées. En effet, au cours des trois dernières décennies, les techniques de production ont considérablement changé dans le but d'obtenir de meilleurs rendements et se tournent désormais vers les intrants de synthèse à l'instar des pays occidentaux. A l'heure actuelle, la production dans cette région dépend fortement de l'irrigation et de l'application d'engrais minéraux et pesticides (Zhen et al., 2005 ; Lu & Fan, 2013).

L'utilisation excessive de ces intrants a conduit à une dégradation des terres mais a également eu des conséquences négatives sur l'environnement. En effet, les ressources en eau souterraine ont considérablement diminué en raison de l'irrigation, entraînant l'affaissement des sols. De plus, la perte de ces derniers due à l'érosion diminue le potentiel de production de certains sites agricoles. La quantité de matière organique du sol s'est également fortement affaiblie rendant les sols pauvres et fragiles. Quant aux engrais minéraux et pesticides, ils ont fortement pollué les cultures, sols et eaux souterraines (Ye et al., 2002 ; Zhen et al., 2005).

L'utilisation excessive de pesticides est donc une des raisons pour laquelle il est aujourd'hui nécessaire et impératif de rechercher et d'utiliser des méthodes alternatives tout en atteignant les objectifs préétablis en termes de quantité et qualité mais également en préservant l'environnement.

2. Les insectes ravageurs du blé

2.1 Les pucerons

2.1.1 Généralités

Les pucerons sont des insectes faisant partie de l'ordre des *Hemiptera* et à la super-famille des *Aphidoidea*. De nos jours la plupart des espèces sont localisées dans les régions tempérées (900 en Europe) dont pas moins de 250 sont recensées comme ravageuses des cultures. Les pucerons sont de petites tailles (2 à 4 mm), ils possèdent des téguments mous avec un corps de forme ovale et plat. Leur rostre est ventral et prolonge la tête. Leurs antennes ont une longueur relativement variable pouvant comporter 3 à 6 articles et sont ancrées sur leurs fronts. Ils possèdent également des organes sensoriels situés sur les antennes et appelés rhinaries. Ces organes leur sont propres et leur nombre varie en fonction des espèces (Hullé et al., 1999 ; Fraval, 2006).

La faculté des pucerons à se reproduire et à se disperser, en plus de leur capacité à transmettre des virus aux plantes, les classent parmi les ravageurs les plus dangereux des cultures (Hullé et al., 1999a ; Dedryver et al., 2010).

2.1.2 Cycle biologique

Chez le puceron, deux stratégies différentes existent pour faire perdurer l'espèce et passer l'hiver. La première est la production d'œufs en automne par des femelles qui ont été accouplées sexuellement avec un mâle. Ces œufs produits sont fortement résistants aux basses températures hivernales et sont capables de rester en diapause durant 2 à 3 mois pour ainsi éclore au printemps lorsque les conditions sont optimales. Les espèces de pucerons capables de pondre ces œufs sont dites holocycliques. La seconde stratégie consiste en la persistance des femelles vivipares parthénogénétiques. Lorsque les conditions hivernales sont clémentes et permettent la survie des formes parthénogénétiques, cette stratégie est favorisée car les individus se reproduisent continuellement et augmentent ainsi leur nombre. Les espèces parthénogénétiques sont quant à elles qualifiées d'anholocycliques. Ces stratégies sont définies par contrôle génétique mais sont également modulées par les facteurs environnementaux tels que la photopériode ou la température (Dedryver et al., 1998 ; Williams et al., 2007).

2.1.3 La problématique du puceron

Les pucerons causent des dommages considérables aux cultures et cela peut notamment s'expliquer par leurs biologiques, leurs diversités ou encore leurs hautes capacités d'adaptation à un environnement. Bien que leur aptitude au vol soit mauvaise et maladroite, les pucerons utilisent les vents

pour se répandre de façon efficace. De ce fait, la tendance à la dispersion est une adaptation qui a permis aux pucerons d'augmenter leurs chances de survie dans l'espace et de faire partie des meilleurs insectes colonisateurs (Lascaux, 2010 ; Dixon & Howard, 2012).

Les pucerons provoquent à la fois des effets directs et indirects sur la santé des plantes. Les premiers sont notamment causés par le fait que les pucerons se nourrissent exclusivement de la sève des plantes. Ils utilisent leurs pièces buccales appelées stylets afin de percer les tissus des végétaux jusqu'aux vaisseaux phloémiens et en aspirent ainsi la sève élaborée. Ce détournement de nutriments a pour effet d'affaiblir la croissance et la reproduction de la plante. De plus, la salive des pucerons contient des composés pouvant être phytotoxiques et responsables de décoloration, de déformation des feuilles ou encore de nécroses. Dans d'autres cas, la multiplication des cellules autour du site de piqûre peut être fortement perturbée, menant à une prolifération tissulaire de la plante et l'apparition de gale. Ces gales ont un rôle important dans la biologie des pucerons car elles sont sources de nutriments et elles maintiennent un microclimat favorable autour de la colonie (Rabbinge et al., 1981 ; Giordanengo et al., 2007 ; Dedryver et al., 2010 ; Calatayud & Le Ru, 2013).

Quant aux effets indirects, ils peuvent être dus à une excrétion sucrée rejetée par les pucerons et appelée miellat. Celui-ci est capable de recouvrir une large zone de l'épiderme des plantes ce qui a pour conséquence d'entraver la photosynthèse et de promouvoir la sénescence du végétal. De plus, le miellat est un milieu idéal au développement de champignons saprophytiques qui provoquent également des effets négatifs sur la photosynthèse. Finalement, près de 50 % des virus transmis aux plantes par les insectes sont véhiculés par des pucerons. Les dommages sont généralement des perturbations physiologiques chez l'hôte avec des conséquences assez variables. En effet, les virus peuvent n'engendrer aucun symptôme comme ils peuvent anéantir très rapidement l'entièreté de la plante. Cela s'explique par la sévérité de la souche virale inoculée (Rabbinge et al., 1981 ; Dedryver et al., 2010).

2.1.4 Le puceron et le froment

Il est très difficile d'évaluer avec précision l'évaluation des pertes économiques potentielles dues aux pucerons. D'abord en raison de la variation interannuelle de la taille des populations. Ensuite, la diversité des cultures et les conditions environnementales jouent également un rôle prépondérant dans l'activité des pucerons. Cependant, les pertes de rendement peuvent atteindre 35 à 40 % lorsqu'un seuil de 15 pucerons par plant de céréales est relevé (Kieckhefer & Gellner, 1992 ; Blackman et al., 2007).

Par ailleurs, en culture céréalière, la matière sèche des grains est formée à plus de 90 % après la floraison et le rendement dépend de la durée de la photosynthèse et de la taille de la surface foliaire concernée en plus de facteurs environnementaux tels que la radiation, la température et le taux d'humidité du sol. En Europe de l'Ouest, l'espèce de puceron *Sitobion avenae* Fabricius, dont la

population est la plus représentée en céréales, atteint son pic après cette floraison. Des études ont démontré que durant cette phase, les pucerons provoquaient uniquement une diminution du poids moyen des grains et n'influençaient pas le nombre de grains par épis ou de plants par surface (Vereijken, 1979).

2.2 Autres insectes ravageurs du blé

De nombreux insectes ont été décrits sur le blé à l'échelle mondiale. Bien que les dommages causés par la plupart de ces insectes soient insignifiants ou limités à des zones isolées, certains ravageurs phytophages peuvent infliger des pertes alimentaires ainsi que des chutes de rendement considérables. Par ailleurs, d'autres ravageurs sont de simples opportunistes ou ont un régime polyphage et ne ciblent pas spécifiquement le blé. Les insectes broyeur se nourrissant de blé ne causent habituellement pas de dégâts majeurs directs dans la culture, à moins que les populations n'atteignent des niveaux très élevés (Duveiller et al., 2007).

Les principaux ravageurs potentiellement présents dans la province du Shandong en Chine sont :

- **Les cécidomyies** : ces petites mouches graciles appartiennent à la famille des Cecidomyiidae (Diptères) et sont inféodées aux plantes de la famille des Poaceae. Parmi les espèces importantes en terme de nuisibilité, citons la cécidomyie jaune du blé (*Contarinia tritici* Kirby) et la cécidomyie orange du blé (*Sitodiplosis mosellana* Gehin), le changement de couleur se rapportant à leur abdomen. Leur taille est de 2 à 3 millimètres et elles possèdent des pattes longues et fines. Pour *S. mosellana*, l'adulte émerge d'une pupue enfuie à la surface du sol et va pondre ses oeufs dans les épis bien dégagés du blé. Les larves éclosent après environ 5 jours et vont se nourrir des grains de la culture pendant 3 à 4 semaines entraînant des dommages tels que la déformation du grain ou la perte de la faculté germinative. Lorsque les larves sont assez matures et que les conditions d'humidité sont suffisantes, elles rejoignent le sol où elles tisseront un cocon dans lequel elles passeront l'hiver sous diapause. Le principe est identique pour *C. tritici*, à la différence que les œufs sont pondus dans les fleurs et que les larves se nourrissent des étamines et des ovaires de la plante provoquant l'avortement de la fleur (Midge & Gehin, 1983).
- **Les cicadelles** : ces insectes piqueurs-suceurs (Hémiptères) comportent de nombreuses espèces qui peuvent causer de sérieux dégâts aux cultures. Les cicadelles rassemblent 2 super-familles à savoir les Cicadelloidea (Membracidae, Cercopidae, Cicadellidae) et les Fulgoroidea (Delphacidae, Issidae, Flatidae et Cixiidae). Ces insectes sont de petites tailles et sont capables de sauter ce qui leur permet de se mouvoir aisément. Ils se nourrissent en

ponctionnant les tiges et feuilles à l'aide de leurs pièces buccales composées d'un rostre et de stylets. Leur régime alimentaire est généralement restreint à un type de culture comme les Delphacidae ou les Cicadellidae qui sont spécialistes des graminées. Les dégâts provoqués par les cicadelles peuvent être directs et/ou indirects. Les premiers sont la conséquence du prélèvement de matière végétale que l'insecte effectue pour se nourrir et entraînent des décolorations, dessèchements, nécroses ou encore des dégâts plus globaux comme des malformations, des rabougrissements, des fanages du plant. Suivant l'espèce, les cicadelles ponctionnent ces composés dans le mésophyle, phloème ou xylème des plantes. Les dégâts indirects sont encore plus redoutables et sont provoqués par les toxines salivaires (appelées toxiémas) injectées dans la plante, des excréments liquides (le miellat) rejetés sur les organes végétaux ou encore par la transmission de viroses et mycoplasmoses entre plants sains et plants malades. Les symptômes sont représentés sous forme de jaunissement des feuilles, de nanisme, voire de disparition de pieds et de stérilité des épis. Par exemple, la maladie des pieds chétifs transmise par *Psammottetix alienus* Dahlbom vectrice du virus WDV (pour Wheat Dwarf Virus), est particulièrement nuisible et peut induire des chutes de rendement supérieures à 2000 tonnes/hectare (Della Giustina, 2002).

- **Les tordeuses de céréales et autres papillons** : l'ordre des Lépidoptères contient des familles comme par exemple les Tortricidae ou les Noctuidae qui peuvent engendrer des problèmes sur les cultures céréalières. Chez les cette première, *Cnephasia pumicana* Zeller ou plus communément appelée la tordeuse des céréales, est un petit papillon gris ayant une envergure de 16 à 18 millimètres. Les adultes apparaissent en juillet et les femelles déposent leurs œufs dans les écorces des arbres afin que ceux-ci passent l'hiver à l'abri. Au printemps, les larves rejoignent, grâce au vent, les cultures céréalières sur un fil de soie et commencent à s'alimenter en creusant des galeries dans le parenchyme des feuilles. Plus tard, elles rejoindront les feuilles hautes ce qui provoquera un pincement du limbe pour ensuite s'attaquer aux épis où elles se nymphoseront. Les dégâts sur tige et épis peuvent être préjudiciables. En effet, les tiges plus ou moins sectionnées interfèrent l'alimentation des épis provoquant la destruction des épillets, l'apparition d'épis blancs et l'atrophie des grains. Des espèces de Noctuidae tels que *Mythimna separata* Walker ou *Helicoverpa armigera* Hübner sont des ravageurs de plusieurs cultures céréalières en Asie et ailleurs dans le monde. Les pertes de rendement sont largement influencées par les dégâts occasionnés par les larves qui se nourrissent des feuilles et des grains (INRA, 1997 ; Patankar et al., 2001 ; Sharma et al., 2002 ; Cock et al., 2016).

- **La mouche grise des céréales** : cette mouche au corps gris clair et mesurant de 6 à 7 millimètres appartient à l'ordre des Diptères de la famille des Anthomyiidae. Cette famille comporte des ravageurs très importants dont *Delia coarctata* Fallen appelé plus communément mouche grise des céréales. Les œufs sont pondus en été dans le sol de préférence avec une texture émiettée et fine et sont prêts à éclore à partir de la mi-janvier. Les larves émergent et se déplacent jusqu'aux plants de graminées pour pénétrer dans leurs tiges et s'y développer en mineuse au niveau du bourgeon terminal. Au cours de leurs croissances, les larves peuvent endommager 5 à 6 talles et les détruire. Une fois leur cycle de développement terminé, les larves retournent dans le sol afin de s'y nymphoser. Les dégâts occasionnés sont d'abord marqués par un flétrissement des jeunes plantules pour ensuite passer par un jaunissement de la feuille centrale. L'intérieur de la tige est miné jusqu'au plateau de tallage. Cependant, le potentiel de rendement n'est entamé que si les attaques se produisent avant que la culture n'ait atteint le tallage. L'aire de répartition de cet insecte s'étend sur de nombreux continents comme l'Europe, l'Amérique du Nord ou encore l'Asie (INRA, 1997 ; Chavalle et al., 2014).
- **Les thrips** : les thrips sont des insectes minces et de petites tailles (0.5 à 5 mm) appartenant à l'ordre des Thysanoptères. Un grand nombre d'espèces s'attaquent aux plantes dont ils se nourrissent des feuilles, fruits, bourgeons, etc. en perforant les cellules végétales et en les vidant de leur contenu. Les dégâts sur les cultures peuvent être sérieux d'autant plus qu'ils ont la capacité d'être des vecteurs de maladies. *Haplothrips aculeatus* Fabricius, *Haplothrips tritici* Kurdjumov et *Limothrips cerealium* Haliday sont les espèces les plus dommageables sur le blé et l'orge à travers le monde (Fraval, 2006 ; Alavi et al., 2007).
- **L'acarien brun du blé** : *Petrobia latens* Muller est un ravageur qui n'agit que par temps sec. L'adulte est de couleur noire métallique, mesure environ 0.7 millimètres et appartient à l'ordre des Acari. Dans les cultures de blé et d'orge, *P. latens* se nourrit en suçant la sève des feuilles après avoir percé leurs cellules grâce à leur stylet. Il en résulte l'apparition de marbrures ou pointillés blancs qui peuvent augmenter en cas d'alimentation prolongée. Finalement, la feuille endommagée devient totalement brune et finit par mourir (Fenton, 1951 ; Henderson & Tilton, 1955).

3. Méthode de lutte intégrée contre les ravageurs des cultures

3.1 Principe

La lutte intégrée est définie par Pierre Ferron comme étant " un système de gestion des populations d'organismes nuisibles, en fonction de critères économiques, par l'intégration et non la juxtaposition de toutes les techniques connues aux facteurs naturels de régulation " (Ferron, 1999).

Dans un contexte d'agriculture durable, la lutte intégrée propose un plan de gestion composé d'étapes à suivre dans un ordre prioritaire croissant. La première approche consiste en la protection indirecte des plantes, c'est-à-dire l'utilisation maximale de mesures préventives. Cela peut se traduire par l'exploitation optimale des ressources naturelles, l'application de pratiques agricoles ne portant pas préjudice à l'agro-écosystème ou encore la protection et l'augmentation des antagonistes naturels. Deuxièmement, sur la base de systèmes de prévision, une décision d'appliquer ou non des moyens directs de protection sera évaluée. Si celle-ci s'avère justifiée, des actions curatives sont mises en place, qu'elles soient sélectives ou non. Les premières intègrent des actions biologiques ou biotechniques tandis que les secondes font intervenir, uniquement en dernier recours, l'utilisation de pesticides (Boller et al., 1998 ; Van Emden, 2007 ; Dedryver et al., 2010).

3.2 Application

Les différentes approches utilisées en lutte intégrée ne sont pas assez efficaces lorsqu'elles sont appliquées isolément. Il est donc nécessaire d'en combiner un maximum afin d'en améliorer le résultat.

Pour manipuler le comportement des ravageurs, l'utilisation de molécules sémiochimiques, de plantes hôtes résistantes ou de cultures pièges sont couramment employées. Pour réduire leurs populations, des insecticides sélectifs ou des agents de contrôle biologique sont également appliqués (Pickett et al., 1997)

Certaines molécules chimiques, principalement dérivées des plantes, sont utiles contre la colonisation et la prise de nourriture par les ravageurs. Certains de ces composés agissent également pour la réduction de la transmission de virus. Par exemple, le sesquiterpène polygodial, extrait de la renouée poivre d'eau, est capable de réduire de près de 70 % la transmission du virus Y par le puceron *Myzus persicae* Sulzer. Il en va de même pour les phéromones d'alarme comme le sesquiterpène (E)-B-

farnésène qui, couplé avec un pesticide de contact, a déjà prouvé son efficacité dans la réduction directe des populations aphidiennes (Pickett et al., 1997).

Dans le même registre d'application, le "push-pull" est une technique utilisant les molécules sémi-chimiques comme les phéromones d'alarme ou d'agrégation. Ces molécules sont déployées afin de repousser (push) les insectes ravageurs hors de la culture tout en permettant d'attirer les ennemis naturels dans la zone cible. Dans un même temps, les ravageurs sont attirés (pull) sur une culture piège où un agent de contrôle sélectif, comme par exemple un agent fongique pathogène, sera employé. A noter que l'environnement des champs (haies, bosquets, jachères, friches,...) joue un rôle important sur l'abondance de l'entomofaune dont certaines espèces fournissent des services écosystémiques avantageux tels que l'autorégulation des espèces ravageuses (Pickett et al., 1997 ; Colignon et al., 2000 ; Werling & Gratton, 2010).

Le système immunitaire des plantes est devenu relativement inefficace du fait des programmes d'amélioration génétique qui favorisent le haut rendement et la valeur nutritionnelle des cultures à son dépend. Il est cependant dès lors possible d'insérer des gènes de résistance en provenance d'autres plantes plus résistantes, souvent sauvages. D'après Hallahan et al., (1995), l'insertion du gène *Nepeta*, qui est produit par les plantes, a permis d'améliorer la production des cyclopentanoïdes des plantes cibles et d'ainsi augmenter la production du méthyl salicylate, composé impliqué dans le système immunitaire des plantes (Pickett et al., 1997 ; Dedryver et al., 2010 ; Cao et al., 2014 ; Cao et al., 2014).

En lutte intégrée, l'utilisation de la lutte chimique se fera en dernier recours et seulement si les seuils de pertes économiques sont dépassés. En effet, l'apparition de résistances toujours plus nombreuses chez les insectes ainsi que des spectres d'action néfastes sur les espèces auxiliaires bénéfiques aux cultures tendent à être prudents quant à leurs usages. Toutefois, les insecticides comme les organophosphorés, les carbamates, les pyréthrynoïdes ou les néonicotinoïdes sont les produits les plus couramment utilisés en cas de nécessité. Leur mode d'action repose principalement sur l'attaque du système nerveux provoquant généralement soit une excitation, soit une paralysie de l'insecte entraînant sa mort (Dewar, 2007 ; Dedryver et al., 2010).

4. Les insectes auxiliaires aphidiphages

Une large gamme d'organismes bénéfiques, incluant les insectes prédateurs et les guêpes parasitoïdes, aide à réguler les populations de pucerons. Les prédateurs se nourrissent de leurs proies et peuvent l'être durant le stade larvaire ou adulte mais également durant les deux. C'est notamment le cas chez la famille des Coccinellidae où l'adulte ainsi que la larve sont tous les deux prédateurs. Par ailleurs, dans d'autres familles comme les Syrphidae ou les Chrysopidae (excepté certains genres comme par

exemple *Chrysopa perla* L.), seule la larve est prédatrice. Les familles parasitoïdes telles que les Braconidae ou les Aphelinidae utilisent, quant à elles, les pucerons comme hôtes pour leurs larves entraînant à terme leurs morts (Wadhams et al., 1999 ; Völkl et al., 2007).

En général, l'impact des ennemis naturels et par conséquent, sa contribution potentielle à la réduction des dommages, dépend de plusieurs facteurs. Pour contribuer au contrôle, un insecte auxiliaire doit être efficace dans la localisation des espèces cibles et cela passe directement par la perception des différents signaux chimiques émis par les plantes infestées ou par les proies. Une fois la colonie de pucerons repérée, le potentiel de voracité du prédateur ou le potentiel de fécondité du parasitoïde joue un rôle déterminant sur le degré d'exploitation de cette colonie. D'autres critères interviennent comme la structure de la population, le comportement de recherche des proies et le degré de spécialisation (Schmidt et al., 2003 ; Völkl et al., 2007).

4.1 La coccinelle

La coccinelle est un coléoptère de la famille des Coccinellidae possédant des élytres durs recouvrant un corps convexe et coloré de taches, points ou bandes qui peuvent être utilisés par les prédateurs comme signaux de reconnaissance. Elle est retrouvée dans une large gamme d'habitats avec des espèces principalement carnivores mais qui peuvent également être de type phytophage ou fongivore. Par ailleurs, si la présence de nourriture est faible, les adultes ainsi que les larves peuvent adopter un comportement cannibale envers les autres individus de la même espèce. La plupart des coccinelles aphidiphages appartiennent à la sous-famille des Coccinellinae et Scymninae bien que d'autres sous-familles moins représentées existent. Grâce à leur visibilité considérable et à leur impact économique non négligeable sur les cultures, les coccinelles sont couramment utilisées en lutte biologique (Majerus, 2009) .

Leur fécondité varie fortement suivant les espèces, les femelles pouvant pondre de 100 à 1500 œufs sur l'entièreté de leur vie. Les œufs sont habituellement pondus en grappe, bien que certaines sous-familles des Scymninae puissent pondre des œufs isolés. Leur taux de croissance dépend également des espèces et est influencé par la température, la quantité consommée de nourriture et les espèces de proies disponibles. En région tempérée, la plupart des espèces sont univoltines ou bivoltines tandis que celles des régions tropicales sont généralement multivoltines. Souvent, les coccinelles hivernent en groupes importants sur des sites bien précis, ce qui leur permet de répondre très rapidement et précisément à la variation spatiale des pucerons au printemps suivant (Völkl et al., 2007 ; Finlayson et al., 2010).

Les larves et les adultes sont connus pour être de gros consommateurs de pucerons. Par exemple, en pleine croissance, les larves muent et augmentent leur taille rapidement leur permettant de consommer plus de cent pucerons par jour. La larve utilise sa mâchoire puissante pour percer la cuticule

du puceron et y injecter sa salive. Celle-ci va digérer l'intérieur du corps du puceron en un contenu semi-liquide qui pourra être sucé par la larve. Si cette dernière est assez grande, elle pourra consommer les parties solides restantes du puceron (Sullivan, 2008).

L'efficacité des coccinelles sur la réduction des populations est malgré tout controversée. D'une part, leur efficacité de recherche, leur haute voracité et leur capacité à trouver des sources alternatives de nourriture si les pucerons viennent à manquer font des coccinelles des prédateurs redoutables. D'un autre côté, le manque de synchronisation entre le pic de pucerons et de coccinelles ou le fait qu'il n'y ait qu'une ou deux générations par an limite l'efficacité des coccinelles dans la lutte biologique (Frazer et al., 1981 ; Völkl et al., 2007 ; Sullivan, 2008 ; Majerus, 2009).

4.2 Le syrphe

Les syrphes font partie d'une des plus grandes familles (Syrphidae) de l'ordre des Diptères. Les larves de plus ou moins un tiers des espèces, classifiées dans la sous-famille des Syrphinae, sont prédatrices des pucerons. Les adultes se nourrissent, eux, du pollen et nectar des fleurs qu'ils exploitent en journée. Les syrphes se retrouvent dans la totalité des habitats naturels à l'exception des eaux courantes et des zones d'eau libre sans végétation (Dor et al., 2011). Leurs abdomens sont souvent brillants colorés avec des bandes blanches ou jaunes contrastant avec un fond noir évoquant un mimétisme avec les guêpes (Völkl et al., 2007 ; Sullivan, 2008).

Les syrphes adultes sont caractérisés par une haute fécondité. En effet, chez l'espèce *Episyrphus balteatus* De Geer, le nombre moyen d'œufs pouvant être pondus durant l'entièreté de la vie de la femelle est compris entre deux mille et quatre mille cinq cents. Les œufs sont pondus isolément et proches (ou au sein même) d'une colonie de pucerons. Les larves éclosent après deux à cinq jours et se nourrissent presque immédiatement des pucerons situés aux alentours en perçant leurs cuticules puis en aspirant leur contenu. Durant leur période de croissance (3-4 semaines), les larves peuvent dévorer entre 400 et 900 pucerons. Après le stade nymphal, plusieurs semaines sont nécessaires pour atteindre le stade adulte. Les syrphes adultes ou les larves hivernent dans des zones abritées comme des écorces, des tas de feuilles ou de bois ou encore des vieux murs. Le taux de croissance varie en fonction des espèces et est influencé par les espèces de proies disponibles ainsi que par la température. Le choix du site d'oviposition peut être influencé par la structure des feuilles (verticalité privilégiée par rapport à l'horizontalité), leurs couleurs ou encore les différentes espèces de proies présentes. Plus encore, la perception des sémiochimiques émis par le miellat ou par les pucerons eux-mêmes privilégie le choix de ce site (Sadeghi & Gilbert, 2000 ; Völkl et al., 2007).

Les syrphes sont un antagoniste important des pucerons, particulièrement en céréale. Les effets les plus observables apparaissent lorsque les hauts niveaux de ponte se déroulent tôt afin qu'un grand

nombre de larves éclosent avant que les pucerons ne deviennent trop nombreux. Par ailleurs, les conditions climatiques ainsi que le manque de variétés de plantes fleuries (qui est source de nourriture aux syrphes adultes) à proximité ou à l'intérieur des cultures peuvent être des facteurs limitant leurs activités (Hemptinne et al., 1993 ; Völkl et al., 2007).

4.3 La chrysope

Les chrysope sont des prédateurs polyphages appartenant à l'ordre des Neuroptères qui compte deux principales familles aphidiphages : les Chrysopidae et les Hemerobiidae.

Les chrysope ont de larges ailes transparentes qui sont souvent légèrement colorées de vert ou de brun à l'image de l'ensemble du corps. La fécondité des espèces varie entre 150 et 600 œufs par femelle et semble être plus importante chez les Hemerobiidae. En région tempérée, la plupart des espèces sont multivoltines et entrent en diapause comme adultes, larves ou même prépupe. Généralement, les femelles pondent des œufs pédicellés afin de les protéger contre le cannibalisme ou les prédateurs. Ces œufs sont déposés à proximité des colonies de pucerons sur les tiges ou à la face ventrale des feuilles (Mignon, 2007 ; Völkl et al., 2007 ; Sullivan, 2008).

Chez les chrysope, autant les larves que les adultes sont considérées comme des prédateurs actifs. Les adultes se nourrissent également de nectar, pollen ou miellat. Ce dernier, à l'instar des phéromones sexuelles et d'alarmes des pucerons, joue aussi un rôle d'attractif vers les colonies aphidiennes. La voracité des larves dépend de la taille de celles-ci et de la température. Durant le stade larvaire, le nombre de pucerons consommés peut atteindre 250. Comme chez les syrphes, les larves de chrysope percent la cuticule des pucerons avec leurs pièces buccales de types broyeur afin de sucer leur contenu (Völkl et al., 2007).

4.4 Les parasitoïdes

La sous-famille des Aphidiinae (famille des Braconidae) et la famille des Aphelinidae appartiennent à l'ordre des Hyménoptères et sont considérées comme des endoparasitoïdes du puceron. Les femelles de ces insectes pondent un seul œuf à l'intérieur du puceron. Une fois la larve éclos, elle effectue l'entièreté de son cycle de développement à l'intérieur du corps du puceron en se nourrissant, dans un premier temps, de l'hémolymphe puis dans un second temps, des autres tissus. A la fin du développement larvaire, l'hôte est tuée et le parasitoïde tisse un cocon au sein du puceron ou en-dessous de celui-ci, ce qui a pour effet de le momifier (Völkl et al., 2007 ; Sullivan, 2008).

Avec plus de 50 genres et 600 espèces décrits, les Aphidiinae possèdent le plus grand nombre d'espèces parasitoïdes de pucerons. Leur corps est petit (2 à 3.5 mm) avec une coloration allant du noir

au brun pour les adultes. Les Braconidae sont caractérisés comme étant des idiobiontes, c'est-à-dire que le puceron est paralysé à l'aide d'un venin durant l'oviposition afin que les larves se nourrissent plus facilement de l'hôte dès lors devenu statique. Toutes les espèces sont solitaires et parmi une majorité de celles-ci, les femelles ont la capacité de déterminer le sexe de leur progéniture en contrôlant le relâchement de sperme. Les œufs fécondés donnant des femelles, les non-fécondés des mâles. Les femelles peuvent pondre entre 300 et 1800 œufs suivant la disponibilité des populations hôtes. Le choix des hôtes par les femelles est fonction de la taille de ceux-ci. En effet, plus le puceron est gros, plus il est de bonne qualité et donc susceptible d'accueillir un œuf. La plupart des espèces sont multivoltines et entrent en diapause suivant des facteurs abiotiques (température, photopériode) ou biotiques (hôtes et/ou plantes hôtes). Les adultes se nourrissent principalement du miellat des pucerons et du nectar des fleurs (Völkl et al., 2007 ; Resh & Cardé, 2009).

Les Aphelinidae sont également des insectes solitaires. Ils mesurent de 0.6 à 2 mm et la couleur de leur corps varie du jaune clair au marron foncé. Contrairement aux Aphidiinae, les femelles doivent se nourrir de l'hémolymphe des pucerons pour la maturation des œufs. Généralement, elles utilisent les hôtes de faible qualité pour se nourrir et laissent ceux de bonne qualité pour leurs progénitures. Elles peuvent pondre de 200 à 800 œufs au cours de leur vie. Les Aphelinidae sont des guêpes de petite taille (1 à 2 millimètres de long) ce qui les limite dans les attaques contre les plus gros pucerons. Pour les femelles d'*Aphelinus flavus* Hamilton, le nombre moyen de pucerons tués pour les besoins alimentaires ainsi que pour l'oviposition est supérieur à 27 pucerons par jour (Völkl et al., 2007).

Ces micro-hyménoptères endoparasites sont particulièrement efficaces en lutte biologique car ils sont sensibles sur de longues distances aux composés volatils émis par les plantes infestées, les pucerons mais également les fourmis collectrices de miellat. De plus, leur haute fécondité ainsi que la durée très courte entre chaque génération permet un taux de croissance élevé des populations (Völkl et al., 2007).

4.5 Autres familles d'Arthropodes prédateurs aphidiphages

- **Cecidomyiidae** : cette famille appartient à l'ordre des Diptères et ne compte pas moins de 5 espèces prédatrices de pucerons. Les adultes se nourrissent de nectar et de miellat tandis que le rôle de prédateurs revient aux larves qui éclosent après 2 à 4 jours et s'alimentent directement des pucerons, situés à proximité, en suçant leurs contenus. L'espèce la plus connue est *Aphidoletes aphidimyza* Rondani qui est couramment utilisée dans les programmes de lutte biologique. Le nombre moyen d'œufs pondus par femelle est compris entre 50 et 150 œufs, la fécondité dépendant directement de la nutrition des larves et des

adultes ainsi que de l'origine géographique des espèces. Les femelles pondent des œufs seuls ou en petites grappes sur le feuillage et habituellement proches des colonies de pucerons. Le nombre de pucerons tués durant le développement des larves varie considérablement mais un minimum de 7 individus est requis pour compléter leur cycle de vie. Elles peuvent cependant en consommer plus de 80 par jour suivant la taille des pucerons et les conditions environnementales telles que l'humidité. Par ailleurs, elles en tuent généralement plus que ce dont elles ont besoin. La troisième étape du développement de larve se déroulant dans le sol, il est rare de rencontrer *A. aphidimyza* dans des systèmes agricoles pratiquant le labour (Markkula et al., 1979 ; Völkl et al., 2007).

- **Anthocoridae** : famille appartenant à l'ordre des Hémiptères (Hétéroptères), les Anthocoridae possèdent 2 genres (*Anthocoris* et *Orius*) considérés comme d'importants prédateurs des pucerons. Comme chez les Cecidomyiidae, le stade larvaire se nourrit de pucerons. Les femelles pondent approximativement une cinquantaine d'œufs de façon isolée et sous l'épiderme des plantes hôtes des proies. Durant leurs développements, les nymphes d'*Anthocoris* sont capables de consommer entre 60 et 240 pucerons en fonction de la taille de ceux-ci et de la température. Comme chez la plupart des espèces prédatrices, les femelles Anthocoridae utilisent les sémiochimiques volatils émis par les herbivores afin de les localiser. Cette faculté, couplée à leur grande mobilité, leur permet de répondre rapidement au changement de localisation des populations des proies et de s'agréger en nombre dans les mêmes zones que ces dernières (Völkl et al., 2007).
- **Chamaemyiidae** : petite famille de l'ordre des Diptères dont les larves se nourrissent exclusivement de pucerons. Les femelles pondent leurs œufs isolément dans ou proche des colonies des proies. Durant le premier stade larvaire, les larves mangent les pucerons qui leur marchent dessus. Par la suite, lorsque la larve entre dans le deuxième et troisième stade larvaire, elles chassent les pucerons plus activement (Völkl et al., 2007).
- **Prédateurs polyphages** : les pucerons sont attaqués par une série de famille polyphages tels que les Carabidae (Coléoptères), les Lycosidae (Araneae) ou encore les Staphylinidae (Coléoptères). Ces prédateurs sont abondants à la surface du sol dans beaucoup d'agro-systèmes tempérés et leur contribution à la diminution des populations aphidiennes est évidente. Pour une meilleure abondance et efficacité de ces espèces, il est important d'augmenter significativement la diversité des systèmes de cultures (Völkl et al., 2007).

5. Les substances sémiochimiques

Les molécules sémiochimiques sont définies comme étant des substances chimiques portant un message d'un organisme vivant à un autre dans le but de communiquer avec celui-ci. Dans un premier temps, ces signaux peuvent être émis par les plantes hôtes et non-hôtes aux différentes espèces d'insectes et perçus par ceux-ci. Ces molécules transmettent alors des informations vitales sur les plantes pour la sélection de nourriture disponible ou les sites de reproduction. Dans un deuxième temps, les insectes eux-mêmes émettent des sémiochimiques qui jouent un rôle important dans les relations intra- et inter-spécifiques aux espèces. Ces signaux, facilement disséminables et détectables dans l'environnement, sont souvent spécifiques (Arnaud et al., 2003 ; Boullis & Verheggen, 2016).

Les substances sémiochimiques consistent en une large gamme de molécules organiques qui peuvent être volatiles ou non. Les substances sémiochimiques non-volatils incluent les hydrocarbures cuticulaires agissant notamment dans la reconnaissance par contact du partenaire sexuel. Concernant les composés volatils, ils contiennent entre cinq à vingt atomes de carbone avec un poids moléculaire compris entre quatre-vingt et trois cent (Heuskin, 2011 ; Boullis & Verheggen, 2016).

Les substances sémiochimiques sont habituellement séparées en deux groupes distincts selon qu'ils affectent le comportement des individus appartenant à la même espèce que l'émetteur ou non. Les phéromones sont des sémiochimiques utilisés à l'intérieur de la même espèce tandis que les allélochimiques agissent entre individus d'espèces différentes. Parfois, la même substance est employée à la fois dans la communication intra- et inter-spécifique la phéromone d'alarme du puceron, qui agit comme un signal d'alarme entre colonies de pucerons et comme allélochimique quand ils sont guettés par des prédateurs (Arnaud et al., 2003 ; Boullis & Verheggen, 2016).

Généralement, les phéromones sont bénéficiaires à la fois pour l'émetteur et à la fois pour le récepteur. Plusieurs types de phéromones sont définis comme par exemple les phéromones sexuelles, d'agrégations, d'espacements, d'alarmes, de reconnaissances, etc. Les allélochimiques se répartissent en trois catégories suivant les effets (bénéfiques, neutres ou négatifs) induits sur l'émetteur et le receveur. Les allomones ne profitent qu'à l'émetteur, en provoquant par exemple la répulsion ou l'anti-appétance et sont propagées lorsqu'il y a compétition avec d'autres espèces. Les kairomones ne profitent qu'aux récepteurs comme par exemple les odeurs des plantes qui attirent leurs ravageurs (Arnaud et al., 2003). Finalement, les synomones bénéficient à l'émetteur et au receveur (Lilley & Hardie, 1996 ; Arnaud et al., 2003 ; Heuskin, 2011 ; Boullis & Verheggen, 2016).

La perception des sémiochimiques par les insectes est permise par des récepteurs situés sur les antennes. Ces organes sensoriels, appelés sensilles, sont classifiés en différentes catégories

dépendant de leurs positions sur les antennes, leurs rôles physiologiques ou leurs structures (Pickett & Glinwood, 2007 ; Na et al, 2008).

5.1 Les substances sémiochimiques en lutte intégrée

Les sémiochimiques proposent beaucoup de bénéfices à être utilisés en lutte intégrée. Ils sont tout d'abord présents naturellement dans l'environnement et ne constituent donc pas un danger pour celui-ci. De plus, ils sont habituellement employés à des concentrations proches de celles retrouvées dans la nature et grâce à leur haute volatilité, ils peuvent se dissiper rapidement et agir sur de longues distances (Cook et al., 2007 ; Heuskin, 2011).

5.2 Les phéromones sexuelles

Les phéromones sexuelles ont pour finalité directe la copulation. Celles-ci sont habituellement relâchées par les insectes femelles dans le but d'attirer les mâles à distance, bien qu'elles puissent également servir de stimulateur sexuel pour les mâles avant l'accouplement. Les phéromones sexuelles produites par ces derniers ont pour objectif d'exciter sexuellement les femelles, les rendant plus réceptives à leurs avances (Jacobson, 2012).

5.2.1 La népétalactone

Dans le cycle biologique, les Aphididae ont un cycle de vie complexe incluant différentes phases reproductives ainsi qu'une alternance entre plantes hôtes. Lorsque les femelles ailées, appelées gynopares, migrent vers l'hôte primaire, elles produisent des femelles aptères nommées ovipares. Ce sont ces femelles qui sont capables d'émettre des phéromones sexuelles afin d'exciter sexuellement les mâles et les attirer pour la reproduction. Ces phéromones sont produites dans les cellules épidermiques glandulaires situées sous les plaques d'odeurs des tibias postérieurs et relâchées à travers la cuticule poreuse placée au-dessus de ces plaques (Pickett & Glinwood, 2007 ; Boullis & Verheggen, 2016).

Cette phéromone sexuelle est composée de deux principales molécules chimiques à savoir la (4aS,7S,7aR)-nepetalactone et la (1R,4aS,7S, 7aR)-nepetalactol et leurs énantiomères (Figures 2 et 3). Le ratio entre ces molécules varie en fonction des espèces et peut ne comporter qu'un seul des deux composés (Figure 4).

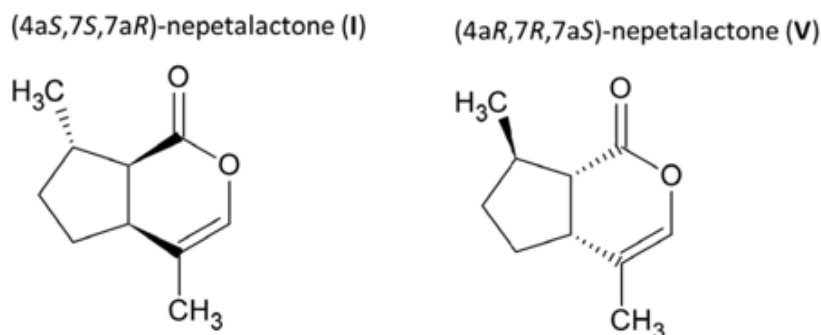


Figure 2. Enantiomères népétalactone (Boullis & Verheggen, 2016).

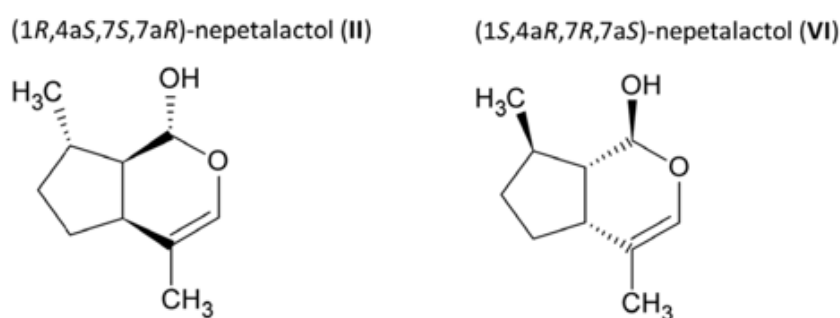


Figure 3. Enantiomères népétalactol (Boullis & Verheggen, 2016).

Common name	Species name	Ratio lactone : lactol	Reference
Greenbug	<i>Schizaphis graminum</i> Rondani	1 : 8	Dawson et al. 1988
Damson hop aphid	<i>Phorodon humuli</i>	0 : 1 ^w	Campbell et al. 1990
Vetch aphid	<i>Megoura viciae</i>	5 : 1 to 12 : 1 [*]	Hardie et al. 1990
Pea aphid	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	1 : 1	Dawson et al. 1990
Black-bean aphid	<i>Aphis fabae</i>	29 : 1	Dawson et al. 1990
Peach-potato aphid	<i>Myzus persicae</i>	1 : 1.5	Dawson et al. 1990
Black-berry cereal aphid	<i>Sitobion fragariae</i> Walker	1 : 0	Hardie et al. 1992
Currant aphid	<i>Cryptomyzus spp.</i>	1 : 30	Guldemond et al. 1993
Bird cherry-oat aphid	<i>Rhopalosiphum padi</i>	0 : 1	Hardie et al. 1994a
Grain aphid	<i>Sitobion avenae</i> F.	1 : 0	Lilley et al. 1994/95
Cabbage aphid	<i>Brevicoryne brassicae</i>	1 : 0	Gabrys et al. 1997
Peach aphid	<i>Tuberocephalus momonis</i> Matsumura	4 : 1	Boo et al. 2000
Spiraea aphid	<i>Aphis spiraeicola</i>	(2 : 1) ^x - (6 : 1 to 8 : 1) ^y [*]	Jeon et al. 2003
Potato aphid	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> Thomas	1 : 2 to 1 : 4 [*]	Goldansaz et al. 2004
Soybean aphid	<i>Aphis glycines</i>	2 : 1	Zhu et al. 2006
Lettuce aphid	<i>Nasonovia ribis-nigri</i> Moseley	1.5 : 1	Dewhurst 2007
Peach aphid	<i>Ovatus insinus</i> Walker	2 : 1	Dewhurst 2007
Apple grass aphid	<i>Rhopalosiphum insertum</i>	1 : 21	Dewhurst 2007
Rosy apple aphid	<i>Dysaphis plantaginea</i>	1 : 3.7	Stewart-Jones et al. 2007
		1 : 4	Dewhurst et al. 2008
Mealy plum aphid	<i>Hyalopterus pruni</i> Geoffrey	(2.5 : 1 - 3.4 : 1) ^z	Symmes et al. 2012
Leaf-curl plum aphid	<i>Brachycaudus helichrysi</i> Kaltenbach	2.6 : 1	Symmes et al. 2012
Tea aphid	<i>Toxoptera aurantii</i> Fonscolombe	4.3 : 1 - 4.9 : 1	Han et al. 2014

Figure 4. Ratio des phéromones sexuelles (népétalactone I-V et népétalactol II-VI) relâchées par les pucerons femelles ovipares (Boullis & Verheggen, 2016).

Chez la plupart des espèces, la quantité et la composition en énantiomère (lactone : lactol) des phéromones sexuelles peut être modulée. Par exemple, pour *Megoura viciae* Buckton, les phéromones sont relâchées en plus grande quantité une semaine après le début de leur vie adulte. Similairement, pour *Dysaphis plantaginea* Passerini, le pic de production est atteint le septième jour après la dernière mue (Boullis & Verheggen, 2016).

La népétalactone est un monoterpène qui constitue une classe d'isoprénoïdes importante, à savoir les cyclopentanoïdes. Par ailleurs, la népétalactone a longtemps été familiarisée comme un composé de la *Nepeta cataria* L. et peut être chimiquement réduite en népétalactol. Cela a conduit à cultiver la *N. cataria* afin d'en extraire de l'huile essentielle riche en népétalactone (Pickett & Glinwood, 2007 ; Vandermoten et al., 2008).

Des essais sur l'effet de la substance sémi chimique Z,E-népétalactone sur l'espèce de coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas en laboratoire et en champs ont prouvé le haut potentiel attractif de cette molécule envers cette espèce. De plus, des adultes d'espèces de chrysopes tels que *Chrysopa oculata* Say ou *Chrysopa cognata* Mclachlan ont également été recensés en nombre à proximité des pièges sémi chimiques (Zhang et al., 2006 ; Leroy et al., 2012). D'autres études ont également démontré l'effet attractif du népétalactone sur des espèces de guêpes parasitoïdes. Le nombre de pucerons présents dans les champs traités avec le sémi chimique est effectivement plus faible que celui des parcelles non-traitées, la phéromone attirant un plus grand nombre de guêpes parasitoïdes. Celles-ci affectent principalement la croissance des populations aphidiennes dans les premières étapes d'infestation, conduisent à des pics de population nettement moins élevés et cela dans l'entièreté du champ (Powell, 2006).

5.3 Le salicylate de méthyle

Le salicylate de méthyle est un composé volatil dérivé de l'hormone végétale appelée acide salicylique, qui est un composant systémique des plantes induisant une série de mécanismes de défense. (Pettersson et al., 1994 ; Zhu & Park, 2005).

Le salicylate de méthyle joue un rôle important dans la migration des pucerons au printemps en agissant comme un stimulus de décollage à partir de l'hôte primaire. De plus, ce composé volatil réduit de manière significative le regroupement des pucerons autour des plantes traitées (Ninkovic et al., 2003 ; Pickett & Glinwood, 2007). Finalement, le salicylate de méthyle permet l'attraction des ennemis naturels qui se retrouvent en nombre plus importants aux alentours des sites infestés à l'instar des coccinelles et syrphes qui viennent y pondre leurs œufs (Schönrogge et al., 2008 ; Durieux et al., 2010).

6. Système immunitaire chez la plante

Le système immunitaire des plantes doit continuellement faire face à des facteurs abiotiques tels que le vent, la pluie, la grêle, le gel ou des facteurs biotiques comme les insectes ravageurs, les microorganismes pathogènes, etc. En réponse à ces différents stress, les plantes ont développé une vaste gamme de mécanismes de défense constitutive et induite. Ceux-ci peuvent se manifester au niveau de la cellule, des organes cibles et de façon systémique à travers l'entière de la plante (Blanchard & Limache, 2005 ; Dostaler, 2009 ; Henry et al., 2012).

6.1 La défense constitutive

En fonction des conditions du milieu (climatiques et environnementales), les plantes se sont adaptées et ont su élaborer toute une série de moyens de défense constitutive. Ce type de résistance comporte deux types de catégories : les barrières structurales constitutives et les substances chimiques préformées (Benhamou & Rey, 2012).

- **Les barrières structurales constitutives** : premiers obstacles auxquels font face les bio-agresseurs. Ces éléments sont de type naturel et comprennent des éléments tels qu'une cuticule hydrophobe, des trichomes, des épines, des trichomes et des aiguillons (Benhamou & Rey, 2012).
- **Les barrières chimiques constitutives** : ces défenses sont représentées par des molécules nommées phytoanticipines dont la production dans la plante est continue et cela même en l'absence de dangers ou de dégâts. Ces molécules regroupent les alcaloïdes, les lactones, les huiles, les glycosides cyanogéniques et les composés phénoliques. Ces derniers sont probablement les plus connus notamment grâce à leurs propriétés antifongiques et antibactériennes. En effet, ils sont capables de nuire à la germination des spores, la croissance mycélienne, la production d'enzymes hydrolytiques ou encore la synthèse et l'activité biologique des toxines fongiques (Benhamou & Rey, 2012).

6.2 La défense induite

Simultanément à la défense constitutive, d'autres mécanismes se mettent en place pour maîtriser les attaques biotiques et abiotiques trop agressives. Ce type de défense sera appelée résistance induite. L'interaction plante-facteur (a)biotique permet d'activer plusieurs voies métaboliques ayant comme conséquences le renforcement des barrières externes comme la paroi ou l'élaboration d'un milieu toxique

destiné aux bio-agresseurs qui parviendraient à franchir ces nouvelles barrières. Différentes modalités de résistances, qu'elles soient spécifiques ou généralistes sont ainsi érigées à l'encontre des bio-agresseurs. La présence de ceux-ci est notamment détectée à travers la reconnaissance de molécules chimiques. Tous ces signaux perçus par les cellules végétales induisent une réponse défensive et sont appelés éliciteurs (Klarzynski & Fritig, 2001 ; Benhamou & Rey, 2012 ; Henry et al., 2012).

6.2.1 Les éliciteurs

Les éliciteurs sont définis comme étant des substances capables de déclencher une succession d'événements conduisant à l'élaboration de stratégies défensives chez la plante à l'encontre d'un bio-agresseur ou événement naturel causant des dommages (Henry et al., 2012).

Les éliciteurs sont référencés en deux catégories selon qu'ils sont généraux ou spécifiques : les premiers sont ceux dont les effets ne diffèrent pas significativement sur les différents cultivars au sein d'une même espèce de plante et qui impliquent ainsi une résistance générale. Les seconds sont formés par des souches pathogènes spécialisées et ne fonctionnent que sur les cultivars végétaux portant le gène de résistances correspondants (Henry et al., 2012).

Les éliciteurs généraux peuvent être abiotiques ou biotiques (Figure 5). Parmi ces derniers, les éliciteurs exogènes se distinguent des endogènes par leur origine étrangère à la plante comme les champignons, les bactéries, les virus, voire même les insectes phytophages. Ils intègrent des molécules diverses telles que les oligosaccharides, les glycoprotéines, les peptides ou les lipides. Quant aux éliciteurs endogènes, ce sont des fragments de la paroi végétale essentiellement libérés par l'action d'endopolygalacturonase fongique. Les éliciteurs abiotiques représentent quant à eux les détergents, les métaux lourds, du benzol (dérivé de l'acide salicylique) et des stress environnementaux comme le stress hydrique, les radiations ultraviolettes ou des doses élevées d'ozone atmosphérique. En effet, l'amélioration du taux de lignine et subérine dans les barrières structurales des plantes et fruits exposés aux radiations violettes est un type de réponse aux éliciteurs abiotiques (Charles et al., 2008). Oksanen et al., (2004) ont quant à eux démontré la production instantanée d'enzymes par les plantes comme la superoxyde dismutase et les peroxydase lorsque des molécules d'ozone interagissent avec les canaux ioniques et calciques des membranes plasmiques (Benhamou & Rey, 2012).

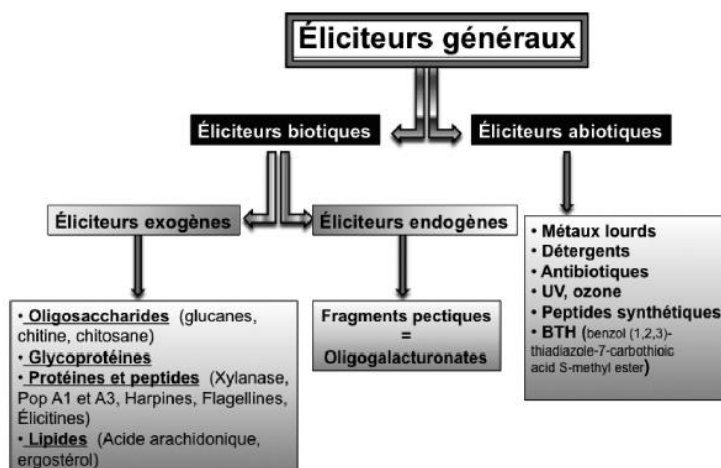


Figure 5. Principales familles d'éliciteurs généraux (Benhamou & Rey, 2012).

Les éliciteurs généraux sont désignés PAMPs (pour "Pathogen-Associated Molecular Patterns") lorsqu'ils sont isolés à partir d'agents infectieux. Les PAMPs représentent les structures essentielles à la vie microbologique et font donc partie des molécules biotiques d'origine exogène. Ils comprennent les constituants de la surface cellulaire mais peuvent également inclure des enzymes sécrétées ou des protéines situées dans le cytoplasme. Un large éventail de structures différentes de PAMPs originaires de pathogènes fongiques, bactériens ou oomycètes ont été décrits. La plupart d'entre eux sont des oligosaccharides, glycopeptides et des peptides. Les PAMPs sont perçus à la surface cellulaire des plantes via des récepteurs à haute affinité comme par exemple les récepteurs membranaires "receptor-like proteins" et "kinase" (Henry et al., 2012 ; Mishra et al., 2012).

D'autres éliciteurs généraux appelés DAMPs (pour "Damage-Associated Molecular Patterns"), correspondent à des signaux dérivés des dommages issus d'une dégradation des barrières structurales d'un végétal ou d'autres de ses macromolécules suite à l'action d'un bio-agresseur. Les DAMPs sont des composés provenant de la plante qui apparaissent dans l'apoplasme de celle-ci et à l'instar des PAMPs, ils sont également reconnus par des récepteurs membranaires (Henry et al., 2012).

Finalement, les MAMPs (pour "Microbe-Associated Molecular Patterns") sont des molécules biotiques exogènes provenant de microorganismes non pathogènes tels que les rhizobactéries, les champignons ou encore des levures. Les différents éliciteurs peuvent être des biosurfactants (lipopeptides ou rhamnolipides), des exopolysaccharides ou des molécules de signal du "quorum sensing" (Henry et al., 2012).

La perception des éliciteurs généraux déclenche un large éventail de réactions qui aboutissent à l'activation de la résistance basale (ou immunité innée primaire) (Figure 6). Cette résistance basale peut suffire à arrêter l'infection avant que le pathogène ne s'établisse. Cependant, certains micro-organismes

pathogènes réussissent à surmonter cette barrière en délivrant des protéines "effecteurs" virulents ou des gènes à l'intérieur des cellules hôtes. Ces éliciteurs spécifiques inhibent les voies de signalisation ou la synthèse des composés de défense des plantes hôtes et suppriment ainsi le premier type d'immunité. En réponse à ces attaques, les plantes ont élaboré une seconde ligne de défense appelée résistance spécifique induite ou immunité innée secondaire (Henry et al., 2012).

Pour cette seconde ligne de défense, la plante détecte, de façon très spécifique, le gène codé par l'agent pathogène appelé "gène d'avirulence" (**Avr**). La reconnaissance de ce gène est rendue possible grâce à un gène complémentaire, nommé gène de résistance (**R**), et qui est quant à lui synthétisé par la plante. L'interaction entre ces produits (ou leurs dérivés) engendre une réaction d'hypersensibilité (RH) particulièrement violente menant à une destruction nécrotique des premières cellules attaquées ou infectées du site agressé (Benhamou & Rey, 2012 ; Henry et al., 2012).

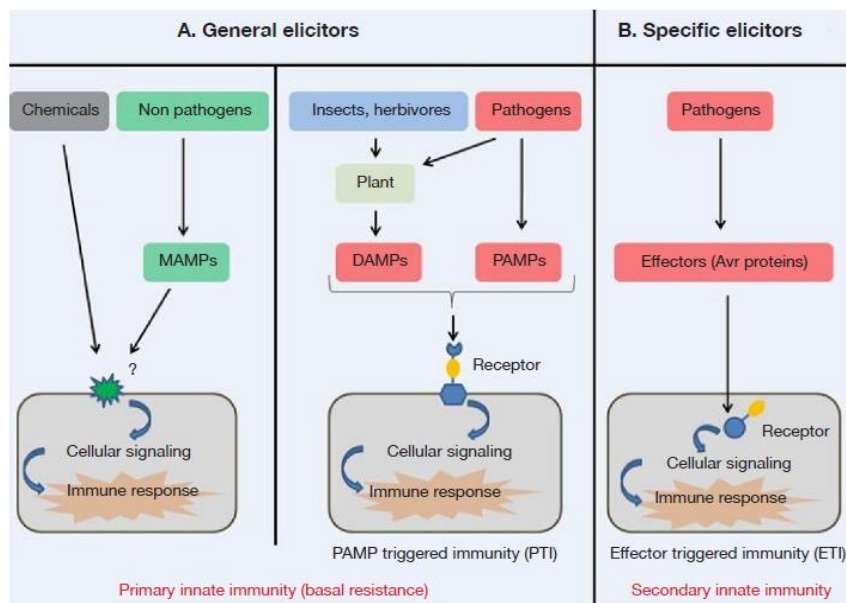


Figure 6. Les éliciteurs généraux (A) et spécifiques (B) (Henry et al., 2012).

6.2.2 Les 3 types de résistance induite chez les plantes

Lorsqu'une résistance est établie dans les tissus environnant le site d'infection initial et ne s'étend pas dans les tissus non infectés, on lui donnera le nom de Résistance Locale Acquisée (RLA). Toutefois, lorsque les mécanismes de défense peuvent être induits à distance dans la plante via l'émission de signaux moléculaires et à partir de tissus non infectés, il s'agira d'une Résistance Systémique Acquisée (RSA) (Figure 7). Les différents métabolites identifiés faisant office de signaux systémiques dans la défense des plantes et activant la RSA sont l'acide salicylique, l'acide jasmonique et l'éthylène. Une autre

forme de résistance systémique peut également être déclenchée par des motifs moléculaires isolés à partir de microorganismes non pathogènes bénéfiques (MAMPs) et est communément désignée sous le nom de résistance systémique induite (RSI). La RSI a la capacité de rendre l'hôte moins sensible à des attaques ultérieures par un pathogène ou parasite dans les tissus avoisinants (notion de priming). Les organismes les mieux caractérisés induisant la RSI sont les rhizobactéries dites PGPR (pour Plant Growth Promoting Rhizobacteria) avec différentes espèces tels que *Pseudomonas* et *Bacillus*. L'ISR est aussi phénotypiquement similaire à la RSA et ces deux types de résistance sont efficaces contre une large gamme de maladies causées par les virus, bactéries et champignons (Henry et al., 2012).

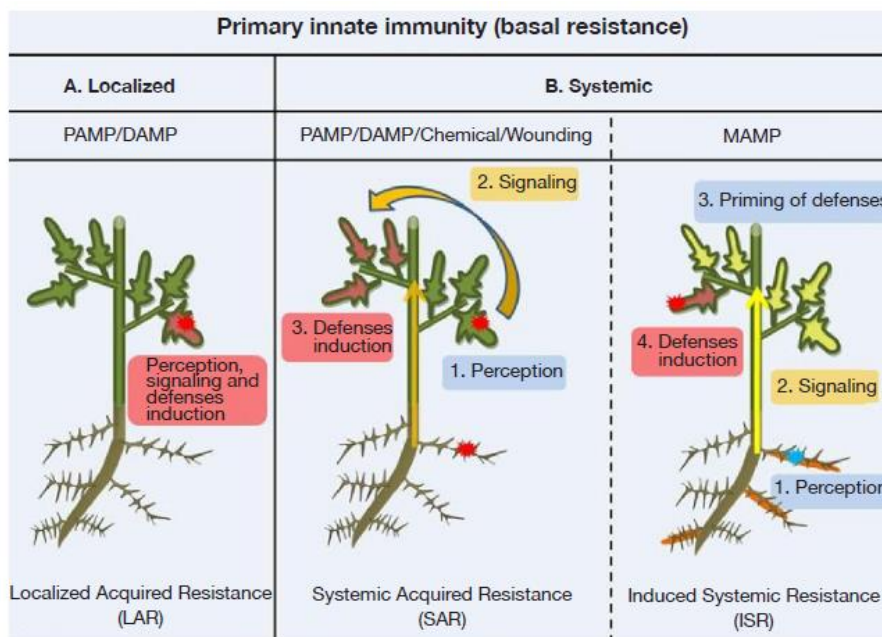


Figure 7. Résistance localisée (A) et systémique (B) (Henry et al., 2012).

Les deux principaux types de résistance systémique RSA et RSI peuvent être globalement considérés comme un processus en trois étapes impliquant séquentiellement (Henry et al., 2012) :

- La perception, par les cellules végétales, des éliciteurs produits par les agents inducteurs initiant le phénomène de défense.
- La transduction du signal nécessaire à la propagation de l'état induit systématiquement à travers la plante.
- L'expression des mécanismes de défense *sensu stricto* limitant ou inhibant la pénétration des pathogènes à l'intérieur des tissus hôtes.

6.2.2.1 Perception et transduction du signal de reconnaissance

Afin de pouvoir percevoir les éliciteurs et ainsi déclencher une succession d'événements destinés à enclencher le système de défense, les plantes se sont dotées de plusieurs récepteurs protéiques à haute affinité répartis en diverses catégories. L'ensemble de ces récepteurs sont regroupés sous le nom de PRRs (pour Pattern Recognition Receptors). Ceux-ci peuvent être de type membranaire (RLPS pour Receptor-Like Proteins), de type kinase (RLKs pour Receptor-Like Kinase) ou encore de type intracytoplasmique. Ces derniers possèdent un domaine LRR (pour Leucine-Rich-Repeats) et un domaine NB (Nucleotide Binding) permettant la fixation des nucléotides (Benhamou & Rey, 2012).

Dans un premier temps, la perception des éliciteurs par les récepteurs végétaux entraînent une dépolarisation membranaire responsable d'un déclenchement très rapide d'un ensemble d'événements ayant comme objectif la transmission des signaux captés. L'activation des protéines G et des protéines kinases, la stimulation des mécanismes de phosphorylation/déphosphorylation des protéines, la modification des flux ioniques et la production de FAO (Formes Actives de l'Oxygène) sont ainsi différents événements entraînant la diffusion de messages chimiques (Benhamou & Rey, 2012).

Dans un second temps (30 minutes à quelques heures), les plantes sont capables de produire d'autres messagers chimiques et d'activer une ou plusieurs voies de signalisation telles qu'énoncées précédemment. Ces différentes voies peuvent agir en synergie ou au contraire être antagonistes l'une par rapport à l'autre mais dans tous les cas, l'activation des gènes de défense en sera influencée et orientée (Bonnemain & Chollet, 2003 ; Benhamou & Rey, 2012).

- **Voie de l'acide jasmonique (AJ) et de l'éthylène (ET) :** l'acide jasmonique est synthétisé à partir de l'acide linoléique et est responsable de la synthèse des enzymes qui produisent les phytoalexines. Ces dernières sont des antibiotiques végétaux importants dans la lutte contre les agents pathogènes. L'éthylène est une phytohormone volatile capable également de produire des phytoalexines mais aussi d'activer la biosynthèse des protéines PR et d'induire la lignification. Ces deux substances sont connues pour être des modulateurs de la RSI ainsi que de la RSA. Plusieurs études indiquent que l'association AJ/ET agit souvent en synergie afin d'activer l'expression de certains gènes liés à la défense après inoculation des agents pathogènes (Pieterse et al., 2009) (Knoester et al., 1998 ; Farmer et al., 2003 ; Bari & Jones, 2009).
- **Voie de l'acide salicylique (AS) :** molécule dérivant de la phénylalanine, l'acide salicylique joue un rôle majeur comme messenger secondaire dans l'installation des défenses de la plante. Les protéines PR sont les protéines de défense les plus connues et la voie de signalisation leur permettant d'être synthétisée est principalement celle de l'acide salicylique. La RSA est directement associée avec l'accroissement de la concentration en AS endogène que cela soit

localement au niveau du site d'infection ou de façon systémique dans les tissus plus éloignés de la plante. Sa relation avec l'AJ et l'ET peut aussi bien être avantageuse qu'antagoniste (Blanchard & Limache, 2005 ; Jourdan et al., 2008 ; Benhamou & Rey, 2012).

6.2.2.2 Réactions de défense

Cette étape équivaut à la réponse défensive de la plante contre les bio-agresseurs et repose à la fois sur une défense physique et chimique. La première se traduit par une amélioration des barrières structurales tandis que la seconde correspond à différentes réactions dont les principaux exemples sont la synthèse de phytoalexines, d'inhibiteurs de protéases et de protéines PR (Benhamou & Rey, 2012).

- **Les barrières structurales** : elles ont pour objectif la consolidation et l'imperméabilisation des parois afin de ralentir l'agent pathogène dans sa progression et ainsi préparer au mieux la deuxième ligne défensive constituées de molécules microbiennes. La consolidation se traduit notamment par la formation de papilles, des polysaccharides composés de glucose et déposés entre la paroi et la membrane plasmique (Benhamou & Rey, 2012).
- **Les inhibiteurs de protéases (IPs)** : petites protéines qui régulent les diverses protéases exogènes et endogènes aux plantes. Elles y sont largement répandues et présentes sous plusieurs formes. Les capacités défensives des IPs reposent sur l'inhibition des protéases présentes dans les insectes et microorganismes en provoquant une réduction de la disponibilité des acides aminés nécessaire à leur croissance et à leur développement (Ryan, 1990 ; García-Carreño, 1996).
- **La synthèse de phytoalexines** : les phytoalexines sont un groupe hétérogène de composés qui présentent une activité biologique vis-à-vis de divers agents pathogènes. Leurs effets sont principalement antifongiques et antibactériens. En plus de protéger les plantes, les phytoalexines sont également connues pour fournir des effets positifs sur la santé humaine. Pour exemple, chez les *Brassicaceae*, les phytoalexines ont un rôle d'antioxydant, d'anticancérigène et de protection cardiovasculaire (Ahuja et al., 2012). Les glycéollines, des phytoalexines du soja, ont quant à elles des actions antitumorales et antiprolifératives (Benhamou & Rey, 2012)
- **La biosynthèse de protéines PR** : protéines qui tendent à avoir une faible masse moléculaire, une haute résistance à la protéolyse et qui se localisent dans les espaces intercellulaires. Elles comportent les chitinases, glucanases, osmotines ou encore les permatines et possèdent une activité contre les facteurs endogènes et exogènes impliquant une résistance à large spectre (Shewry & Lucas, 1997 ; Corné et al., 1999).

6.3 Les SDN

Un SDN (Stimulateur de Défense Naturel) est un éliciteur capable d'induire une réaction de défense chez la plante. Ils peuvent être répartis en molécules d'origine naturelle ou de synthèse (Coulon, 2008).

La majorité des SDN sont d'origine naturelle et proviennent soit du milieu minéral (silicate, calcite), soit du milieu biologique. Au sein de ce dernier, les produits peuvent être des oligosaccharides, des extraits naturels plus ou moins purifiés (végétaux, micro-organismes), etc (Coulon, 2008). Des extraits bruts sont également employés avec pour désavantage que la ou les substances actives ne soient pas toujours identifiées (Coulon, 2008 ; Wiesel et al., 2014).

A partir des années 1980, les premières molécules de synthèse comme le probénazole (précurseur de la saccharine) apparaissent et sont employées sur champs. Viennent ensuite des molécules comme le foséthyl-Al et son principal métabolite, l'acide phosphonique dont les effets agissent principalement sur les oomycètes. Finalement, des analogues de signaux de défense tels que l'acybenzolar-S-méthyl (dérivant de l'acide salicylique) ou le méthyl jasmonate (analogue à l'acide jasmonique) voient le jour. Aujourd'hui, de nouvelles molécules ont pu être identifiées et sont couramment utilisées en lutte biologique. Voici, ci-dessous, des exemples d'éliciteurs employés pour ce travail (Benhamou & Rey, 2012) (Blanchard & Limache, 2005 ; Boughton et al., 2006 ; Benhamou & Rey, 2012).

6.3.1 *Alternaria tenuissima* Wiltshire

L'espèce *Alternaria tenuissima* Wiltshire est un champignon saprophyte répandu dans plusieurs régions géographiques à travers le monde et connu pour être un pathogène largement propagé sur le blé et autres céréales causant des pertes économiques importantes. Les espèces d'*Alternaria* présentent 2 caractéristiques : la première consiste en la production de mélanine spécialement pour les spores et deuxièmement, dans le cas d'espèces pathogènes, la production de toxines spécifiques à la plante hôte. Ces dernières, comme par exemple l'alternariol, l'acide tenuazonique, l'altertoxine 1 ou encore d'autres métabolites sont dangereuses à la fois pour les plantes ainsi que pour les hommes et les animaux (Gannibal et al., 2007). Les symptômes observés sur les végétaux se traduisent par des chancres sur les tiges, la présence de rouille et des tâches sur les feuilles. Suite à ces attaques, les plantes élaborent des stratégies défensives comme énoncées précédemment (Gannibal et al., 2007 ; Mao et al., 2010).

6.3.2 PeaT1

Basé sur ces connaissances, 2 éliciteurs (PeaT1 et Hrip1) ont été isolés à partir d'*A. tenuissima*. PeaT1 est une protéine élicitrice acide et thermostable. Cet éliciteur est capable d'induire une résistance systémique acquise envers le virus de la mosaïque du tabac (TMV), bien que la réaction d'hypersensibilité n'apparaisse pas sur ces plants. En effet, les plants de tabac traités avec du PeaT1 présentent une réduction en nombre et taille de lésions sur les feuilles (Mao et al., 2010). Similairement, l'activité des peroxydases ainsi que la concentration en lignine et en protéines PR augmentent considérablement. Finalement, l'induction de la voie de signalisation de l'acide salicylique prouve l'activation d'une résistance systémique acquise et le rôle de PeaT1 dans la protection des plantes contre les attaques pathogènes (Mao et al., 2010 ; W. Zhang et al., 2011).

6.3.3 Hrip1

Hrip1 est une protéine provenant du champignon *A. tenuissima*. Elle agit donc comme un éliciteur exogène capable d'induire, dans un premier temps, une réaction d'hypersensibilité chez la plante suivie quelques jours plus tard par une résistance systémique acquise. En effet, des expériences menées sur des feuilles de tabacs traitées avec Hrip1 ont prouvé que les cellules de la plante génèrent une cascade de signaux agissant sur des distances locales, courtes et longues et provoquent l'expression coordonnée de réponses défensives spécifiques d'une manière similaire à l'hypersensibilité au TMV du tabac (Kulye et al., 2012). En effet, Hrip1 provoque différents effets intéressants chez la plante comme l'induction de l'alcalinisation du milieu extracellulaire restaurant ainsi le niveau de pH, la production de formes d'oxygène réactives qui possèdent des effets antimicrobiens et qui sont également impliqués dans la peroxydation des lipides, la production de phytoalexine et l'expression des gènes de défense provoquant la RH et la RAS. Hrip1 déclenche également la production d'oxyde nitrique (ON) qui sont d'importants médiateurs cellulaires impliqués dans les réponses défensives des plantes (Kulye et al., 2012). De plus, la tolérance de la plante au sel et à la sécheresse présente elle aussi une amélioration lorsque l'éliciteur est appliqué. Par ailleurs, Hrip1 partage une haute similarité avec les protéines d'agents pathogènes fongiques de plusieurs espèces de plantes et présente donc un haut potentiel de lutte contre ceux-ci (Kulye et al., 2012 ; Peng et al., 2015).

6.3.4 *Bacillus amyloliquefaciens* Fukomoto

Les plantes existent dans un complexe écologique où des interactions avec des microorganismes ont lieu en continu et cela principalement dans la rhizosphère. Ceux-ci peuvent aussi bien avoir un impact négatif sur la plante hôte, que favoriser sa croissance. C'est notamment le cas pour les PGPR comme les *Bacillus*, les *Pseudomonas* ou les *Serratia*. L'impact des PGPR est principalement dû à la production d'hormones végétales comme les cytokinines et les gibbérellines ou à l'augmentation de la

quantité de minéraux et azote disponibles pour les plantes (Pérez-García et al., 2011). Parmi ces bactéries, le genre *Bacillus* est répandu dans tout type d'habitats naturels et présentent une large gamme d'espèces biologiquement et écologiquement diverses (Reva et al., 2004 ; Danielsson et al., 2007 ; Pérez-García et al., 2011).

Bacillus amyloliquefaciens Fukomoto est une bactérie gram-positif, mobile, aérobie, mésophile, en forme de tige et produisant des spores. C'est une rhizobactérie qui agit de manière mutualiste avec les plantes. Elle a la capacité de synthétiser des substances favorisant la croissance de ces dernières telles que les gibbérellines, l'acide indole-acétique, la chitinase et les peptides antifongiques (Priest et al., 1987 ; Niazi et al., 2014).

B. amyloliquefaciens agit tout d'abord sur la notion de concurrence envers les autres microorganismes. En effet, *B. amyloliquefaciens* colonise les racines, ce qui impose dès lors un partage des ressources alimentaires et spatiales avec les organismes pathogènes qui en sont dès lors affaiblis. Deuxièmement, elle agit directement sur les agents pathogènes végétaux par la sécrétion d'antimicrobiens hautement actifs. Ceux-ci peuvent être des enzymes lytiques, des peptides antibiotiques, des polycétides ou encore des lipopeptides tels que la surfactine, l'iturine et la fengycine (Cawoy et al., 2015). Finalement, elle peut engendrer le déclenchement d'une réaction immunitaire dans les tissus végétaux conduisant à un état de résistance systémique (RSI) (Choudhary & Johri, 2009 ; Rückert et al., 2011 ; Cawoy et al., 2015).

7. Conclusions

De nos jours, la volonté d'appliquer une agriculture durable employant des méthodes de lutte alternative est de plus en plus inscrite et exprimée. La prise de conscience du danger sur l'environnement et la santé humaine que représentent les pesticides change en effet progressivement les habitudes de production alimentaire.

L'essai et l'application de produits alternatifs tels que les sémiochimiques et les éliciteurs prennent dès lors tout leur sens. Certaines études ont déjà montré l'efficacité que pouvaient proposer ces produits. Il est donc dès lors important de continuer à s'y intéresser et de les développer pour ainsi rendre possible une utilisation à plus grande échelle. L'objectif étant de proposer une solution écologiquement intéressante sur le long terme en remplacement des pesticides.

Objectifs du travail

Dans une optique de lutte intégrée, la présente étude, en collaboration avec celle d'Anthony Roman, porte sur l'expérimentation de produits alternatifs tels que les éliciteurs et les substances sémiologiques en culture de froment d'hiver. L'objectif principal étant de déterminer l'impact de ces différents produits et différentes combinaisons sur la biologie des insectes aphidiphages ainsi que sur les ravageurs de la culture du froment d'hiver.

Afin de parvenir à cet objectif, différentes étapes sont mises en place :

1. Manipulation 1 : Observation du comportement de la coccinelle *Harmonia axyridis* Pallas en réponse à l'attractivité olfactive du sémiologique népétalactone et de l'éliciteur Hrip1 avec pour substrat des plantules de froment d'hiver. Test olfactif réalisé au laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de Gembloux Agro-Bio Tech en conditions contrôlées.
2. Manipulation 2 : Observation du comportement du syrhe *Episyrphus balteatus* De Geer en réponse à l'attractivité olfactive du sémiologique népétalactone et de l'éliciteur Hrip1 avec pour substrat des plantules de froment d'hiver. Test olfactif réalisé au laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de Gembloux Agro-Bio Tech en conditions contrôlées.
3. Essai en champ : évaluation de l'effet des molécules sémiologiques népétalactone, salicylate de méthyle et de formulations élicitrices telles que PeaT1, *B. amyloliquefaciens* et finalement, une combinaison salicylate de méthyle/PeaT1 sur les populations d'auxiliaires aphidiphages ainsi que sur les ravageurs de la culture de froment d'hiver (excepté les pucerons). Essai réalisé en conditions réelles sur un champ expérimental dans la province du Shandong en Chine.

Le travail réalisé par Anthony Roman, dont les essais en champ sont identiques aux miens, porte sur l'effet des différents produits sur les populations de pucerons. Les relations entre ces derniers et leurs ennemis naturels sont ainsi établies.

Partie expérimentale

1. Matériel et méthodes

1.1 Matériel pour la manipulation 1

1.1.1 Froment

Le froment d'hiver utilisé pour l'ensemble des essais provient de la variété CELLULE dont les graines de froment ont été fournies par l'université de Gembloux Agro-Bio Tech. Les plantules de blé se sont développées dans des pots en plastique (7 x 8 x 8 cm) contenant du terreau dans une pièce de 22 +/- 2°C avec une photopériode de 16 h de luminosité. Chaque pot contient 2 plantules de froment au stade 2 feuilles.

1.1.2 Puceron

L'espèce de puceron utilisée est *Sitobion. avenae* Fabricius. Ils ont été fournis à partir d'un élevage appartenant à l'université de Gembloux Agro-Bio Tech.

Les pucerons étaient placés dans des cages aérées (45 x 45 x 45 cm) situées dans une pièce contrôlée dont la température est de 20 +/- 2°C avec une photopériode de 16h de lumière. Un apport régulier de jeunes plantules de froment leur était apporté.

1.1.3 *Harmonia axyridis*

Les coccinelles multicolores asiatiques *H. axyridis* ont été collectées dans l'environnement proche de la ville Gembloux et ont été élevées dans une pièce à climat contrôlé à Gembloux Agro-Bio Tech. La température de celle-ci est de 24 +/- 2°C, l'humidité relative de 40 +/- 15 %, et la photopériode de 16 h de lumière.

Les adultes sont placés dans des boîtes plastiques aérées (30x 15 x 10 cm) contenant une éponge imprégnée d'eau et nourrie avec du sucre, pollen, ainsi que des pucerons du pois *A. pisum*. Ces derniers servant également à induire l'oviposition et à nourrir les larves. Les coccinelles sélectionnées pour l'expérience ont été placées dans des boîtes plastiques vides contenant uniquement des éponges humides 2 jours avant les tests comportementaux.

Il est à noter qu'en raison d'un élevage réduit et mal-en-point, les coccinelles utilisées ont été choisies parmi une population ayant déjà subi des tests. Ceux-ci se sont cependant déroulés à plus d'un mois de mes propres expérimentations.

1.1.4 Hrip1

La CAAS (Académie Chinoise des Sciences Agricoles) a fourni, via l'étudiante Li Lin, l'éliciteur Hrip1 purifié à partir du champignon *Alternaria tenuissima* Wiltshire. Il a été mélangé à de l'eau distillée pour une concentration de $2\text{mg}\cdot\text{ml}^{-1}$ et conservé dans un congélateur à une température de $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$.

1.1.5 Népétalactone

Le laboratoire de Chimie de GxABT a fourni la népétalactone à partir du fractionnement d'huiles essentielles provenant de la *Nepeta cataria* L. Sa pureté est de 93 % et elle a été conservée dans un frigo à une température de $4\text{ }^{\circ}\text{C}$.

1.2 Méthodologie pour la manipulation 1

1.2.1 Protocole

Pour cette expérience, 3 modalités ont été testées :

- Plantes témoins versus plantes avec népétalactone (PT VS PN) : celle-ci a été diluée dans de l'huile de paraffine pour obtenir une concentration de $400\text{ ng}\cdot\mu\text{l}^{-1}$. Un volume de $100\text{ }\mu\text{l}$ de solution a été placé dans un diffuseur solide en caoutchouc situé au pied des plantules à 3 cm de hauteur (Figure 8).
- Plantes témoins versus plantes avec Hrip1 (PT VS PH): Premièrement, une part des graines de froment a baigné 24 h dans une solution contenant de l'Hrip1 et de l'eau distillée pour une concentration de $60\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$. Une autre part a trempé uniquement dans de l'eau distillée et fera office de graines témoins. Après 24 h , les graines ont été plantées par 2 dans des pots en plastique ($7\text{ x }8\text{ x }8\text{ cm}$) et maintenu dans une pièce contrôlée à $22\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2$ et avec une photopériode de 16 h pendant 14 jours . Ensuite, une pulvérisation de 5 ml d'une solution contenant de l'eau distillée, du Tween 20 et de l'Hrip1 à une concentration de $60\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$ a été appliquée sur les plantules de froment. La pulvérisation s'est déroulée manuellement à l'aide d'un petit pulvérisateur en verre. Les plantes ont été utilisées 24 h après la pulvérisation.
- Plantes avec népétalactone versus plantes infestées de pucerons (PN VS PIP): des plantules de froment saines ont été placées les $48\text{ dernières heures}$ avant l'expérimentation dans un élevage

de *S. avenae*. Les plantules disposaient donc de pucerons ailés et aptères. Pour les plantules avec népétalactone, il s'agit du même protocole que ci-dessus.



Figure 8. Plantules de froment avec diffuseur de népétalactone.

Le dispositif expérimental consiste en un olfactomètre à 4 voies (Figure 9) doté d'une zone A, B et N (les voies Nord et Sud sont bouchées). La zone N étant une zone neutre. Les zones A et B sont indépendamment connectées par un tube en polytétrafluoroéthylène (PTFE) à une cuve en verre de 4 litres fermée hermétiquement (Figure 10). Suivant les modalités testées, les plantules de froment traitées ou non, infestées de pucerons ou non se trouvent à l'intérieur des cuves. Une pompe souffle un flux d'air, après être filtré au charbon actif, de $0.3 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$ à travers les cuves pour ensuite l'envoyer vers l'olfactomètre. Finalement, l'air est aspiré par le tube central à une vitesse de $0.6 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$. L'olfactomètre est illuminé de façon totalement homogène et se trouve à l'intérieur d'un habitacle fermé sur 3 côtés par des façades noires.

L'olfactomètre et la surface en verre sont nettoyés à l'hexane après chaque répétition. Le lavage et l'inversion des cuves ainsi que les tubes PTFE sont effectués toutes les 5 répétitions. De l'aluminium entoure le pot plastique et sert à contenir les odeurs émanant du plastique et de la terre.

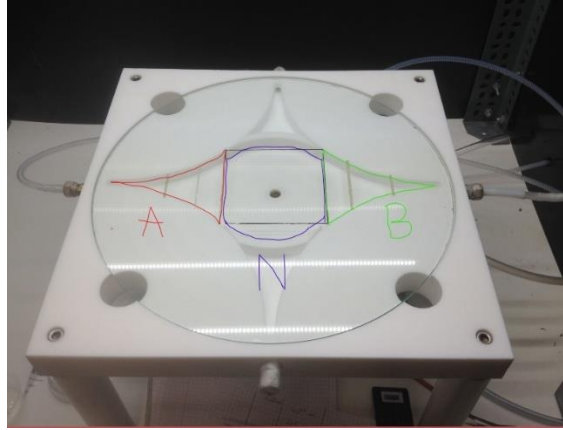


Figure 9. Olfactomètre à 4 voies (les voies Nord et Sud sont bouchées) avec les 3 zones A, N, B.



Figure 10. Cuve de verre avec les plantules de froment.

Un nombre de 20 coccinelles est utilisé pour chaque modalité avec une distinction entre mâle et femelle. Les coccinelles sont disposées une à une dans le dispositif et chaque répétition dure 3 minutes. Trois paramètres comportementaux sont observés : la première zone (A ou B) à être choisie par la coccinelle, le temps passé par celle-ci dans chacune de ces zones et finalement, la dernière zone dans laquelle elle se situe au terme du temps écoulé.

1.2.2 Méthode d'analyses statistiques

Le logiciel Minitab 2017 est employé pour réaliser les analyses statistiques. Le tableur Excel est utilisé pour réaliser les graphiques.

Le premier côté choisi, le dernier côté choisi et celui pour lequel la coccinelle a passé le plus de temps sont analysés avec un test binomial. L'hypothèse nulle étant que les coccinelles choisissent les 2 côtés avec la même proportion.

1.3 Matériel pour la manipulation 2

Le froment, les pucerons ainsi que le sémiochimique népétalactone et l'éliciteur Hrip1 utilisés pour cette manipulation sont identiques à la manipulation 1.

1.3.1 Episyrrhus balteatus

Les femelles gravides d'*Episyrrhus balteatus* De Geer ont été sélectionnées à partir d'un élevage de masse localisé dans les laboratoires de l'unité d'entomologie fonctionnelle et évolutive à Gembloux Agro-Bio Tech. La population de syrphes est maintenue dans des volières (75 x 60 x 90 cm) et nourrie avec du pollen frais, miel et sucre. La température de la pièce est de 22 +/- 1 °C, l'humidité relative de 50 +/- 10 % et la photopériode de 8 h.

Pour induire l'oviposition lors de l'élevage, des plants de *V. faba* sont infestés avec des pucerons du pois (*Acyrtosiphon pisum* Harris) et insérés à l'intérieur d'une volière pendant une période de 24h. Les larves d'*E. balteatus* sont maintenues sur les plants et nourries avec les pucerons du pois jusqu'à ce qu'elles atteignent le stade pupes. Plusieurs générations de syrphes se sont succédé en élevage avant d'être utilisées lors des expériences.

1.4 Méthodologie pour la manipulation 2

1.4.1 Protocole

Pour cette manipulation, les 3 mêmes modalités que la précédente sont réalisées.

Le dispositif expérimental consiste en une volière (45 x 45 x 88 cm) divisée en 3 zones A, N et B (Figure 11). La zone N est une zone neutre, mesure 10 cm de large et se situe au centre de la volière. Les pots contenant 2 plantules de froment sont disposés de part et d'autre du point central, chacun dans une zone, à une distance de 30 cm de ce point. La volière est illuminée de façon homogène et la température est de 22 °C.

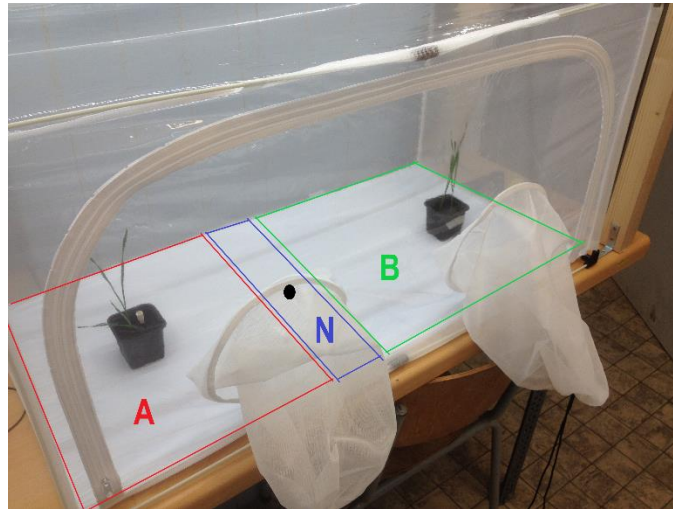


Figure 11. Dispositif expérimental avec les 3 zones A, N, B.

Pour chaque modalité, 6 répétitions sont effectuées. L'observation et la mesure temporelle de différents comportements définis dans chaque zone sont réalisées :

- L'immobilité : le syrpe est totalement immobile.
- Le vol : le syrpe vole à travers la cage ou proche des plantules.
- Le choix et l'acceptation du plant : le syrpe est immobile sur la plantule et/ou se déplace dessus et/ou utilise son proboscis afin d'identifier le substrat et accepter la plante.
- L'oviposition : le syrpe effectue une protraction de son abdomen et pond un œuf.

Une observation de 15 minutes du comportement du syrpe est effectuée toutes les heures. L'expérience durant 2h15, 3 séquences d'observations par répétition sont réalisées. Après chacune de celles-ci, un remplacement et une inversion des plantules sont effectués. Le nombre d'œufs sur les plantules est recensé à la fin de l'expérience.

1.4.2 Méthode d'analyses statistiques

L'analyse statistique a été réalisée à l'aide du logiciel R Studio. Le tableur Excel a été utilisé pour réaliser les graphiques.

Pour chaque modalité et pour chaque traitement au sein de celle-ci, un test de Friedman a été effectué pour comparer le temps passé par les syrpes pour chaque comportement afin de mettre en évidence une différence entre ceux-ci. L'hypothèse nulle étant que le temps dépensé par les syrpes pour chaque comportement est identique. Si celle-ci est réfutée, un test de Conover est effectué afin d'évaluer quels comportements diffèrent entre eux. Finalement, un test de Wilcoxon est réalisé afin de comparer

les moyennes de temps déployées entre les comportements respectifs de chaque traitement pour chaque modalité ainsi que le nombre d'œufs pondus en fonction des traitements.

1.5 Essai en champ

1.5.1 La népétalactone

La népétalactone a la même origine et la même pureté que celle utilisée lors des 2 premières manipulations. La concentration appliquée durant l'ensemble des essais en champ est de 1%. Le produit est conservé dans un frigo à 4 °C.

1.5.2 Le salicylate de méthyle

L'unité de Protection des plantes de la Shandong Agricultural University a fourni le salicylate de méthyle sous forme de granulés. Ceux-ci sont composés d'eau (55 %), d'huile de tournesol (12 %), d'alginate de sodium (1%) et de salicylate de méthyle (32) %.

1.5.3 La formulation élicitrice Peat1

La formulation est fournie par l'institut de Protection des plantes de CAAS (Académie Chinoise des Sciences Agricoles). Le produit commercial consiste en une poudre mouillable contenant 3 % de protéines élicitrices (Peat1) et 3 % d'aminooligosaccharide (Figure 12). La masse d'un sachet est de 15 g et est applicable pour 100 m². Une dilution dans de l'eau est nécessaire à la pulvérisation à hauteur d'1 g de produit pour 1 l d'eau.



Figure 12. Formulation élicitrice Peat1.

1.5.4 *Bacillus amyloliquefaciens*

Le laboratoire Microbial Production and Interactions (MiPI) de GxABT a fourni la bactérie dans des boîtes de Petri. Contrairement aux autres produits, nous avons réalisé cette formulation et l'avons élaborée dans les laboratoires de l'unité de Plant Protection de la Shandong Agricultural University. En voici le protocole de fabrication :

Milieu de culture : 30 g/l bactopectone ; 20 g/l saccharose ; 1.9 g/l extrait de levure ; 1.9 g/l KH_2PO_4 ; 0.001 mg/l CuSO_4 ; 0.005 mg/l $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; 0.004 mg/l NaMoO_4 ; 0.002 mg/l KI ; 3.6 mg/l $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$; 0.45 g/l MgSO_4 ; 0.014 mg/l $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.01 mg/l H_3BO_3 ; 10 mg/l Acide citrique. Ajustement du pH à 6.8.

Les cultures sont réalisées dans des récipients de 1 l enrichis de 500 ml de milieu. Les récipients ont été inoculés de 5 ml d'une pré-culture effectuée dans le même milieu durant la nuit. Les récipients sont incubés sous agitation par un agitateur rotatif pendant 48 h à 28° C.

Au terme du temps d'incubation, une mesure de la turbidité (OD) à 600 nm est effectuée et permet la surveillance de la densité bactérienne. Celle-ci est convertie en concentration cellulaire sachant qu'une unité a été calculée en utilisant la relation OD 600 nm qui correspond à $1,5 \cdot 10^8$ UFC/ml.

Ensuite, les cultures sont centrifugées (15 min, 13000 g) et le culot cellulaire est remis en suspension dans un volume d'eau de peptone stérile (0.5 g/l bacto-peptone, 5 g/l NaCl et tween 80) pour obtenir 10^7 cellules/ml.

1.5.5 Le froment

La variété de froment est le Tai Mai 198. Il est semé au mois d'octobre avec une densité de 13.5 kg/hectare. Le champ est fertilisé deux fois au mois d'octobre de l'année 2016 : la première avec 50 kg de NPK (14 : 15 : 16) et la deuxième avec 20 kg d'urée. Aucun pesticide n'est appliqué sur le champ ni avant ni pendant l'expérimentation. Le précédent cultural est le maïs.

1.5.6 Parcelle expérimentale en champ

Le champ expérimental se situe dans la province du Shandong en Chine aux coordonnées 35°54' Nord, 16°08' Est. Il a une longueur de 100 mètres pour 65 mètres de large (Figure 13). Pour des raisons de disposition des parcelles et pour limiter les effets de bordure, une délimitation entre les bords et les parcelles est réalisée. De ce fait, 7 mètres sont soustraits sur le côté Ouest, 10 mètres sur le côté Est et 0.5 mètres sur les côtés Nord et Sud. Le champ expérimental mesure dès lors 47.5 mètres de large et 99 mètres de long. Le champ est délimité par des cultures de froment sur les côtés Nord et Est, par une culture de choux (succédée par du maïs) sur le côté Ouest et par un mur le séparant d'une culture d'ail pour le côté Sud.

Le champ est divisé en 18 parcelles de 10 x 10 mètres de côtés. Ces parcelles sont séparées entre elles par 9 m de long horizontalement et 8 m de long verticalement. Elles sont réparties suivant un dispositif en bloc aléatoire complet comprenant 3 blocs verticaux. Chacun de ces blocs dispose de façon aléatoire des 6 modalités suivantes : les sémiochimiques népétalactone et salicylate de méthyle (SM) les formulations élicitrices Peat1, *B. amyloliquefaciens*, une combinaison Peat1/salicylate de méthyle et finalement le témoin.

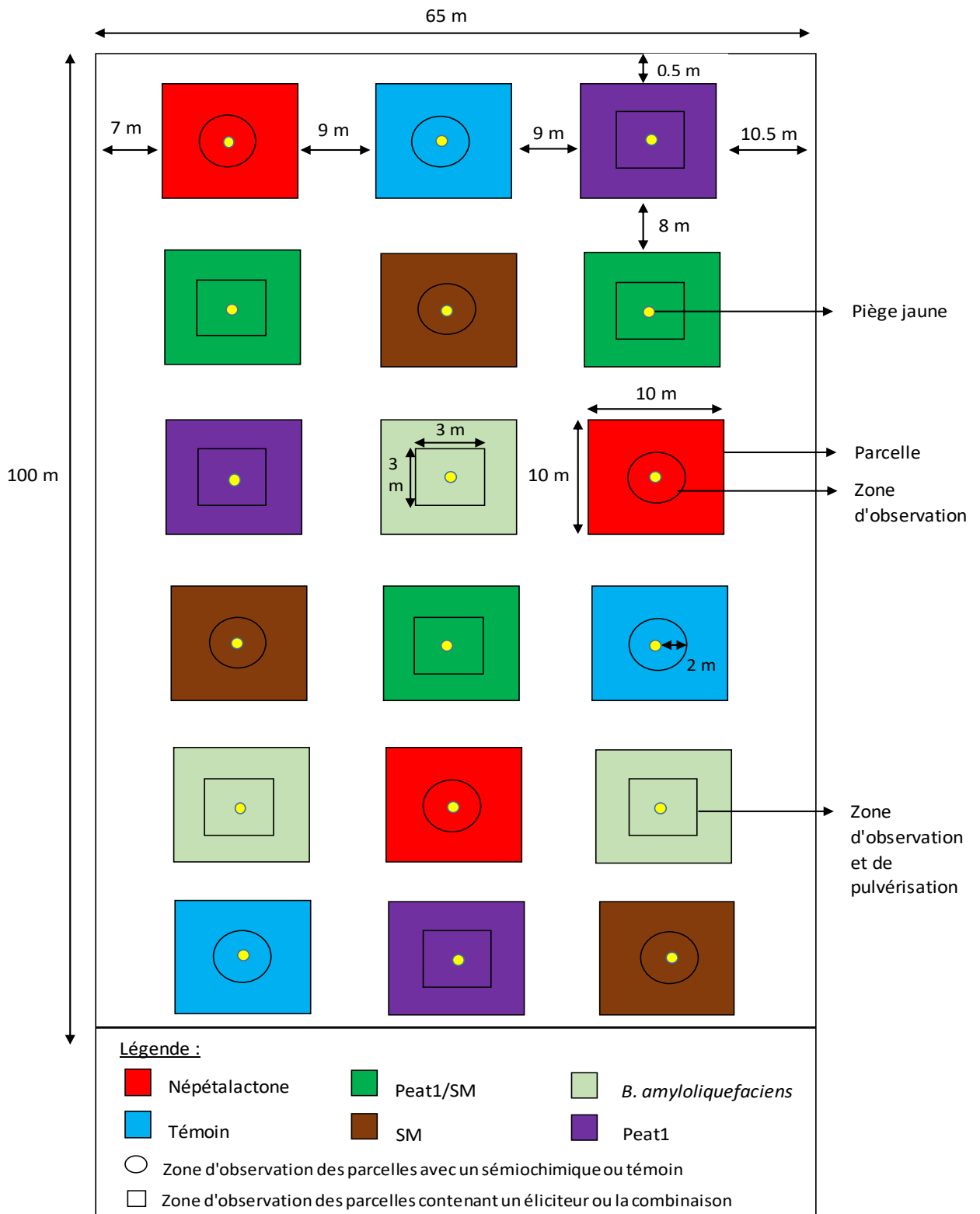


Figure 13. Champ expérimental.

Ordinairement, la formulation élicitrice *B. amyloliquefaciens* doit se verser au pied des plants de froment. Cela étant impossible à réaliser, la pulvérisation du produit est réalisée sur des carrés de 9 m² au sein des parcelles de 10 x 10 mètres (Figure 14). Pour comparer similairement les méthodes d'échantillonnage et d'observation des formulations élictrices, le même système est appliqué pour les parcelles contenant Peat1 ainsi que celles avec les combinaisons Peat1/salicylate de méthyle.



Figure 14. Carré de 3 x 3 mètres au sein d'une parcelle de Hripl.

Chaque parcelle contient un piège jaune en son centre dont la hauteur est modulable en fonction de la hauteur de la culture (Figure 19). Ces pièges contiennent de l'eau et du détergent (savon pour les mains), provoquant la noyade et le piégeage des insectes.

1.5.7 Application des traitements

L'application des sémiocchimiques népétalactone et salicylate de méthyle ainsi que le témoin est réalisée la première fois le vendredi 14 avril 2017. Pour la népétalactone, une quantité de 100 µl est disposée dans un diffuseur en caoutchouc sur le sommet du piège jaune et protégé du vent et de la pluie par une bouteille en plastique trouée sur ses côtés (Figure 15). Le contenant du diffuseur est remplacé chaque semaine. Concernant le salicylate de méthyle, des granulés d'une masse totale de 10 g sont suspendus dans un filet sous le piège jaune correspondant et renouvelés toutes les 2 semaines. Finalement, les parcelles témoins possèdent un piège jaune ne contenant que de l'eau et du détergent. De l'eau est rajoutée dans les pièges 1 à 2 fois par semaine afin d'éviter un assèchement et un biais dans le piégeage des insectes.



Figure 15. Piège jaune avec bouteille en plastique protectrice.

Les formulations élicitrices Peat1, *B. amyloliquefaciens* et la combinaison Peat1/SM sont implantées le vendredi 21 avril 2017 en raison d'un retard de fabrication de *B. amyloliquefaciens*. La pulvérisation des produits s'est faite à l'aide d'un pulvérisateur à dos. Trois pulvérisations sont appliquées et ceci toutes les 2 semaines. Pour la formulation *B. amyloliquefaciens*, 1 l de solution contenant du bacto-peptone, du NaCl, du tween 80 et du *B. amyloliquefaciens* est pulvérisé pour une surface de 9 m². La concentration de ce dernier étant de 4 %. Pour les parcelles contenant Peat1, 1.35 l de solution contenant de l'eau et du Peat1 est pulvérisé pour une surface de 9 m². La concentration de Peat1 est de 1g.l⁻¹.

1.5.8 Récolte et identification des insectes

Du 21 avril au 2 juin 2017, 7 récoltes à raison d'une par semaine ont eu lieu pour les parcelles avec népétalactone, SM et témoin tandis que 6 récoltes sont effectuées pour les parcelles impliquant un éliciteur. Les insectes collectés sont stockés dans de l'éthanol à 72 %. Une fois ramené au laboratoire, les insectes sont dénombrés et identifiés jusqu'à l'espèce ou au genre à l'aide de binoculaires et de clés d'identification (Powell, 1982 ; Roy et al., 1989 ; Verlinden, 1994 ; Bagnée et al., 2000 ; Tomanovic, 2003 ; San Martin, 2004 ; Japoshvili et Karaka, 2009 ; Tomanovic et al., 2009 ; Van Veen, 2010).

1.5.9 Observations directes

Un comptage direct des insectes auxiliaires aphidiphages et des ravageurs du blé est également effectué 1 fois par semaine aux mêmes dates que mentionnées précédemment. Les ennemis naturels comptabilisés sont les larves et les adultes de coccinelle, les larves de syrphes et chrysopes et les momies. Pour les ravageurs du blé, les acariens bruns du blé sont relevés.

Pour les parcelles contenant un éliciteur, les comptages se sont déroulés à 5 points différents, sur 10 talles par point, répartis au hasard au sein des carrés de 3 x 3 mètres. Pour les autres parcelles, les 5 points sont situés dans un périmètre de maximum 2 mètres autour des pièges jaunes (Figure 12).

Un échantillon comprenant entre 30 et 50 momies collectées au hasard dans le champ est également réalisé à partir du 5 mai jusqu'au 2 juin 2017 (5 collectes). L'idée étant d'avoir un aperçu général des proportions entre parasitoïdes et hyperparasitoïdes parmi les momies. Ces dernières sont conservées au laboratoire dans des tubes fermés par un filet à mailles fines jusqu'à leur émergence. Les parasitoïdes et hyperparasitoïdes sont identifiés après être tuées au congélateur pendant quelques heures.

1.5.10 Recensement des maladies sur froment

Une observation d'éventuelles maladies du froment basée sur une échelle visuelle et personnelle est réalisée tout au long de l'expérimentation. Les maladies sont référencées à un chiffre de 0 à 5 suivant leur taux de couverture par rapport à la parcelle. Le chiffre 0 correspondant à une absence de la maladie, 1 pour 1 à 25 %, 2 pour 25 à 50 %, 3 pour 50 à 75 %, 4 pour 75 à 99 % et 5 pour l'entièreté de la parcelle contaminée.

1.5.11 Méthode d'analyses statistiques

L'analyse des résultats s'est effectuée via le logiciel Minitab 16. Les graphiques ont été réalisés à l'aide du tableur Excel 2013.

Des GLM (General Linear Model) comprenant un test de Tukey ont été effectuées afin de découvrir si les facteurs traitements (6), dates (6) et blocs (3) avaient un effet sur le nombre de prédateurs récoltés par piège et observés par parcelle, le nombre de momies observées par parcelle, le nombre de parasitoïdes récoltés par piège et le nombre de ravageurs récoltés par piège durant la saison culturale. Dans le cas où les facteurs blocs ou traitements avaient un effet significatif, des GLM pour chaque date (6) étaient réalisées avec pour chacune d'elles les facteurs traitements et blocs. Des GLM avec les facteurs traitements (6) et dates (6) ont également été appliquées sur l'espèce de coccinelle *H. axyridis* et l'espèce de syrphé *E. balteatus* afin de déterminer si les traitements avaient un effet sur leur population.

Afin de les normaliser, une transformation $\log_{10}(x + 1)$ a été appliquée sur toutes les données.

2. Résultats et discussions

2.1 Résultats de la manipulation 1

2.1.1 Taux de réponse des coccinelles selon les sources d'odeurs

Les taux de réponses pour le test plantules avec népétalactone versus plantules témoin (PN VS PT) sont de 86 %, 77 % et 80 % respectivement pour les mâles, les femelles et le total des individus (Figure 16). Ils sont de 88 %, 83 % et 85 % pour le test plantules avec Hrip1 versus plantules témoin (PH VS PT) et de 75 %, 92 % et 85 % pour le test plantules avec népétalactone versus plantules infestées de pucerons (PN VS PIP).

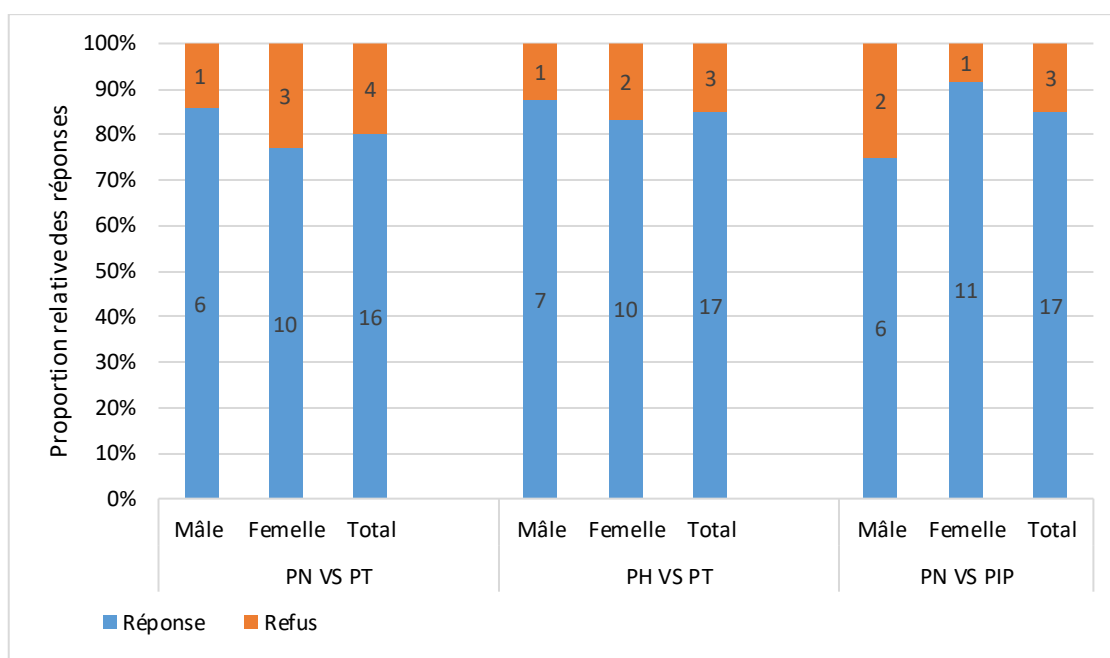


Figure 16. Taux de réponse et nombre de coccinelles testées selon les genres et en fonction des différentes sources d'odeurs. PN : Plantules avec Népétalactone. PT : Plantules Témoin. PIP : Plantules Infestées de Pucerons.

2.1.2 Réponses comportementales des coccinelles selon les sources d'odeurs testées

Sur l'ensemble des modalités testées à savoir PN vs PT, PH vs PT et PN vs PIP (Figures 17 à 19), aucun mâle ni femelle coccinelle n'a présenté d'attraction pour un côté particulier correspondant à une source d'odeur (Tableau 2 en annexe). Seul la népétalactone a un effet sur le nombre total de coccinelles pour le premier choix du test PN VS PIP ($P = 0.049$).

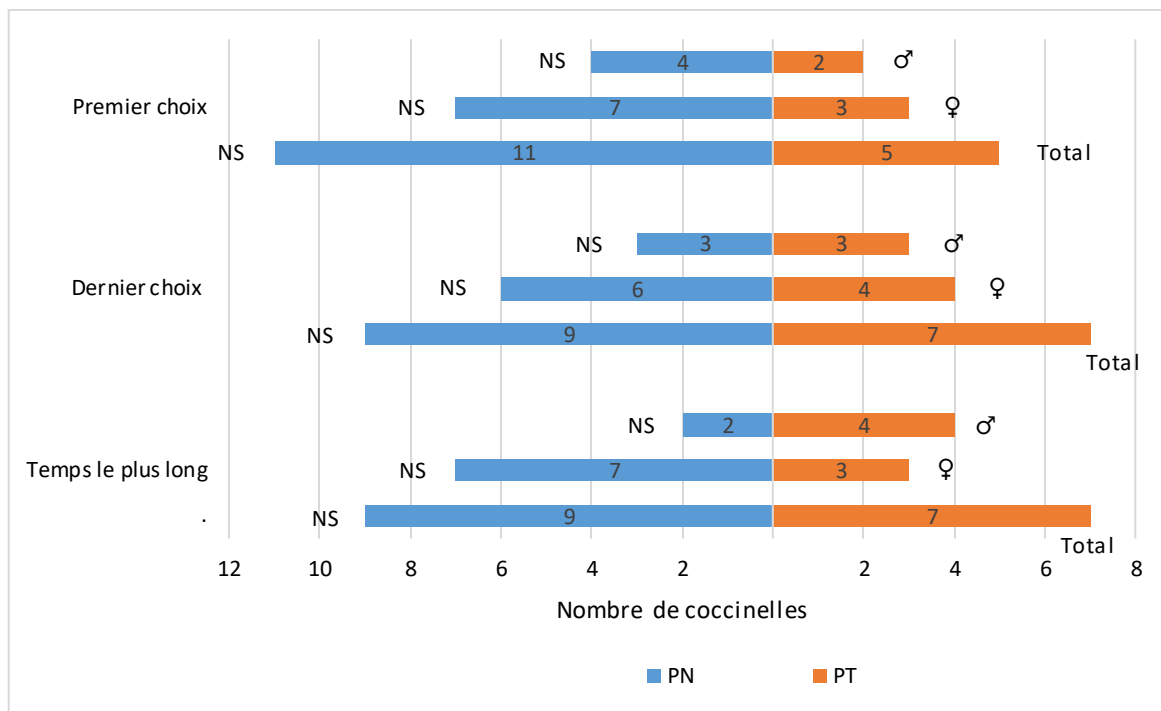


Figure 17. Choix de réponse des coccinelles face aux sources d'odeurs testées : PN VS PT. Les différences statistiques sont indiquées par un astérisque lorsque $P < 0.05$ (*) et par NS lorsqu'il n'y a pas de différence significative. Le symbole ♀ représente les coccinelles femelles tandis que ♂ correspond aux mâles.

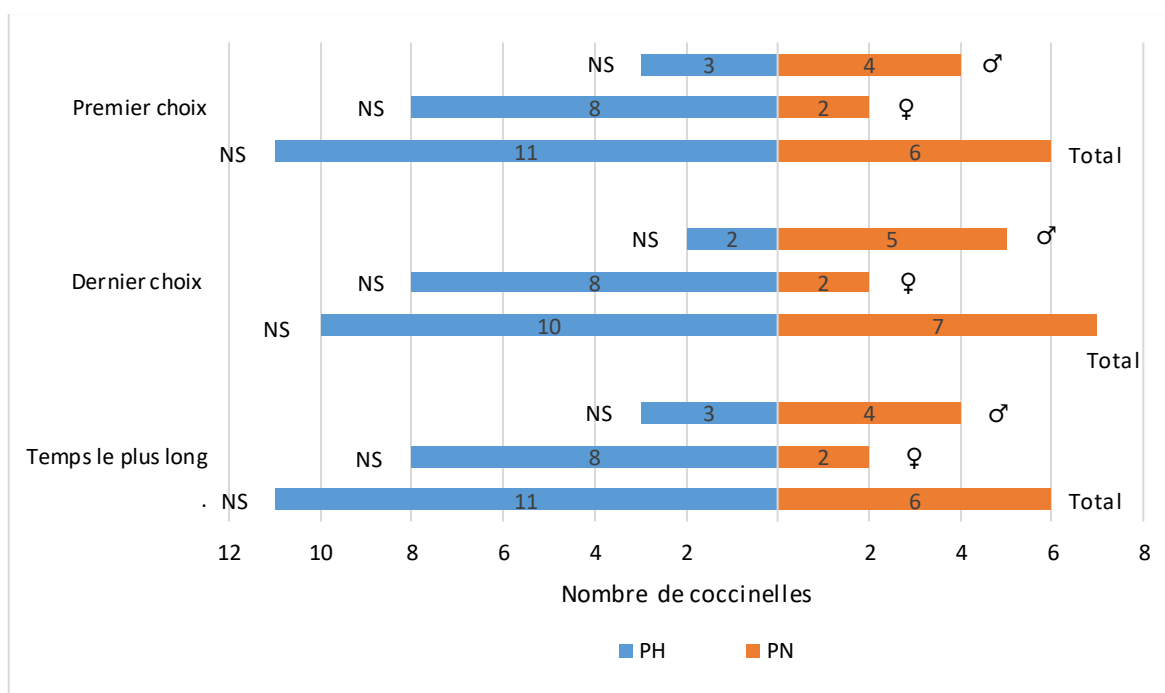


Figure 18. Choix de réponse des coccinelles face aux sources d'odeurs testées : PH VS PN. Les différences statistiques sont indiquées par un astérisque lorsque $P < 0.05$ (*) et par NS lorsqu'il n'y a pas de différence significative. Le symbole ♀ représente les coccinelles femelles tandis que ♂ correspond aux mâles.

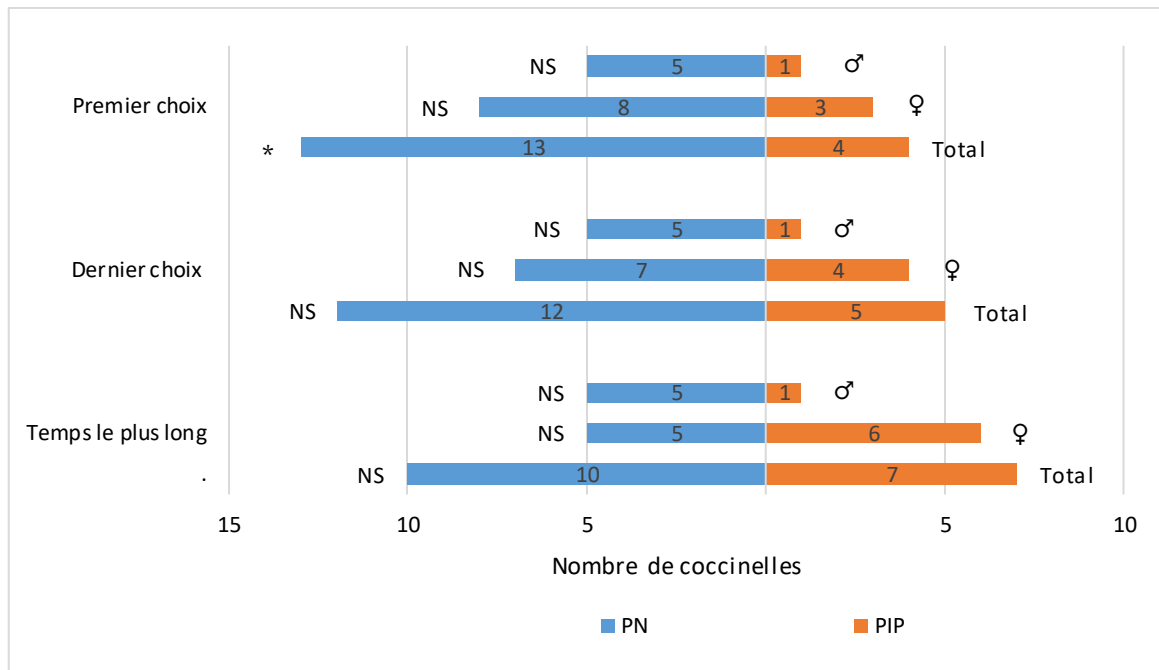


Figure 19. Choix de réponse des coccinelles face aux sources d'odeurs testées : PN VS PIP. Les différences statistiques sont indiquées par un astérisque lorsque $P < 0.05$ (*) et par NS lorsqu'il n'y a pas de différence significative. Le symbole ♀ représente les coccinelles femelles tandis que ♂ correspond aux mâles.

2.2 Discussion de la manipulation 1

En préambule, il est nécessaire de notifier que le nombre de répétitions appliqué durant l'ensemble de l'expérimentation était insuffisant au minimum requis pour une interprétation statistique fiable. Cependant, les résultats obtenus peuvent tout de même apporter certaines considérations quant aux produits testés.

Dans un test de préférence à l'aide d'un tunnel de vol, Leroy et al., 2012 ont démontré l'attrance des femelles d'*H. axyridis* ($\geq 70\%$) et celle moindre des mâles (50 %) pour la népétalactone. Le test PN vs PT apporte un rendu similaire et tend à confirmer les conclusions de cette expérimentation. Par ailleurs, malgré une concentration en népétalactone utilisée plus élevée ($400 \text{ ng}/\mu\text{l}^{-1}$) que celle employée par Leroy et al., (2012) ($10 \text{ ng}/\mu\text{l}^{-1}$), les proportions de coccinelles attirées par le produit ne sont pas plus fortes. Ceci est en contradiction avec l'étude de Zhu et al., 1999 qui ont démontré que les réponses comportementales de l'espèce de coccinelle *Coleomegilla maculata* De Geer augmentaient selon les concentrations en népétalactone appliquées. Toutefois, le manque de répétitions dans l'expérience pourrait expliquer cette contradiction.

Leroy et collègues., (2012) ont également démontré l'attrance d'*H. axyridis* pour des plants de *Vicia Faba* L infestées de pucerons par rapport à un contrôle négatif. Sachant qu'un puceron femelle ne

produit qu'entre 1 et 2 ng de népétalactone (Pickett et al., 1992) et toujours selon Zhu et al., (1999), la haute concentration de celle-ci utilisée pourrait expliquer la tendance qu'ont les coccinelles mâles et femelles à choisir le traitement PN dans le test PN vs PIP. Afin d'observer si les coccinelles répondent de la même manière à la népétalactone seule ou émise naturellement par des pucerons, il faudrait réitérer l'expérience avec des concentrations moindres en népétalactone pour le traitement PN.

Des études menées par Kulye et collègues., (2012) ont démontré que Hrip1 induisait une RSA sur des plants de tabac. La tendance des femelles à être fortement attirées par rapport à PH pourrait s'expliquer par le fait qu'elles perçoivent des composés volatils émis par ces plantes en réponse à Hrip1. Cette dernière interpréterait alors les composés volatils comme une potentielle attaque de la plante par des pucerons. Les mâles, quant à eux, ne semblent pas être affectés par Hrip1. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette absence de comportement chez ceux-ci. Premièrement, cela suggérerait que les composés volatils émis par les plantes traitées à l'Hrip1 ne soient reconnus que par les femelles. Ensuite, les mâles pourraient également reconnaître ces composés sans pour autant en être influencés. Finalement, le nombre plus faible de mâles testés comparativement aux femelles pourrait également ne pas être suffisant pour avoir une vision assez représentative. Une électroantennographie serait à envisager afin de confirmer ces différences de comportements entre les 2 sexes.

Les substances sémiachimiques provenant des pucerons (népétalactone) et les composés volatils émis par les plantes en réponse à une attaque ou à des dommages (induit par Hrip1) agissent comme des kairomones envers *H. axyridis* et plus particulièrement sur les femelles. Ils modifient son comportement par la recherche active de proie. Par cette expérience, la népétalactone et l'éliciteur Hrip1 ont montré certaines tendances à agir comme des éléments attractifs envers cette espèce de coccinelle et pourraient donc se montrer utiles dans une approche de lutte intégrée.

2.3 Résultats de la manipulation 2

Le temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement du test PN vs PT suivant le traitement est présenté (Figure 20). Concernant ce test et pour le traitement PN, une différence hautement significative existe entre les comportements (Friedman $\chi^2 = 12$, $df = 3$, p -valeur = 0.007). Une différence significative apparaît entre le comportement "Immobilité" et le comportement "Acceptation" ($p = 0.018$) et hautement significative entre "Immobilité" et "Oviposition" ($p < 0.001$). Les mêmes différences sont observées entre le comportement "Vol" et "acceptation" ($p = 0.018$) ainsi qu'entre "Vol" et "Oviposition" ($p < 0.001$). Pour le traitement PT, une différence hautement significative existe entre les traitements (Friedman $\chi^2 = 12.306$, $df = 3$, p -valeur = 0.006). Des différences hautement significatives apparaissent entre le comportement "Immobilité" et les comportements "Acceptation" ($p = 0.003$) et "Oviposition" ($p = 0.002$) ainsi qu'entre le comportement

"Vol" et les comportements "Acceptation" ($p = 0.003$) et "Oviposition" ($p = 0.002$). Finalement, aucune différence n'est remarquée entre les comportements respectifs de ces deux traitements (voir Tableau 3 en Annexe pour les p-valeurs).

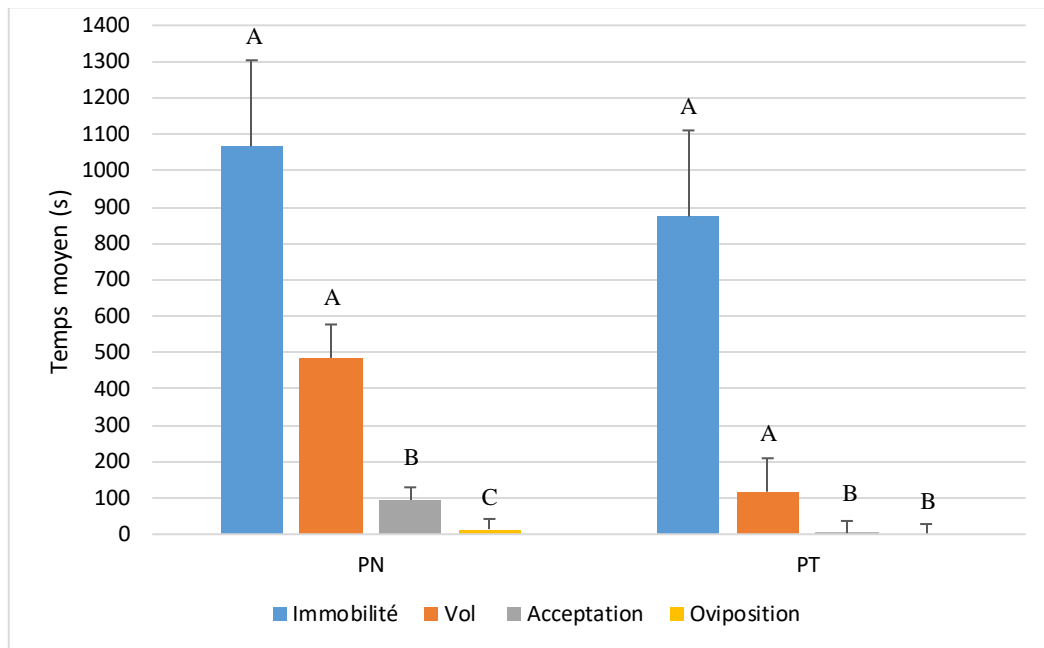


Figure 20. Temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement en fonction du traitement du test PN vs PT. Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes qui ne partagent pas la même lettre sont différentes au sein du traitement.

Le temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement du test PH vs PT suivant le traitement est présenté (Figure 21). Pour le test PH vs PT et pour le traitement PH, une différence hautement significative existe entre les traitements (Friedman $\chi^2 = 11.47$, $df = 3$, $p\text{-value} = 0.009$). Il existe des différences hautement significatives entre le comportement "Immobilité" et les comportements "Acceptation" ($p = 0.005$) et "Oviposition" ($p = 0.002$) ainsi qu'entre le comportement "Vol" et les comportements "Acceptation" ($p = 0.009$) et "Oviposition" ($p = 0.005$). Pour le traitement PT, une différence très hautement significative existe entre comportements (Friedman $\chi^2 = 17.118$, $df = 3$, $p\text{-value} < 0.001$). Le comportement "Immobilité" diffère avec une valeur très hautement significative des comportements "Vol" ($p < 0.001$), "Acceptation" ($p < 0.001$) et "Oviposition" ($p < 0.001$). Le comportement "Vol" diffère avec une valeur très hautement significative des comportements "Acceptation" ($p < 0.001$) et "Oviposition" ($p < 0.001$). Finalement, aucune différence n'est remarquée entre les comportements respectifs de ces deux traitements (voir Tableau 3 en Annexe pour les p-valeurs).

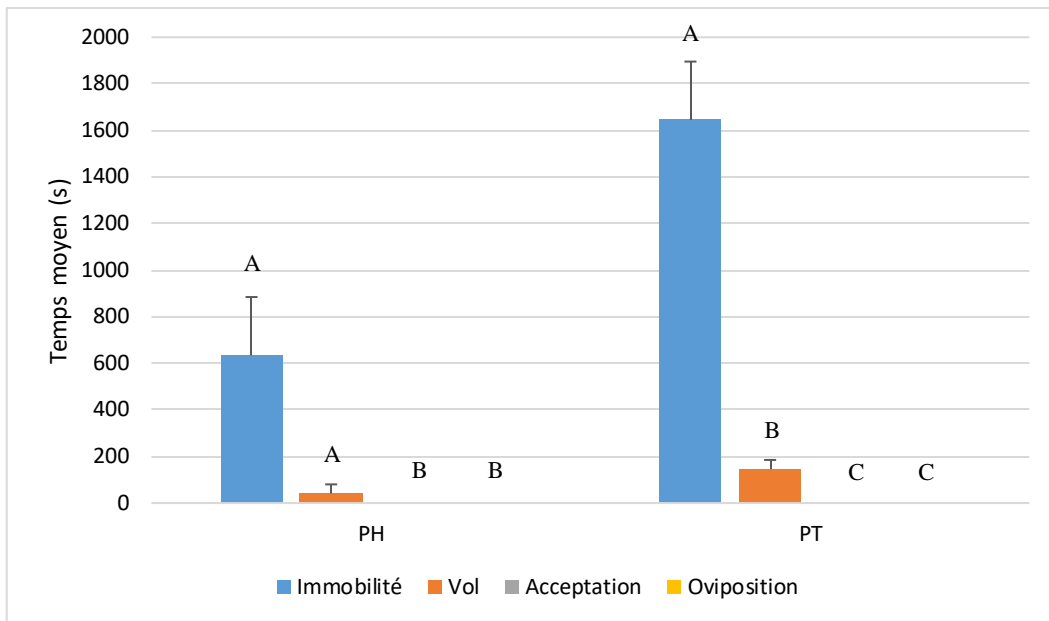


Figure 21. Temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement en fonction du traitement du test PH vs PT. Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes qui ne partagent pas la même lettre sont différentes au sein du traitement.

Le temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement du test PN vs PIP suivant le traitement est présenté (Figure 22). Pour ce test et concernant PN, une différence hautement significative existe entre traitements (Friedman $\chi^2 = 13.364$, $df = 3$, p -value = 0.004). Une différence significative apparaît entre le comportement "Immobilité" et "Vol" ($p = 0.047$) et très hautement significative entre le comportement "Immobilité" et les comportements "Acceptation" ($p < 0.001$) et "Oviposition" ($p < 0.001$). Pour PIP, il n'existe aucune différence entre les comportements (Friedman $\chi^2 = 7.316$, $df = 3$, p -value = 0.062). Aucune différence n'existe également entre les comportements respectifs de ces deux traitements (voir Tableau 3 en Annexe pour les p -valeurs).

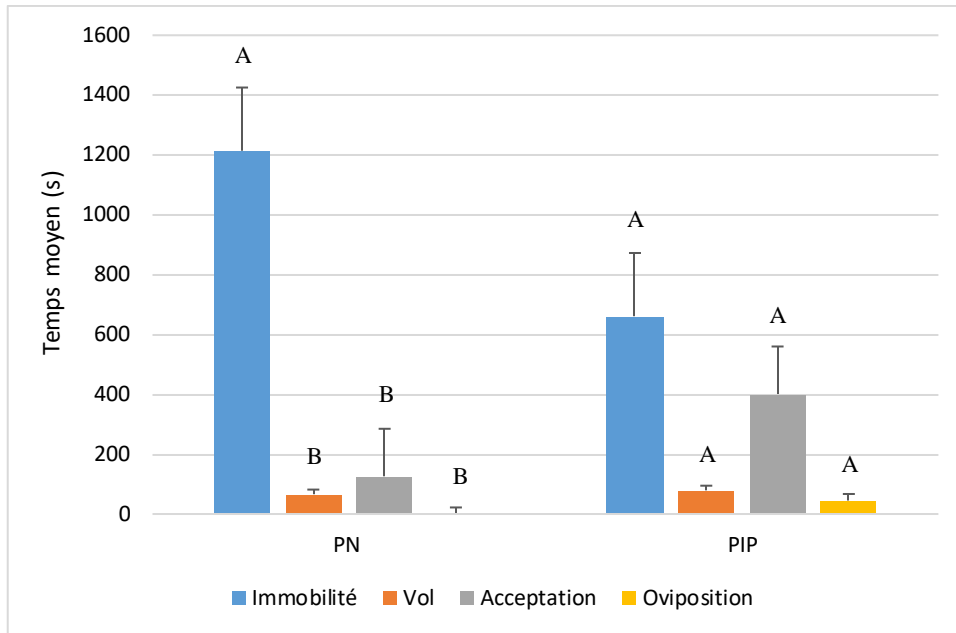


Figure 22. Temps moyen dépensé par les syrphes pour chaque comportement en fonction du traitement du test PN vs PIP. Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes qui ne partagent pas la même lettre sont différentes au sein du traitement.

Il n'existe pas de différence significative entre le nombre d'œufs par traitement pour les tests PN vs PT et PN vs PIP (Figure 23, voir Tableau 3 en Annexe pour les p-valeurs). Le nombre d'œufs pour le test PH vs PT étant nul, aucun graphe n'est réalisé.

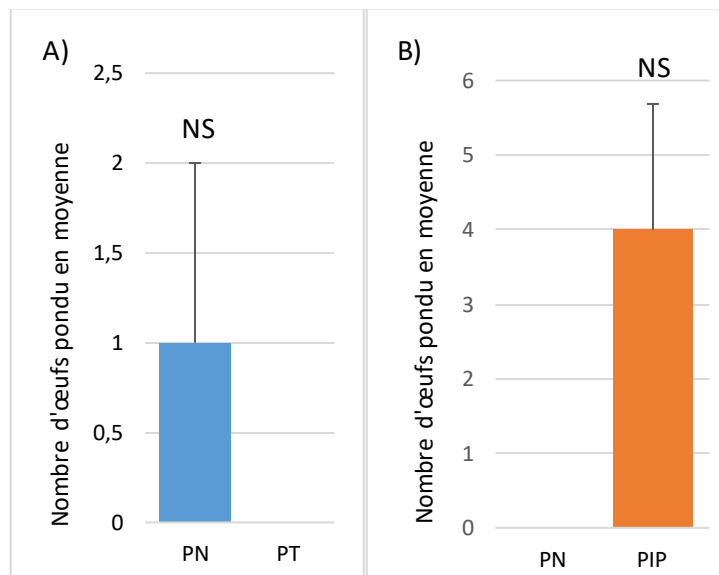


Figure 23. Nombre moyen d'œufs par traitement pour les tests A) PN vs PT et B) PN vs PIP. Les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne. NS signifie qu'il n'existe pas de différence entre traitements.

Figure 24. Nombre moyen d'œufs par traitement pour les tests A) PN vs PT et B) PN vs PIP. Les barres indiquent l'erreur standard de la moyenne. NS signifie qu'il n'existe pas de différence entre traitements.

2.4 Discussion de la manipulation 2

En plus des substances sémiachimiques émises par les insectes phytophages, les plantes sont elles aussi capables d'émettre des composés volatils (COV) en réponse à une attaque de ravageurs ou à l'apparition d'un dommage. Dans leur étude, Verheggen et al., (2008) ont démontré le rôle clé joué par ces différents composés chimiques dans le comportement d'*E. balteatus*. Les COV des pucerons (excluant la népétalactone) et des plantes de *V. faba* provoquent une recherche active du syrphe et induisent l'oviposition chez celui-ci, même en l'absence de pucerons.

Pour le test PN vs PT, il n'y a pas eu de différence significative entre les comportements des 2 traitements malgré des tendances favorables pour les plantules avec népétalactone. En effet, le temps passé pour chaque comportement du traitement PN est supérieur à ceux du traitement PT. Ce dernier ayant des valeurs nulles pour les comportements "Acceptation" et "Oviposition". De plus, la présence d'œufs pour PN renforcerait l'idée que, de même que les sémiachimiques utilisés par Verheggen et al., (2008), la népétalactone modifie le comportement d'*E. balteatus*. Pour expliquer le faible nombre d'œufs pondus, plusieurs hypothèses sont émises. Premièrement et comme le démontrent Scholz et Poehling., (2000), les syrphes femelles ne déposent des œufs que sur des plantes infestées de pucerons ou ayant eu des pucerons. Comme cela n'est pas le cas pour PN, il est possible que cela ait eu une influence négative sur le comportement de ponte. Deuxièmement, l'aspect visuel de la plante comme la couleur ou sa structure comme la verticalité des feuilles influencent également ce comportement (Völk et al., 2007). Les plantes utilisées n'étaient dès lors peut-être pas assez développées, présentaient des défauts ou n'était pas assez colorées. Finalement, il était remarqué durant les observations que les syrphes avaient besoin d'un certain temps d'adaptation à leur nouvel environnement. Il est possible qu'un nombre plus élevé d'œufs aient été pondus si l'expérience avait duré plus longtemps. Dès lors, si de nouvelles expériences de ce type sont réalisées à l'avenir, il serait intéressant d'augmenter leur durée.

Pour le test PN vs PIP, les syrphes se sont posés sur les plantules de chaque traitement (avec une meilleure proportion pour PIP) mais les œufs ont été déposés sur les plantules infestées de pucerons uniquement. Ces tendances pour les résultats rejoindraient l'étude de Verheggen et al., (2008) qui ont démontré que *E. balteatus* choisissait préférentiellement des plantes *V. faba* infestées de pucerons plutôt que des sources d'odeurs émettant des COV. Les larves de syrphes, contrairement aux adultes, ne perçoivent pas les sémiachimiques pour localiser les pucerons ou alors seulement sur de courtes distances d'où l'importance pour une femelle syrphe de pondre à proximité de pucerons (Bargen et al., 1998 ; Francis et al., 2005). L'aspect visuel serait donc un critère prépondérant quant au comportement

de pontes des syrphes car malgré une tendance à être attirés pour PN (voir paragraphe précédent) et une concentration élevée du produit, les syrphes semblent préférer la présence de pucerons.

Dans le test PH vs PT, aucun des syrphes n'a eu de comportements "Acceptation" et/ou "Oviposition". Ils sont restés immobiles la quasi-totalité du temps. Il est possible que dans un premier temps, les concentrations en Hrip1 soient insuffisantes pour déclencher une réponse chez la plante. Dans un deuxième temps, il est possible que les réponses émises par les plantules traitées avec Hrip1 ne soient pas reconnues par *E. balteatus* ou n'influencent en rien son comportement malgré leurs perceptions. Contrairement à la manipulation 1, le dispositif expérimental n'est pas une enceinte hermétique. Si des COV ont été produits par la plante, il est possible que ceux-ci se soient dilués trop rapidement dans l'atmosphère de la pièce. .

2.5 Résultats des essais en champ

Le nombre moyen d'insectes aphidiphages et ravageurs de froment sur l'ensemble de la saison culturale est présenté (Tableau 1). Le nombre total d'insectes aphidiphages et ravageurs de froment sur l'ensemble de la saison culturale est présenté au (Tableau 4 en annexe). Une différenciation est faite selon que les insectes aient été observés directement en champ ou comptabilisés après avoir été récoltés dans les pièges jaunes.

Les ravageurs observés en champ (excluant les pucerons) sont représentés par l'espèce d'acarien brun *Petrobia latens* Müller. Les larves et les adultes de coccinelles sont les prédateurs les plus abondants. Loin derrière, on retrouve les larves de syrphes et finalement les larves de chrysopes. Ces dernières, ainsi que les acariens bruns, ne feront pas l'objet d'analyse statistique à titre individuel pour des raisons de données insuffisantes.

Contrairement aux observations en champ, les prédateurs les mieux représentés dans les pièges sont les syrphes dont l'espèce la plus abondante est *Eupeodes corollae* Fabricius. Viennent ensuite les coccinelles puis les chrysopes avec un nombre toujours aussi anecdotique. Parmi les nombreux parasitoïdes comptabilisés, les Braconidae sont en nombre nettement supérieur par rapport aux Aphelinidae. L'espèce *Aphidius gifuensis* Ashmead étant la plus représentée. Finalement, les ravageurs les plus importants (excluant les pucerons) sont les cicadelles (*Psammotettix striatus* L.) suivies de près par les thrips (*Haplothrips tritici* Kurdjumov). Les cécidomyies (*Sitodiplosis mosellana* Gehin) complètent la liste des ravageurs du froment.

Tableau 1. Nombre moyen d'insectes aphidiophages et ravageurs du froment sur l'ensemble du champ pour la saison culturale.

		Moyenne	Ecart-type
<i>OBSERVATIONS EN CHAMP</i>	Prédateurs	102	99
	Coccinellidae	89	87
	Syrphidae	12	11
	Chrysopidae	1	1
	Momies de parasitoïdes	1311	1005
	Ravageurs	4	7
	<i>Petrobia latens</i>	4	7
<i>RECOLTES DES PIEGES</i>	Prédateurs	161	114
	Coccinellidae	62	23
	<i>Harmonia axyridis</i>	38	17
	<i>Propylea japonica</i>	23	9
	<i>Coccinella septempunctata</i>	1	0.5
	Syrphidae	102	100
	<i>Episyrphus balteatus</i>	42	42
	<i>Eupeodes corollae</i>	54	61
	<i>Mesembrius flavipes</i>	5	2
	<i>Shaerophoria rueppelli</i>	0.5	1
	<i>Syrphus ribesii</i>	0.3	0.5
	Chrysopidae	1	1.5
	<i>Chrysoperla carnea</i>	1	1.5
	Parasitoïdes	716	799
	Braconidae	705	788
	<i>Aphidius gifuensis</i>	468	641
	<i>Aphidius avenae</i>	15	20
	<i>Ephedrus plagiator</i>	221	403
	<i>Toxares deltiger</i>	0.3	0.7
	Aphelinidae	12	4
	<i>Aphelinus abdominalis</i>	5	12
	<i>Aphelinus sp</i>	7	12
Ravageurs	152	123	
<i>Psammottetix striatus</i>	77	67	
<i>Laodelphax striatellus</i>	1	1	
<i>Haplothrips tritici</i>	67	83	
<i>Sitodiplosis mosellana</i>	7	7	

2.5.1 Prédateurs aphidiphages

2.5.1.1 Données au champ

Le nombre moyen de prédateurs par parcelle en fonction des dates et des traitements est présenté (Figure 25). Les populations de prédateurs aphidiphages par parcelle sont restées faibles jusqu'au 5 mai. A partir de cette date, leur nombre a augmenté jusqu'à atteindre un pic à la date du 26 mai pour ensuite chuter drastiquement une semaine plus tard et se rapprocher de zéro. Il existe une différence très hautement significative de ce nombre en fonction des dates ($p < 0.001$) (Figure 25). Les traitements ($p = 0.103$) et le facteur bloc sont non-significatifs ($p = 0.065$).

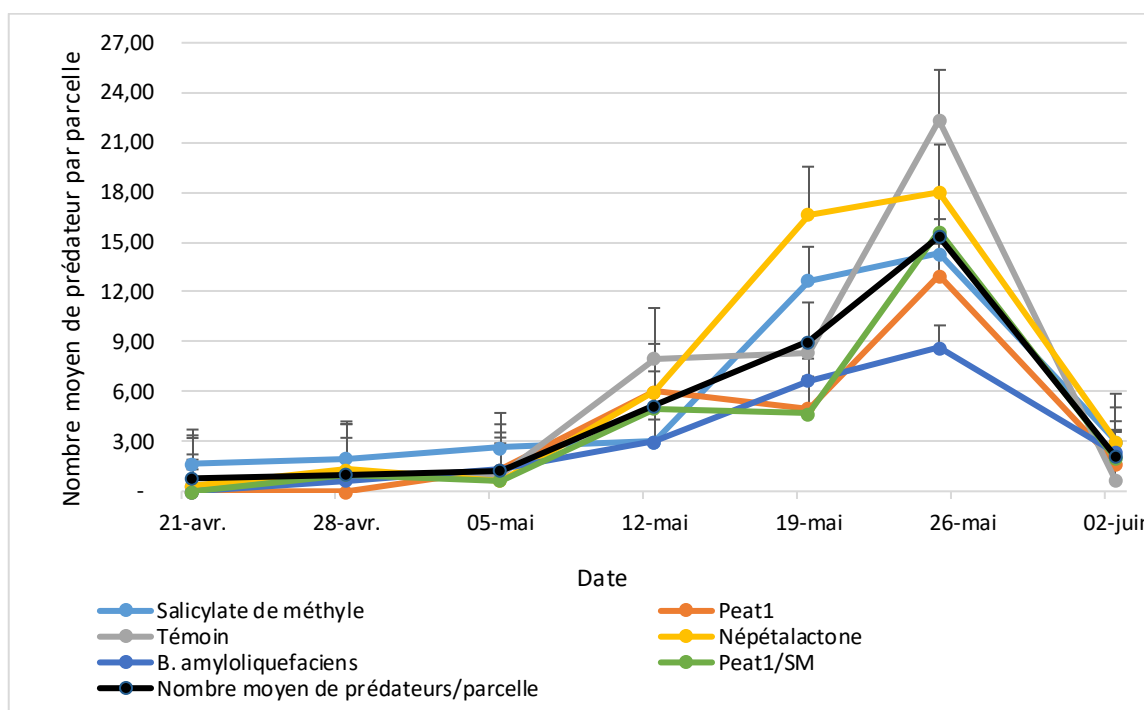


Figure 25. Nombre moyen de prédateurs par parcelle en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

2.5.1.2 Données des pièges

Excepté pour les prédateurs des pièges SM qui ont leur pic de population le 02 juin, on remarque que les courbes des prédateurs augmentent progressivement pour atteindre un pic le 26 mai avant de diminuer pour la dernière semaine (Figure 27).

Il existe une différence très hautement significative sur le nombre de prédateurs récoltés dans les pièges suivant les traitements ($p < 0.001$) (Figure 26) et les dates ($p < 0.001$) (Figure 27). Le facteur bloc est quant à lui non significatif ($p = 0.140$).

Lorsque une décomposition est faite selon les dates, une différence hautement significative ($p = 0.004$) apparaît entre le traitement SM et les traitements *B. amyloliquefaciens* et Peat1 le 19 mai et une différence très hautement significative ($p < 0.001$) entre les traitements SM et Peat1 entre le 2 juin (Figure 27).

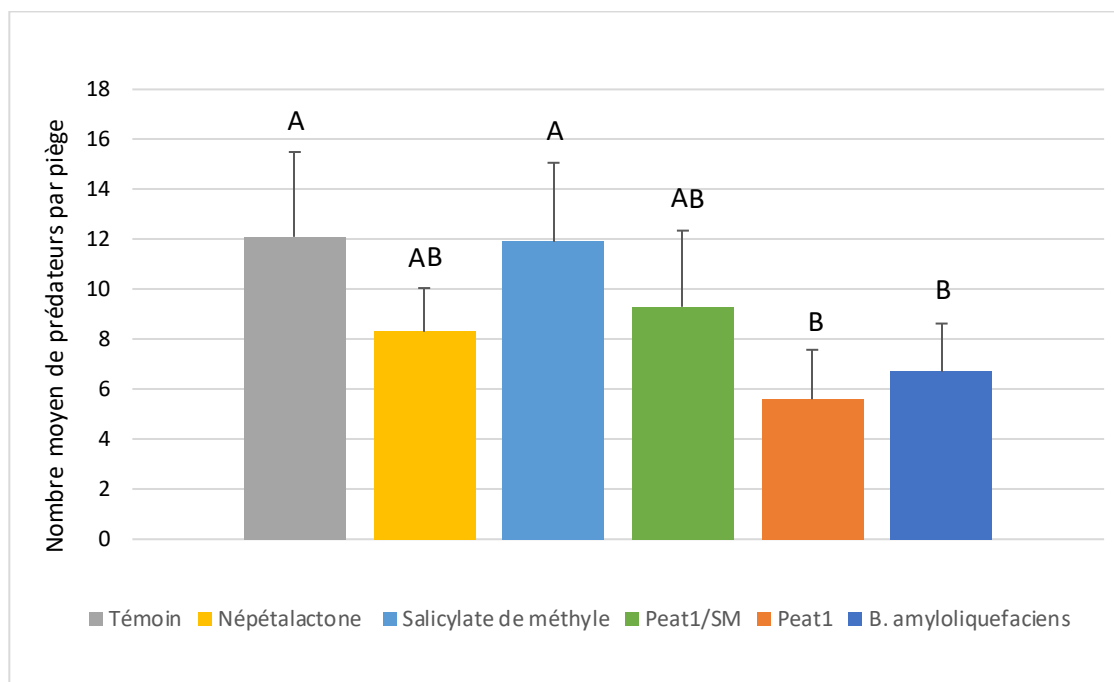


Figure 26. Nombre moyen de prédateurs par piège durant la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes ne partageant pas les mêmes lettres sont significativement différentes.

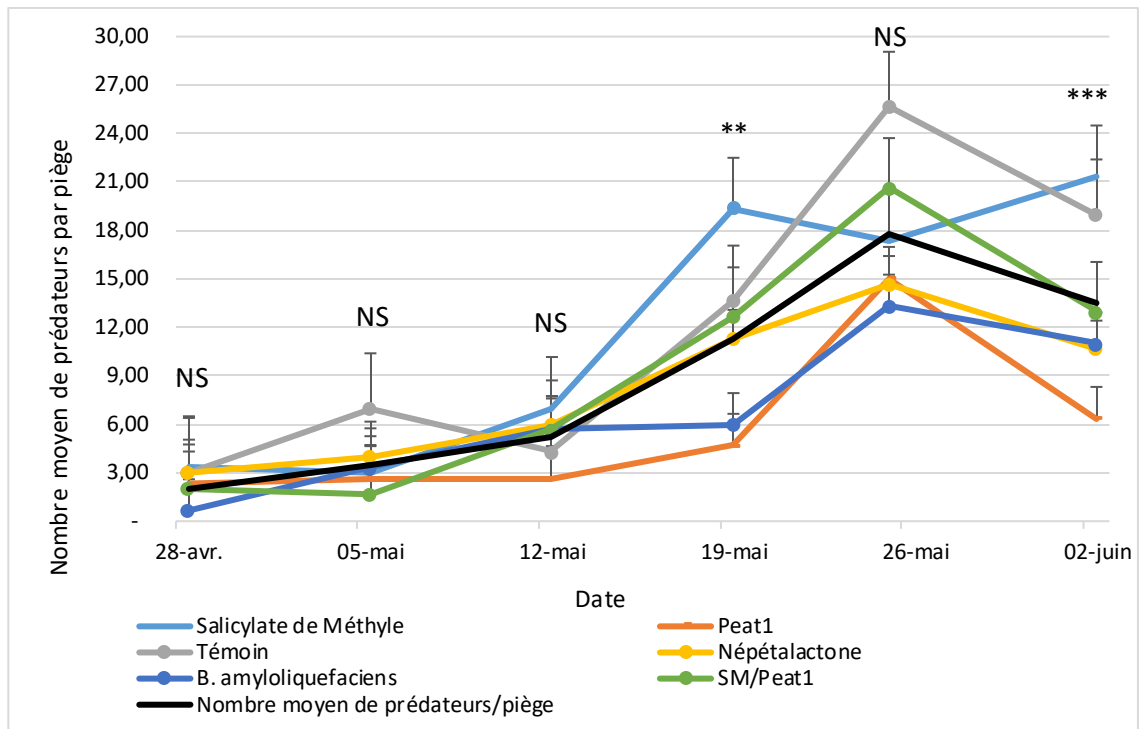


Figure 27. Nombre moyen de prédateurs par piège en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

2.5.2 Parasitoïdes et momies

2.5.2.1 Données au champ

Le nombre de momies par parcelle a commencé à croître rapidement à partir du 28 avril pour atteindre leur maximum le 19 mai, exception faite pour les momies des parcelles SM dont le pic de population est arrivé une semaine plus tard (Figure 29).

Des différences hautement significatives et très hautement significatives existent sur le nombre de momies en fonction respectivement des traitements ($p = 0.004$) (Figure 28) et des dates ($p < 0.001$) (Figure 29). Le facteur bloc n'induit aucune différence ($p = 0.080$).

Une différence hautement significative apparaît à la date du 26 mai entre le traitement SM et les traitements Peat1, *B. amyloliquefaciens* et Peat1/SM ($p = 0.006$) (Figure 29).

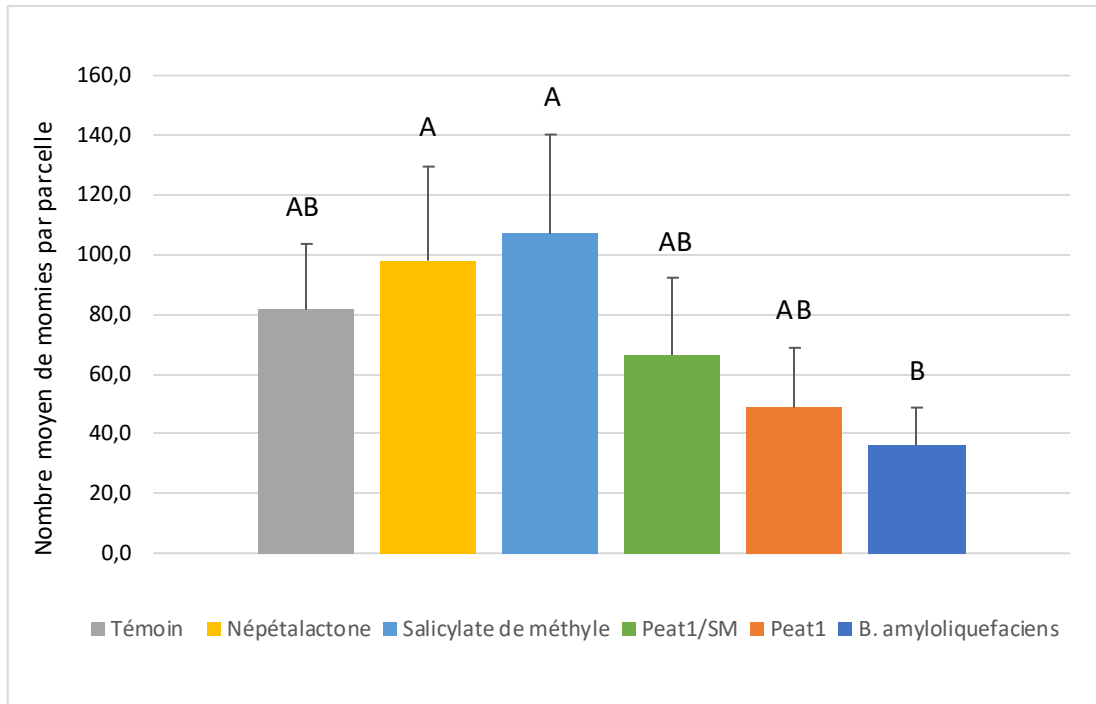


Figure 28. Nombre moyen de momies par parcelle durant la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes ne partageant pas les mêmes lettres sont significativement différentes.

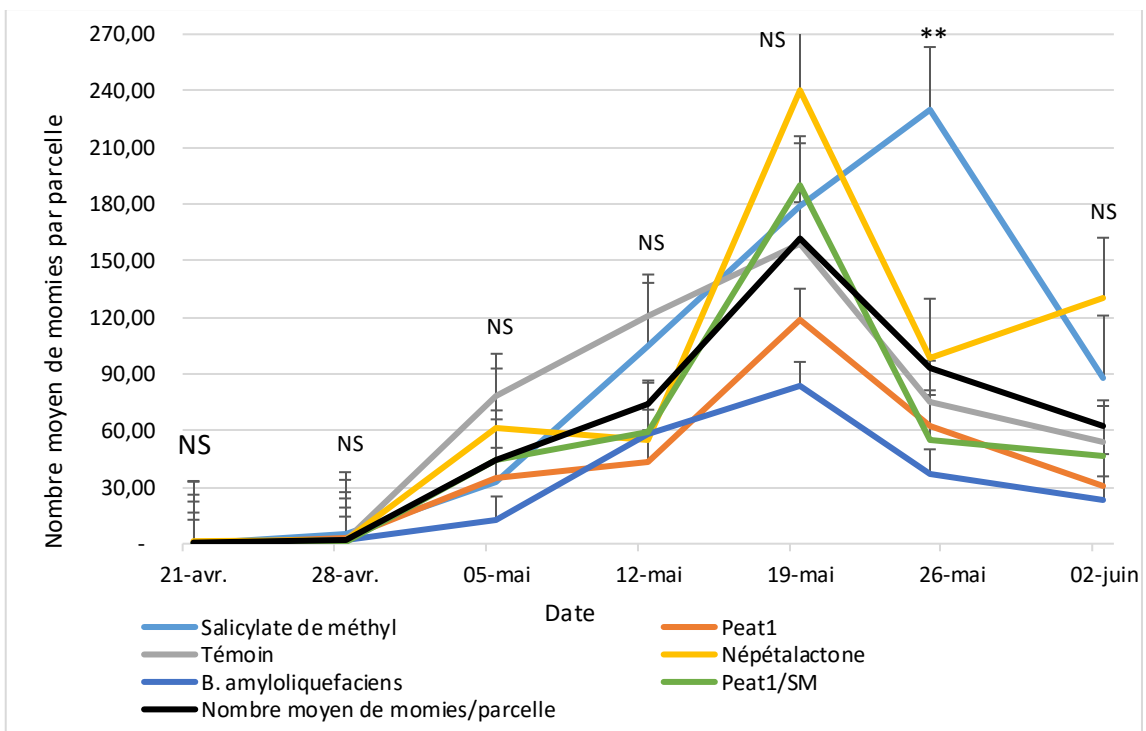


Figure 29. Nombre moyen de momies par parcelle en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

2.5.2.2 Données des pièges

Excepté pour les parasitoïdes des pièges témoins dont le pic de population est le 26 mai, les populations de parasitoïdes piégés atteignent leur maximum à la date du 19 mai. Le 2 juin, leur nombre atteint un seuil très faible (Figure 30).

Il existe une différence très hautement significative sur le nombre de parasitoïdes piégés en fonction de la date ($p < 0.001$) (Figure 30). Le facteur traitement ($p = 0.117$) et bloc ($p = 0.657$) n'ont quant à eux aucun effet.

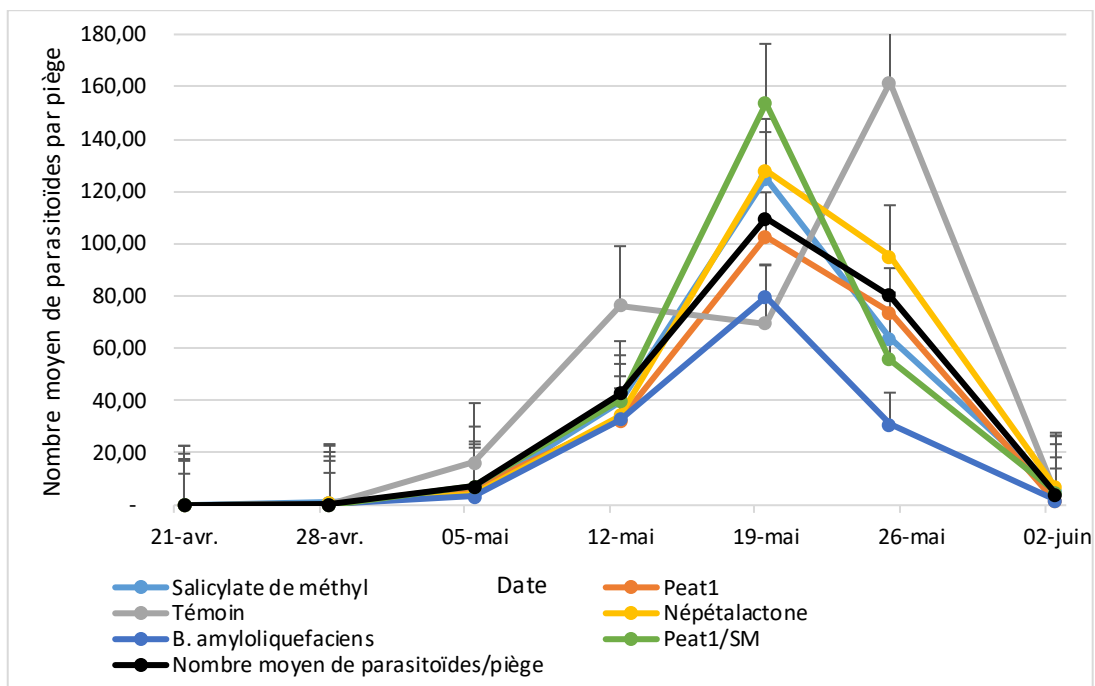


Figure 30. Nombre moyen de parasitoïdes par piège en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

2.5.3 Ravageurs du froment

2.5.3.1 Données au champ

Les insectes ravageurs en champ (acariens bruns du froment) n'ont été observés qu'en faible nombre (2/parcelle) à la date du 21 avril et du 28 avril (< 1 /parcelle). Aucune analyse statistique ne sera donc faite sur ces insectes par insuffisance de données.

2.5.3.2 Données des pièges

La population de ravageur des pièges témoins augmente à partir du 5 mai pour rester relativement stable jusqu'au 2 juin. A contrario, les populations des autres traitements augmentent

fortement pour atteindre un pic le 19 mai. Après avoir chuté, ces populations augmentent à nouveau légèrement jusqu'au 2 juin (Figure 31).

Une différence hautement significative existe pour le nombre de ravageurs piégés en fonction des dates ($p < 0.001$) (Figure 31). Les blocs et les traitements n'ont aucun effet sur leur nombre (respectivement $p = 0.453$ et $p = 0.054$).

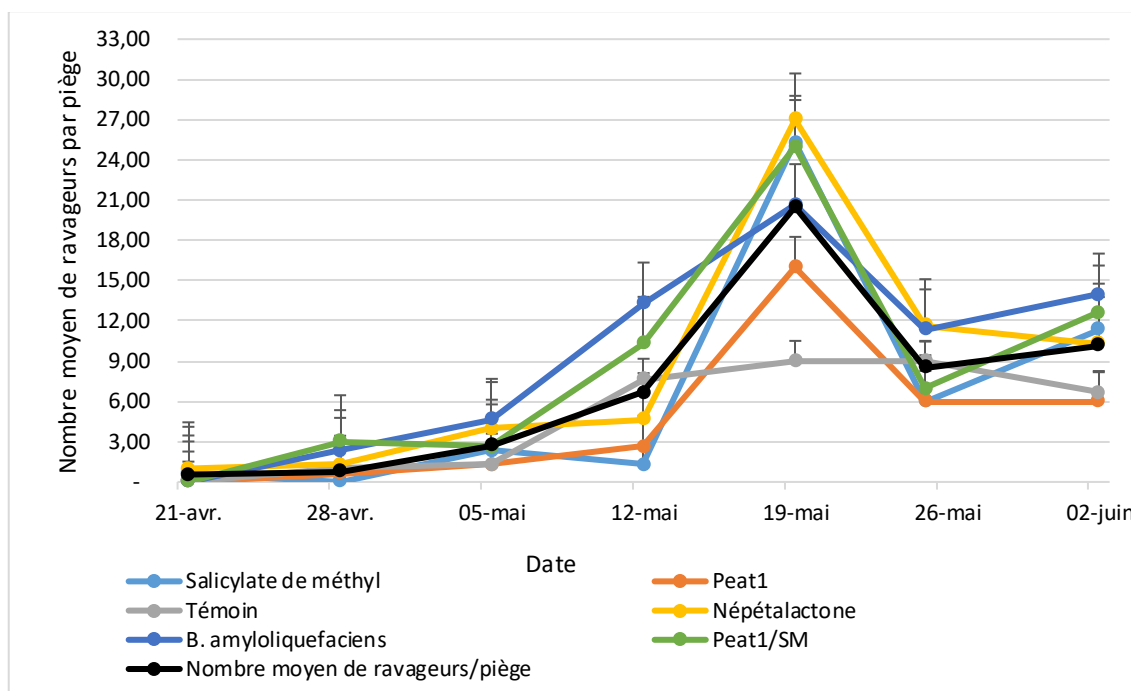


Figure 31. Nombre moyen de ravageurs par piège en fonction de la date et du traitement. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. NS : non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

2.5.4 Evolution de la diversité des insectes observés en champ sur l'ensemble de la saison culturale

Les catégories d'insectes émergés des momies entre le 5 mai et le 2 juin sont reprises (Figure 32). Sur les 2 premières semaines observées, on remarque que parmi les momies émergées, seuls les Braconidae sont représentés. Les espèces identifiées sont *A. gifuensis*, *Aphidius avenae* Haliday, *Ephedrus plagiator* Nees. Par ailleurs, les Aphelinidae n'apparaissent qu'à partir du 26 mai et cela en faible proportion (5%). Seule l'espèce *Aphelinus abdominalis* Dalman est identifiée, les autres espèces étant regroupées sous le genre *Aphelinus*. Les hyperparasitoïdes se manifestent dès le 19 mai en faible proportion également mais atteignent près de 60 % la semaine du 26 mai. Les espèces d'hyperparasitoïdes identifiées sont *Dendrocerus carpenteri* Curtis et *Alloxysta victrix* Latteur. La dernière semaine ne contient que des momies non-émergées.

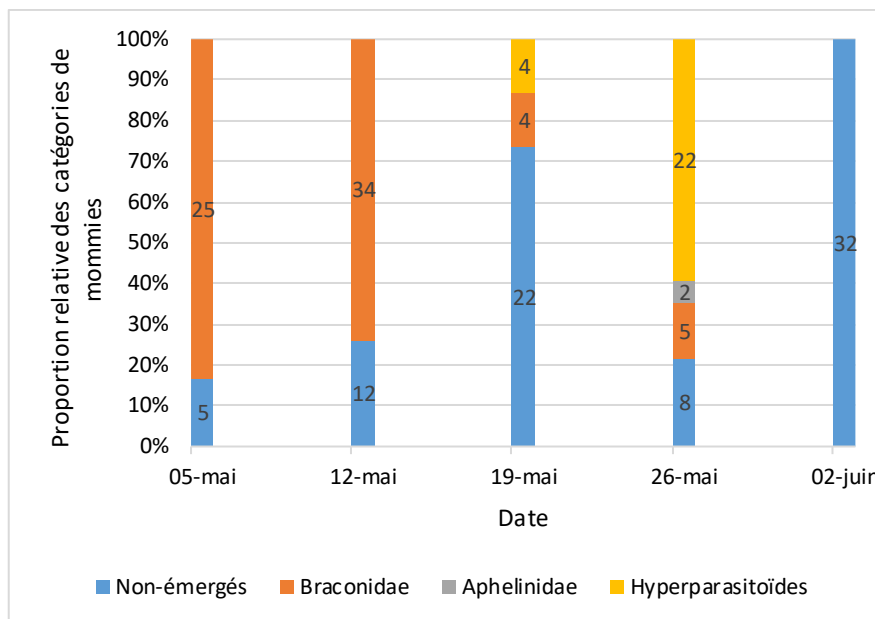


Figure 32. Proportion relative (%) et nombre (inscrit sur les bâtonnets) d'insectes émergés (parasitoïdes et hyperparasitoïdes) et non-émergés à partir des momies collectées dans le champ en fonction des dates.

Parmi les prédateurs aphidiphages, seules les espèces de coccinelles *H. axyridis* et *Propylea japonica* Thunberg ont pu être identifiées en champ.

2.5.5 Evolution de la diversité des insectes piégés sur l'ensemble de la saison culturale

Les proportions relatives des espèces de Coccinellidae, Syrphidae et Braconidae piégées durant l'ensemble de la saison culturale sont reprises au (Figures 33, 34 et 35). Le total des effectifs est également représenté sur les graphes.

Les espèces majeures de Coccinellidae piégées sont *H. axyridis* et *P. japonica*. Une troisième espèce, *C. septempunctata* est représentée mais en très faible proportion. On remarque à la (Figure 33) qu'excepté pour la première semaine de récolte, la proportion des 2 espèces majeures est presque similaire et avoisine les 50 % jusqu'au 5 mai. A partir du 12 mai, la proportion d'*H. axyridis* devient nettement plus importante. Le nombre de coccinelles piégées sur l'ensemble du champ augmente constamment jusqu'à atteindre un pic de 78 coccinelles piégées le 12 mai. Ce nombre diminue ensuite légèrement pour rester plus ou moins constant jusqu'à la dernière récolte.

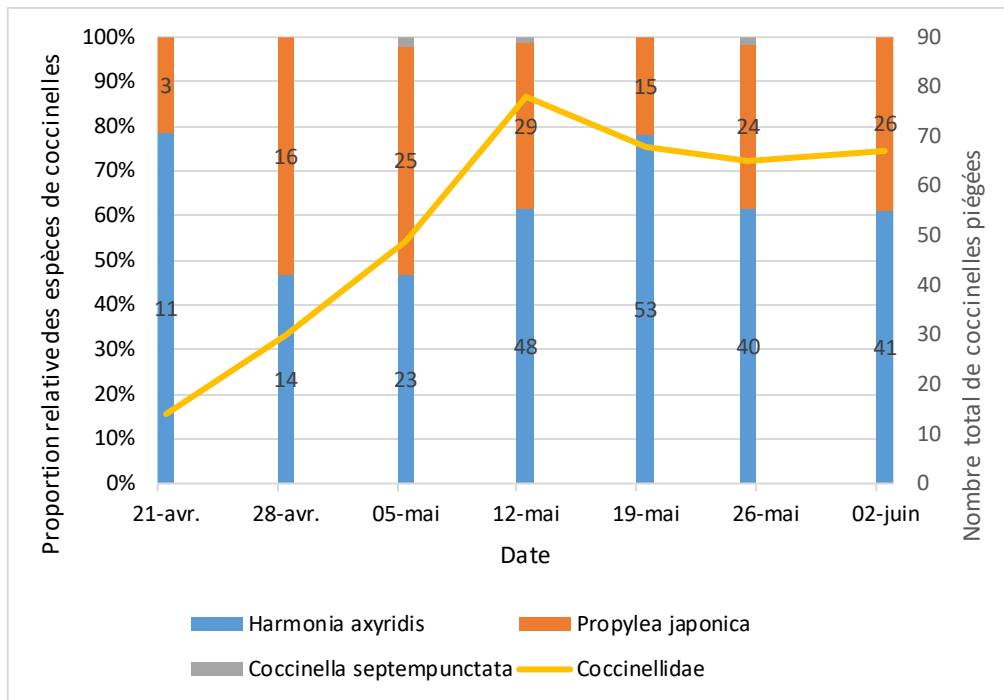


Figure 33. Proportion relative des espèces de coccinelles et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.

Parmi les Syrphidae, c'est l'espèce *E. corollae* qui est la mieux représentée sur l'ensemble de la saison devant *Episyrphus balteatus* De Geer et *Mesembrius flavipes* Mats (Figure 34). Les espèces *Syrphus ribesii* Linnaeus et *Sphaerophoria. rueppelli* Wiedemann ont été récoltées en très faible nombre respectivement à partir du 12 mai et du 2 juin. Une brutale et rapide augmentation du nombre de syrphes s'est déroulée à partir du 12 mai pour atteindre un pic le 26 mai augmentant ainsi leur nombre total de 15 à 255 syrphes en 2 semaines.

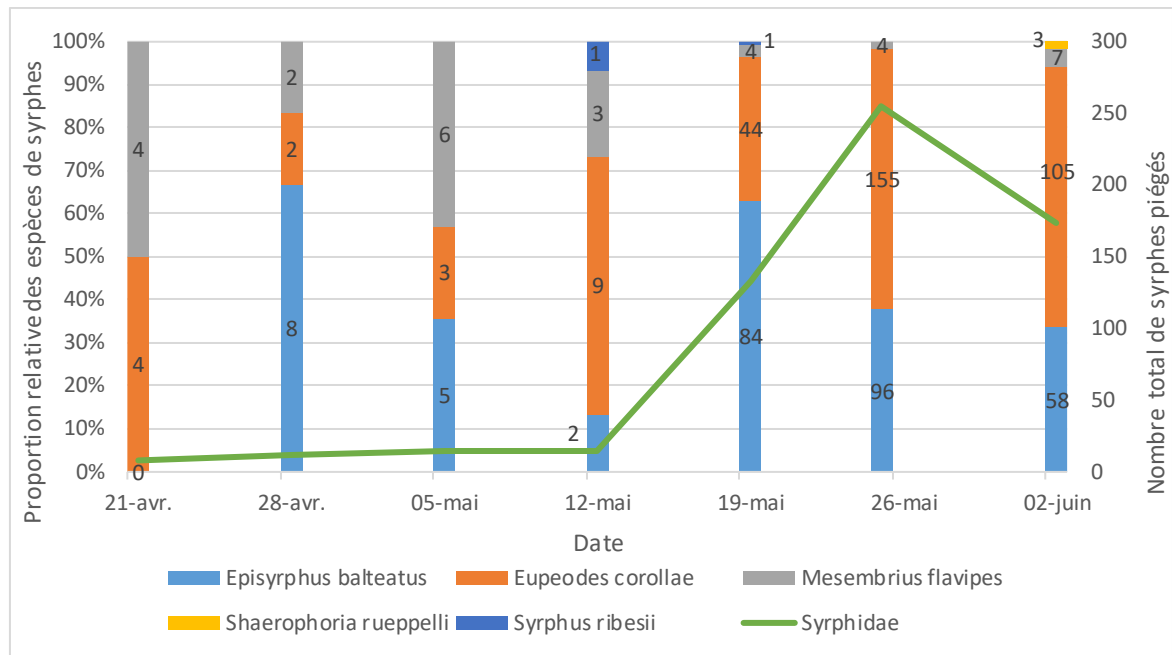


Figure 34. Proportion relative des espèces de syrphes et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.

Pour la diversité d'espèces des Braconidae, l'espèce *A. gifuensis* était omniprésente (> 90 %) (Figure 35). Après cette date, *E. plagiator* est devenu l'espèce la plus représentée. Les autres espèces également présentes étaient *A. avenae* retrouvées entre le 5 et le 26 mai et *T. deltiger* uniquement récoltées le 12 mai en nombre insignifiant.

Les proportions relatives des espèces d'Aphelinidae et l'évolution de leur nombre total sur l'ensemble de la saison culturale sont reprises à la (Figure 38 en annexe). Uniquement l'espèce *A. abdominalis* était présente jusqu'au 12 mai. Leur nombre est resté plus ou moins constant jusqu'au 2 juin tandis que d'autres espèces du genre *Aphelinus* sont apparues en plus grande proportion. Le pic de population est arrivé le 26 mai, une semaine après celui des Braconidae.

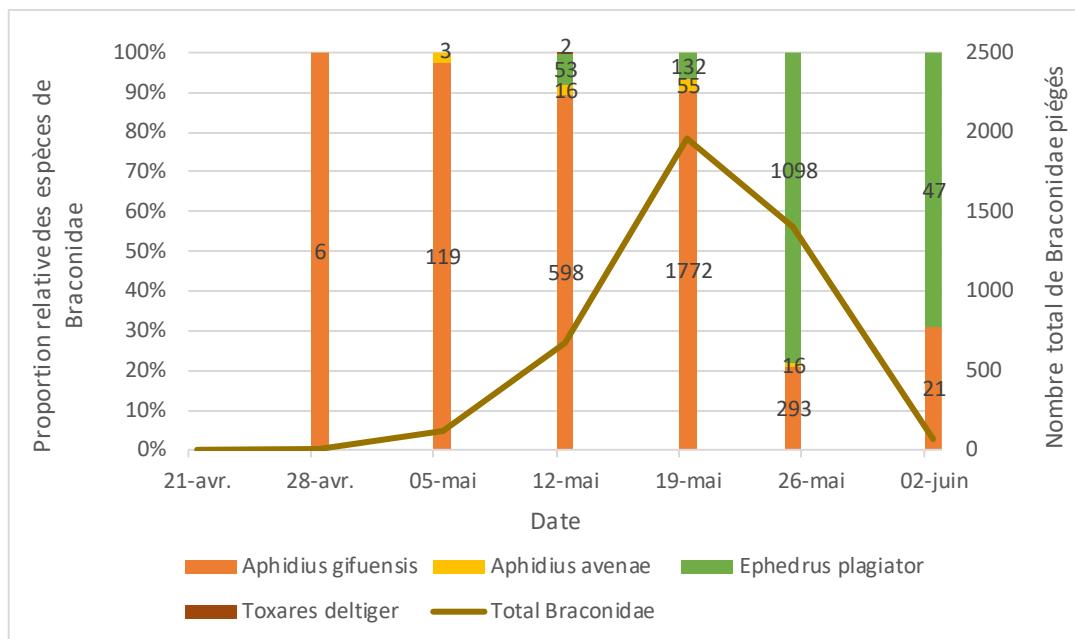


Figure 35. Proportion relative des espèces de Braconidae et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.

Parmi les prédateurs restants, les Chrysopidae piégés faisaient entièrement partie de l'espèce *Chrysoperla. Carnea* Stephens. Quant aux ravageurs, les Cecidomyiidae appartiennent à l'espèce *S. mosellana*, les thrips à l'espèce *H. tritici*, les Cicadellidae à l'espèce *P. striatus* et les Delphacidae à l'espèce *Laodelphax. Striatellus* Fallen. Les proportions relatives des espèces de ravageurs et leur nombre total en fonction des dates sont représentés à la (Figure 42 en annexe).

2.5.6 Effets des traitements sur les espèces *H. axyridis* et *E. balteatus*

Le nombre moyen de coccinelles *H. axyridis* et de syrphes *E. balteatus* en fonction des traitements sur l'ensemble de la saison culturale sont représentées (Figures 36 et 37).

Il existe une différence significative entre le traitement "Népétalactone" et les traitements "Peat1" et "*B. amyloliquefaciens*" ($p = 0.011$) pour le nombre de coccinelles *H. axyridis* piégées (Figure 36). Le facteur bloc n'a aucune influence ($p = 0.231$). Il existe une différence hautement significative entre les traitements "Salicylate de méthyle", "Témoin" et le traitement "Peat1" pour le nombre de syrphes *E. balteatus* piégés ($p = 0.007$) (Figure 37). Le facteur bloc n'a aucune influence ($p = 0.304$).

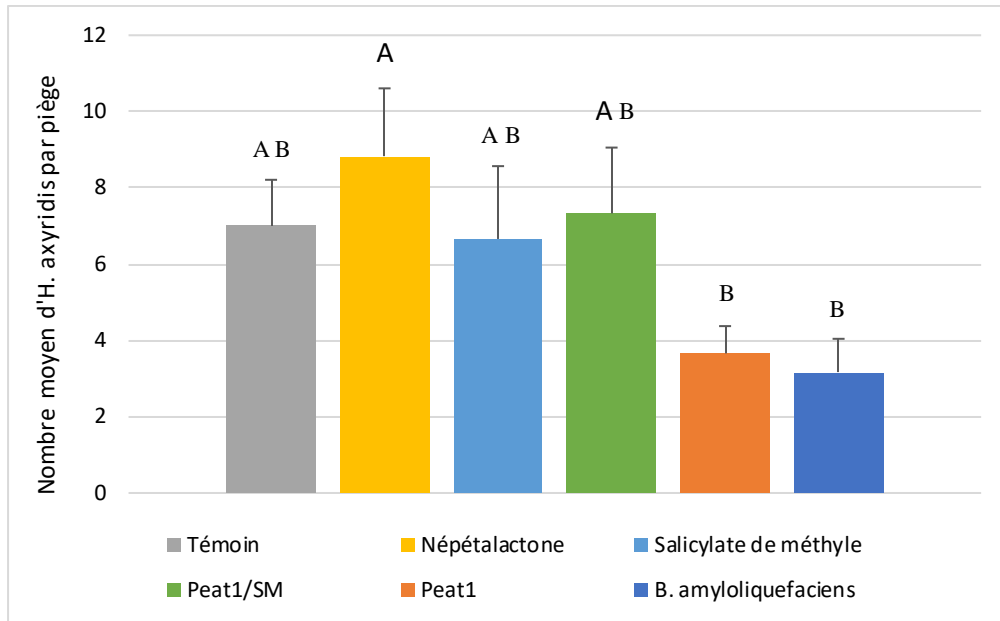


Figure 36. Nombre moyen de coccinelles *H. axyridis* par piège en fonction des traitements sur l'ensemble de la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes ne partageant pas les mêmes lettres sont significativement différentes.

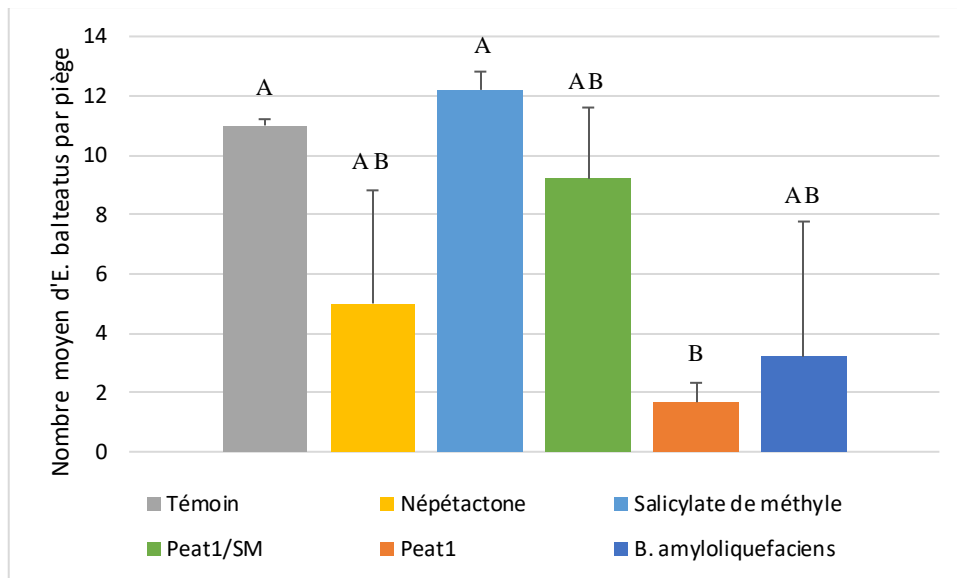


Figure 37. Nombre moyen de syrphes *E. balteatus* par piège en fonction des traitements sur l'ensemble de la saison culturale. Les barres représentent les erreurs standards de la moyenne. Les colonnes ne partageant pas les mêmes lettres sont significativement différentes.

2.5.7 Recensement des maladies sur froment

Aucune maladie n'a été observée sur la culture de froment sur l'ensemble de la saison culturale.

2.6 Discussion des essais en champ

Une partie des résultats du travail effectués sur le champ et en laboratoire par Anthony Roman se trouvent en annexe. Le nombre moyen par semaine des pucerons observés sur les talles, le nombre moyen par semaine et par parcelle des pucerons observés sur les talles et le nombre moyen par semaine des pucerons identifiés dans les pièges jaunes sont respectivement repris aux (Figures 39, 40 et 41 en annexe).

Tout d'abord, il est utile de noter que le facteur bloc n'a pas eu d'influence sur le nombre de prédateurs, momies, parasitoïdes et ravageurs sur l'ensemble de la saison culturale. Le champ était donc bien homogène. Les dates ont, quant à elles, été un facteur d'influence constant sur l'ensemble des insectes étudiés dans cette étude. Chaque population évoluant jusqu'à un pic avant de décroître.

Dans la dynamique des populations d'insectes, on s'aperçoit que les pics de populations de puceron observés et piégés (Figures 39 et 41 en annexe) ont lieu entre 1 à 2 semaines avant le pic des populations de parasitoïdes (et momies) qui elles-mêmes apparaissent la semaine précédant le pic des populations de prédateurs aphidiphages. Entre le 12 et le 19 mai, la rapide diminution de la population aphidienne pourrait être expliquée par cette forte croissance des populations de parasitoïdes et de prédateurs (Völk, 2007).

Les différents traitements n'ont pas eu d'influence sur le nombre de prédateurs observés durant la saison culturale. A contrario, les insectes aphidiphages recueillis dans les pièges montrent, quant à eux, des différences significatives par rapport à ces traitements. Toutefois, les tendances observées en champs sont en corrélation avec les pièges, exception faite pour les parcelles avec népétalactone dont le nombre moyen de prédateurs observés est le plus élevé. L'absence d'observation des adultes syrphes en champ (et récoltés en grand nombre dans les pièges) pourrait expliquer cette absence de résultats significatifs pour les parcelles. De plus, les méthodes de recensement des insectes sont différentes entre le champ et les pièges. La première est plus aléatoire car elle s'effectue sur un laps de temps plus court (quelques heures sur une seule journée) que la seconde (une semaine entière).

Le nombre de momies est également influencé par les traitements à l'inverse des parasitoïdes piégés qui eux, ne le sont pas. L'absence de corrélation pourrait venir du fait que certaines momies aient été parasitées. Les hyperparasitoïdes identifiés parasitent principalement le genre *Aphidius*, ce qui a probablement eu une influence sur le nombre piégé de ces derniers (Powell, 1982). Par ailleurs, l'apparition des hyperparasitoïdes fût observée à partir du pic de population des parasitoïdes (19 mai). Or la semaine qui suit celui-ci (26 mai), la proportion d'hyperparasitoïdes dans les momies avait considérablement augmenté. Ajouté à la diminution drastique des populations de pucerons dans la semaine du 19 mai (Figure 39 en annexe) et dont ceux-ci servent d'hôtes aux œufs des parasitoïdes, cela

pourrait expliquer le déclin rapide de leurs populations. A noter qu'à la date du 2 juin, aucune momie n'a émergé. Il est probable qu'une durée trop longue de stockage dans un espace ensoleillé les ait tuées.

Les traitements n'ont pas eu d'effets significatifs sur le nombre de ravageurs piégés. Il est cependant troublant d'observer que, excepté pour les pièges Peat1, les tendances indiquent un nombre de ravageurs par piège traité supérieur au témoin. El-Wakeil et al., (2010) ont démontré dans des essais en champ que, lorsqu'une RSA apparaît chez le froment par l'application d'acide jasmonique, la présence des thrips et des cécidomyies est moindre que dans le contrôle. Peat1 pourrait donc avoir le même effet sur les ravageurs grâce à sa capacité à déclencher une RSA chez la plante (Mao et al., 2010). Concernant les autres modalités, il n'existe pas d'études sur leur effet par rapport aux ravageurs étudiés. Cependant, la complexité des relations interspécifiques au sein d'une entomofaune d'un environnement pourrait expliquer ces tendances obtenues.

Pour Peat1, des études préalables sur cette molécule ont déjà été menées dans cette région de la Chine par Nuyts, (2016) et Stouvenakers et al., (2015). Si cette première n'observa pas d'effets du produit sur les prédateurs, Stouvenakers, (2015) démontra que les pièges des parcelles élicitées avec du Peat1 possédaient la moyenne de prédateurs la plus faible ce qui irait dans le même sens que nos résultats. Ce fait est assez intrigant quand on connaît les effets de Hrip1, originaire du champignon *A. tenuissima* comme Peat1 et provoquant également une RAS (Kulye et al., 2012 ; Peng et al., 2015), sur les coccinelles *H. axyridis* (voir manipulation 1). Cependant, l'étude de Roman, (2017) pourrait expliquer ce fait par le faible nombre de pucerons et donc de proies recensées dans les pièges avec Peat1, dont la moyenne est également la plus faible sur l'ensemble de la saison culturale (Figure 40 en annexe). Il est en effet nécessaire de rappeler que les différents traitements utilisés sont avant tout destinés à lutter contre les pucerons et que leur nombre dans chacune des modalités est un critère important pouvant influencer celui de leurs ennemis naturels (Völk, 2007).

Concernant *B. amyloliquefaciens*, aucune étude n'a encore démontré ses effets en champ. Le fait que le nombre moyen de pucerons piégés avec *B. amyloliquefaciens* soit supérieur (jusqu'au pic de puceron atteint le 5 mai) à celui du témoin (Figure 40 en annexe) et que cela soit l'inverse pour les prédateurs laisserait supposer que cette formulation ou la plante traitée avec celle-ci agit négativement sur ces prédateurs. Le nombre de momies observées chez *B. amyloliquefaciens* étant le plus faible parmi les modalités et en deçà du témoin, cette hypothèse pourrait être crédible. Toutefois, il est à préciser que la formulation élicitrice a été pulvérisée par-dessus les plants de froment et non uniquement à leurs pieds. Il est donc possible que le produit lui-même repousse d'une quelconque façon les ennemis naturels. Un nouveau test ayant pour but l'évaluation du produit sur différentes espèces d'insectes, leurs comportements, leurs biologies pourrait dès lors être envisagé.

Concernant le salicylate de méthyle, la moyenne de prédateurs présents dans les pièges est similaire au témoin. Des études sur le salicylate de méthyle menées par Mallinger et al., (2011) sur une culture de soja ont déjà prouvé son effet attractif envers les prédateurs et les parasitoïdes. La quantité (3.2g/100 m²) moindre et la concentration (32 %) plus faible utilisées par rapport à l'expérience de Mallinger et al., (2011) (respectivement 5g/4 m² et 90 %) pourraient expliquer qu'on ne récolte pas plus de prédateurs dans les pièges SM. Pour les momies, malgré que le traitement SM en possède en moyenne le plus grand nombre, il serait dangereux d'en tirer des conclusions étant donné que leur pic pour ce traitement se situe à la date où la plus grande proportion d'hyperparasitoïdes a été recensée. Concernant les ravageurs, un plus grand nombre semble être attiré par le SM comparativement au témoin ce qui n'est pas intéressant dans une approche de lutte intégrée.

Comparativement au traitement SM et au témoin, la combinaison entre Peat1 et le salicylate de méthyle est différente et donne une moyenne de prédateurs piégés plus faible. Cette dernière se situe d'ailleurs entre les moyennes des traitements SM et Peat1. Il est cependant important de rappeler le faible nombre de pucerons piégés dans les traitements Peat1 et qu'il est donc difficile de tirer des conclusions quant à cette combinaison. De plus, la pulvérisation du traitement Peat1 et le remplacement des granules de salicylate de méthyle étaient décalés d'une semaine, ce qui a pu influencer les résultats. Il serait dès lors intéressant d'effectuer des tests en laboratoire afin de pouvoir évaluer ses effets sans tenir compte des populations de pucerons et avec des applications de traitements simultanées. Concernant les ravageurs, elle a tendance à les attirer plus que les traitements isolés.

A l'instar du salicylate de méthyle, la népétalactone a déjà démontré son pouvoir attractif sur les prédateurs avec notamment des études en champ sur les coccinelles (Leroy et al., 2012), les chrysopes (Koczor et al., 2010) ou les parasitoïdes (Gabrys et al., 1997). Les concentrations en népétalactone sont les mêmes que celles utilisées pour cette expérience (1%). On remarque cependant que le nombre de prédateurs piégés est significativement différent et inférieur au témoin. Cela pourrait être dû à la méthode de diffusion du produit ou encore à son altération par des facteurs environnementaux durant les semaines de récolte. Nous avons utilisé de l'huile de paraffine pour diffuser la népétalactone mais nous n'en connaissons pas avec exactitude la cinétique de relargage. Une diffusion par des billes d'alginate ou de polymère pourrait dès lors être envisagée, sachant que celles-ci sont connues pour avoir un taux de diffusion constant et des propriétés antioxydantes (Heuskin, 2009). L'espèce de coccinelle *H. axyridis* a été retrouvée en plus grand nombre dans les pièges avec népétalactone que dans les pièges témoins ce qui semble être en corrélation avec la manipulation 1. A contrario, ce n'est pas le cas pour *E. balteatus* dont la population est nettement inférieure dans les pièges avec népétalactone par rapport aux témoins. La non-concordance avec les tendances observées lors de la manipulation 2 pourrait être expliquée par les différences entre concentrations de népétalactone utilisée : celle du champ étant de 10 ng/ μ l¹ pour 400 ng/ μ l¹ en laboratoire.

Concernant les ravageurs, le seuil économique d'intervention n'a été atteint ni pour les thrips (<20 thrips/talle) (Larsson, 1988) ni pour les cécidomyies (<10 cécidomyies/piège) (Arvalis, 2017) dans aucun des traitements. Par ailleurs, il a été dépassé (>30 captures/semaine) (BASF, 2017) pour les Cicadelles à la date du 2 juin pour le traitement SM (32) et Peat1/SM (38). Dans une approche de lutte intégrée, une application d'insecticide pourrait donc être envisagée pour ces parcelles.

Conclusions générales et perspectives

Dans une optique de lutte intégrée, la recherche de moyens de lutte alternatifs aux pesticides afin d'obtenir une agriculture plus respectueuse de l'environnement est de plus en plus actée. C'est dans cette approche que, en collaboration avec la Shandong Agricultural University, des expérimentations sur des substances sémiocchimiques et élicitrices ont vu le jour.

Bien que les résultats ne soient pas significatifs, les essais en laboratoire ont montré que la substance sémiocchimique népétalactone et l'éliciteur Hrip1 appliqués sur des plantules de froment impactaient le comportement d'*H. axyridis*. Les produits ou plantes traitées ayant tendance à agir comme des éléments attractifs envers celles-ci. Les parcelles en champ traitées avec la népétalactone démontrent quant à elles cet impact malgré des concentrations plus faibles appliquées. L'hypothèse que les coccinelles *H. axyridis* perçoivent les COV émis par les pucerons ou par les plantes développant une SAR et qu'elles modifient leur comportement de recherche en réponse à ces COV pourrait donc être crédible. Le syrpe *E. balteatus* a lui aussi tendance à modifier son comportement en réponse à la népétalactone mais uniquement pour une concentration élevée. Les concentrations 40 fois moindre appliquées en champ pour cette molécule n'ayant eu aucun impact sur celui-ci. Les tendances n'ont par ailleurs montré aucun impact de l'éliciteur Hrip1 sur cette espèce de syrpe. Au cas où de nouvelles expérimentations sur ces produits seraient envisagées et afin d'améliorer nos connaissances sur ceux-ci, plusieurs propositions sont émises. Concernant la népétalactone, il serait tout d'abord intéressant de tester différentes concentrations en laboratoire en évaluant leur cinétique et distance de relargage. Les plus appropriées pourraient ensuite être testées en champ. Un moyen de diffusion autre que l'huile de paraffine, comme par exemple des billes d'alginate ou de polymère, pourrait également être expérimenté. Pour Hrip1, il serait intéressant d'étudier avec plus de détails son mode d'action sur les plants de froment et quels sont les potentiels COV impliqués dans les réponses comportementales. Différentes palettes de concentration pourraient également être testées. Ensuite, une application du produit en champ serait nécessaire afin d'évaluer son impact en conditions naturelles.

Le traitement Peat1 semble avoir un effet négatif sur l'attractivité des prédateurs aphidiphages. Cependant, il est difficile d'évaluer réellement l'impact de ce produit car les basses populations de pucerons recensées pour cette modalité pourraient toutefois être la vraie raison de cette observation. Dès lors, des études en laboratoire sur ceux-ci sans présence de populations aphidiennes seraient à envisager. *B. amyloliquefaciens* semble, quant à lui, avoir un impact négatif sur ces populations bénéfiques au contraire des populations de ravageurs. Cependant, la pulvérisation du produit n'a pas été réalisée adéquatement et un nouveau test respectant ses conditions d'application serait nécessaire. De plus, l'absence de maladies sur l'ensemble du champ n'a pas permis d'observer ses effets sur celles-ci. Des

tests réalisés dans les champs de nos régions pourraient nous apporter ces informations. Bien qu'ayant déjà prouvé leur efficacité sur les populations d'ennemis naturels des pucerons, les traitements salicylate de méthyle et népétalactone appliqués en champ n'ont pas eu les impacts positifs espérés sur ces populations. Pour le salicylate de méthyle, des quantités et concentrations supérieures à celles employées semblent nécessaires pour obtenir des résultats positifs. Finalement, la combinaison Peat1/SM ne montre pas de meilleurs impacts que les traitements isolés sur les populations d'ennemis naturels et montre par contre des tendances à attirer plus de ravageurs. Premièrement, il serait intéressant d'évaluer en laboratoire si de possibles effets antagonistes existent d'un produit sur l'autre afin de déterminer s'il existe une réelle compatibilité entre eux. Deuxièmement, il serait intéressant d'effectuer des tests en faisant varier les proportions des produits. Ensuite, des tests en champ appliquant simultanément les produits seraient à réitérer. Finalement, d'autres combinaisons de traitements pourraient être testées comme par exemple népétalactone/Peat1. Les possibilités sont nombreuses et pourraient également impliquer des combinaisons uniquement entre substances sémiologiques ou élicitrices. De manière générale, il est important de réitérer ces tests sur plusieurs saisons culturales.

L'ensemble des parcelles traitées, excepté celles avec Peat1, semble avoir un effet attractif sur les ravageurs en comparaison du témoin. Des tests en laboratoire pourraient être effectués sur ces populations afin de limiter les interactions interspécifiques présentes dans les essais en champ.

En conclusion, des essais en laboratoire et en champ portés sur les substances sémiologiques et élicitrices semblent encore nécessaires afin de comprendre de manière plus précise le fonctionnement et les limites de ces molécules sur les ennemis naturels du puceron et les ravageurs du blé. Dans une optique de lutte intégrée, ces produits restent toutefois prometteurs comme solutions alternatives aux pesticides.

Références bibliographiques

- Ahuja, I., Kissen, R., & Bones, A. M. (2012). Phytoalexins in defense against pathogens. *Trends in Plant Science*, 17(2), 73–90. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.11.002>
- Alavi, J., Strassen, R. zur, & Bagherani, N. (2007). Thrips (Thysanoptera) species associated with wheat and barley in Golestan province, Iran. *Journal of Entomological Society of Iran*, 27(1), 1–28.
- Arnaud, L., Detrain, C., Gaspar, C., & Haubruge, E. (2003). Insectes et communication. *Journal Des Ingénieurs (Le)*, 87, 25–28.
- Arvalis. (2017). Cécidomyie Orange.
- Bargen, H., Saudhof, K., & Poehling, H. (1998). Prey finding by larvae and adult females of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87(3), 245–254.
- Bari, R., & Jones, J. D. G. (2009). Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant Molecular Biology*, 69(4), 473–488. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9435-0>
- BASF. (2017). La cicadelle des céréales.
- Benhamou, N., & Rey, P. (2012). Stimulateurs des défenses naturelles des plantes : une nouvelle stratégie phytosanitaire dans un contexte d'écoproduction durable. *Phytoprotection*, 92(1), 1. <https://doi.org/10.7202/1012399ar>
- Blackman, R.L. & Eastop, V. F. (2007). Taxonomic Issues. In *Aphids as Crop Pests* (pp. 1–29).
- Blanchard, A., & Limache, F. (2005). *Les stimulateurs des défenses naturelles des plantes (SDN) - Rapport bibliographique*. Mémoire: AgroParisTech (France).
- Boller, E. F., Avilla, J., Gendrier, J. P., Jörg, E., & Malavolta, C. (1998). *Integrated Production in Europe: 20 years after the declaration of Ovronnaz. IOBC wprs Bulletin Bulletin OILB srop* (Vol. 21).
- Bonnemain, J. L., & Chollet, J. F. (2003). L'arsenal phytosanitaire face aux ennemis des plantes. Considérations générales. *Comptes Rendus - Biologies*, 326(1), 1–7. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00014-3](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00014-3)
- Boughton, A. J., Hoover, K., & Felton, G. W. (2006). Impact of chemical elicitor applications on

- greenhouse tomato plants and population growth of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120(3), 175–188. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00443.x>
- Boullis, A., & Verheggen, F. (2016). Chemical Ecology of Aphids (Hemiptera: Aphididae). In *Biology and Ecology of Aphids* (p. 171).
- Calatayud, P. A., & Le Ru, B. (2013). Les pièces buccales et l'alimentation des insectes. In *Interactions insectes-plantes* (p. 107).
- Cao, H.-H., Wang, S.-H., & Liu, T.-X. (2014). Jasmonate- and salicylate-induced defenses in wheat affect host preference and probing behavior but not performance of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Insect Science*, 21(1), 47–55. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12023>
- Cao, H.-H., Zhang, M., Zhao, H., Zhang, Y., Wang, X.-X., Guo, S.-S., ... Liu, T.-X. (2014). Deciphering the Mechanism of β -Aminobutyric Acid-Induced Resistance in Wheat to the Grain Aphid, *Sitobion avenae*. *PLoS ONE*, 9(3), e91768. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091768>
- Cawoy, H., Debois, D., Franzil, L., De Pauw, E., Thonart, P., & Ongena, M. (2015). Lipopeptides as main ingredients for inhibition of fungal phytopathogens by *Bacillus subtilis/amyloliquefaciens*. *Microbial Biotechnology*, 8(2), 281–295. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12238>
- Charles, M. T., Goulet, A., & Arul, J. (2008). Physiological basis of UV-C induced resistance to *Botrytis cinerea* in tomato fruit: IV. Biochemical modification of structural barriers. *Postharvest Biology and Technology*, 47(1), 41–53.
- Chavalle, S., Censier, F., Jacquemin, G., & De Proft, M. (2014). Lutte intégrée contre les ravageurs. In *Livre Blanc "Céréales"-Février 2014* (p. 7).
- Chen, J. (2007). Rapid urbanization in China: A real challenge to soil protection and food security. *CATENA*, 69(1), 1–15. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.catena.2006.04.019>
- Choudhary, D. K., & Johri, B. N. (2009). Interactions of *Bacillus* spp. and plants – With special reference to induced systemic resistance (ISR). *Microbiological Research*, 164(5), 493–513. <https://doi.org/http://doi.org/10.1016/j.micres.2008.08.007>
- Cock, M. J. W., Tang, R., Liu, Z., Wan, H., McGillivray, L. A., Thomas, S. E., ... Cameron, K. H. (2016). The main agricultural insect and disease pests of China and implications for the use of remote sensing for their management. *CAB Reviews*, 11.
- Colignon P., Hastir P., G. C. & F. F. (2000). Effets de l'environnement proche sur la biodiversité

- entomologique en cultures maraîchères de plein champs. *Parasitica*, 56(2-3), 59–70.
- Cook, S. M., Khan, Z. R., & Pickett, J. A. (2007). The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 375–400.
- Coulon, T. (2008). Mondiaiviti Bordeaux - Compte-rendu technique, 163.
- Danielsson, J., Reva, O. N., & Meijer, J. (2007). Protection of oilseed rape (*Brassica napus*) toward fungal pathogens by strains of plant-associated *Bacillus amyloliquefaciens*. *Microb Ecol*, 54. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9181-2>
- Dedryver, C. A., Le Gallic, J. F., Gauthier, J. P., & Simon, J. C. (1998). Life cycle of the cereal aphid *Sitobion avenae* F.: Polymorphism and comparison of life history traits associated with sexuality. *Ecological Entomology*, 23(2), 123–132. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00113.x>
- Dedryver, C. A., Le Ralec, A., & Fabre, F. (2010). The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus - Biologies*, 333(6–7), 539–553. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.03.009>
- Della Giustina, W. (2002). Les cicadelles nuisibles à l'agriculture 1e partie. *Insectes*, 126, 3–6.
- Dewar, A. M. (2007). Chemical Control. In In: van Emden H.F. & Harrington R. (eds.) (Ed.), *Aphids as Crop Pests* (pp. 391–422). Wallingford: CABI,
- Dixon, A. F. G., & Howard, M. T. (2012). 10 Dispersal in Aphids, A Problem in Resource Allocation. *Insect Flight: Dispersal and Migration*, 145.
- Dor, C., Maillat-Mezerayt, J., & Sarthou, V. (2011). Biologie et Ecologie des principales espèces de syrphes aphidiphages rencontrées en grandes cultures. *Dossier Syrphes – Fiches Espèces*.
- Dostaler, D. (2009). Benhamou, N. 2009. La résistance chez les plantes. Principes de la stratégie défensive et applications agronomiques. Éditions TEC & DOC - Lavoisier, Paris. 376 p. *Phytoprotection*, 90(2), 47–48.
- Durieux, D., Verheggen, F. J., Vandereycken, A., Joie, E., & Haubruge, E. (2010). Synthèse bibliographique: l'écologie chimique des coccinelles. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(2), 351.
- Duveiller, E., Singh, R. P., & Nicol, J. M. (2007). The challenges of maintaining wheat productivity: pests, diseases, and potential epidemics. *Euphytica*, 157(3), 417–430. <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9380-z>

- El-Wakeil, N. E., Volkmar, C., & Sallam, A. A. (2010). Jasmonic acid induces resistance to economically important insect pests in winter wheat. *Pest Management Science*, *66*(5), 549–554.
- FAO. (2017). FAOSTAT. Retrieved May 17, 2017, from <http://www.fao.org/faostat/fr/#data/QC>
- Farmer, E. E., Alméras, E., & Krishnamurthy, V. (2003). Jasmonates and related oxylipins in plant responses to pathogenesis and herbivory. *Current Opinion in Plant Biology*, *6*(4), 372–378. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00045-1)
- Fenton, F. A. (1951). The Brown Wheat Mite *Petrobia latens*. *Journal of Economic Entomology*, *44*(6), 996. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1093/jee/44.6.996>
- Ferrand, R. (2015). Bretagne-Chine : les fruits de 30 années de coopération. Retrieved July 1, 2017, from <http://www.richardferrand.fr/2015/05/bretagne-chine-les-fruits-de-30-annees-de-cooperation/>
- Ferron, P. (1999). Protection intégrée des cultures: évolution du concept et de son application. A. Fraval & C. Silvy: *La Lutte Biologique (II). Dossiers de L'environnement de l'INRA*, *19*, 19–28.
- Finlayson, C., Alyokhin, A., Gross, S., & Porter, E. (2010). Differential Consumption of Four Aphid Species by Four Lady Beetle Species. *Journal of Insect Science*, *10*(31), 1–10. <https://doi.org/10.1673/031.010.3101>
- Francis, F., Martin, T., Lognay, G., & Haubruge, E. (2005). Role of (E)-beta-farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, *102*(3), 431–436.
- Fraval, A. (2006). Les pucerons. *Insectes*, *142*(2), 3–32.
- Fraval, A. (2006). Les thrips. *Insectes*, *143*(4), 29–34.
- Frazer, B., Gilbert, N., Ives, P., & Raworth, D. (1981). Predation of aphids by Coccinellid larvae. *The Canadian Entomologist*, *113*(11), 1043–1046.
- Gabryś, B. J., Gadomski, H. J., Klukowski, Z., Pickett, J. A., Sobota, G. T., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (1997). Sex pheromone of cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*: identification and field trapping of male aphids and parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, *23*(7), 1881–1890.
- Gannibal, P. B., Klemsdal, S. S., & Levitin, M. M. (2007). AFLP analysis of Russian *Alternaria tenuissima* populations from wheat kernels and other hosts. *European Journal of Plant Pathology*, *119*(2), 175–182. <https://doi.org/10.1007/s10658-007-9159-z>

- García-Carreño, F. L. (1996). Proteinase inhibitors. *Trends in Food Science & Technology*, 7(6), 197–204. [https://doi.org/10.1016/0924-2244\(96\)10023-6](https://doi.org/10.1016/0924-2244(96)10023-6)
- Giordanengo, P., Febvay, G., & Yvan, R. (2007). Comment les pucerons manipulent les plantes. *Biofuture* 279, (July), 35–38.
- Hallahan, D. L., West, J. M., Wallsgrove, R. M., Smiley, D. W. M., Dawson, G. W., Pickett, J. A., & Hamilton, J. G. C. (1995). Purification and characterization of an acyclic monoterpene primary alcohol: NADP⁺ oxidoreductase from catmint (*Nepeta racemosa*). *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 318(1), 105–112.
- Hemptinne, J. L., Dixon, A. F. G., Doucet, J. L., & Petersen, J. E. (1993). Optimal foraging by hoverflies (Diptera, Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera, Coccinellidae)-mechanisms. *European Journal of Entomology*, 90(4), 451–455.
- Henderson, C. F., & TILTON, E. W. (1955). Tests with Acaricides against the Brown Wheat Mite 12. *Journal of Economic Entomology*, 48(2), 157–161. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1093/jee/48.2.157>
- Henry, G., Thonart, P., & Ongena, M. (2012). PAMPs, MAMPs, DAMPs and others: an update on the diversity of plant immunity elicitors. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 16(2), 257–268. Retrieved from <http://www.doaj.org/doaj?func=fulltext&aId=1044522>
- Heuskin, S. (2009). Etude chromatographique de substances volatiles: cas des sémiochimiques.
- Heuskin, S. (2011). *Contribution to the study of semiochemical slow-release formulations as biological control devices*. (Doctoral dissertation, PhD thesis. Université de Liège, Gembloux, Agrobiotech, Belgium).
- Hullé M., Turpeau-Ait-Ighil E., Robert Y. & Monnet Y. (1999). *Les pucerons des plantes maraîchères : cycles biologiques et activités de vol*. Paris, France: Acta-Inra.
- INRA. (1997a). Mouche grise des céréales. Retrieved April 13, 2017, from <https://www7.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3delcoa.htm>
- INRA. (1997b). Tordeuse des céréales. Retrieved April 12, 2017, from <https://www7.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3cnepum.htm>
- Jacobson, M. (2012). *Insect sex pheromones*. Elsevier.
- Jourdan, E., Ongena, M., & Thonart, P. (2008). Caractéristiques moléculaires de l'immunité des

- plantes induite par les rhizobactéries non pathogènes. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 12(4), 749–760.
- Kieckhefer, R. W., & Gellner, J. L. (1992). Yield Losses in Winter Wheat Caused by Low-Density Cereal Aphid Populations. *Agronomy Journal*, 84, 180–183. <https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400020011x>
- Klarzynski, O., & Fritig, B. (2001). Stimulation des défenses naturelles des plantes. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series III - Sciences de La Vie*, 324(10), 953–963. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(01\)01371-3](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(01)01371-3)
- Knoester, M., van Loon, L. C., van den Heuvel, J., Hennig, J., Bol, J. F., & Linthorst, H. J. M. (1998). Ethylene-insensitive tobacco lacks nonhost resistance against soil-borne fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(4), 1933–1937. Retrieved from <http://www.pnas.org/content/95/4/1933.abstract>
- Koczor, S., Szentkirályi, F., Birkett, M. A., Pickett, J. A., Voigt, E., & Tóth, M. (2010). Attraction of *Chrysoperla carnea* complex and *Chrysopa* spp. lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to aphid sex pheromone components and a synthetic blend of floral compounds in Hungary. *Pest Management Science*, 66(12), 1374–1379.
- Kulye, M., Liu, H., Zhang, Y., Zeng, H., Yang, X., & Qiu, D. (2012). Hrip1, a novel protein elicitor from necrotrophic fungus, *Alternaria tenuissima*, elicits cell death, expression of defence-related genes and systemic acquired resistance in tobacco. *Plant, Cell and Environment*, 35(12), 2104–2120. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02539.x>
- Larsson, H. (1988). Economic damage caused by cereal thrips in winter rye in Sweden. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 23(3–4), 291–293.
- Lascaux, E. (2010). LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES PUCERONS: AUXILIAIRES, STRATEGIES ET PERSPECTIVES EN CULTURES MARAICHERES ET EN FRAISE. *Journées Techniques*, 33.
- Leroy, P. D., Schillings, T., Farmakidis, J., & Lognay, G. (2012). Testing semiochemicals from aphid , plant and conspecific : attraction of *Harmonia axyridis*, 372–382. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2011.01449.x>
- Lilley, R., & Hardie, J. (1996). Cereal aphid responses to sex pheromones and host-plant odours in the laboratory. *Physiological Entomology*, 21, 304–308.
- Lu, C., & Fan, L. (2013). Winter wheat yield potentials and yield gaps in the North China Plain. *Field*

- Majerus, M. E. . (2009). Ladybugs. In *Encyclopedia of Insects. 2e éd.* (RESH V.H., pp. 547–551). Burlington (MA), USA : AP.
- Mallinger, R. E., Hogg, D. B., & Gratton, C. (2011). Methyl salicylate attracts natural enemies and reduces populations of soybean aphids (Hemiptera: Aphididae) in soybean agroecosystems. *Journal of Economic Entomology*, 104(1), 115–124.
- Mao, J., Liu, Q., Yang, X., Long, C., Zhao, M., Zeng, H., ... Qiu, D. (2010). Purification and expression of a protein elicitor from *Alternaria tenuissima* and elicitor-mediated defence responses in tobacco. *Annals of Applied Biology*, 156(3), 411–420. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00398.x>
- Markkula, M., Tiitonen, K., Hamalainen, M., & Forsberg, A. (1979). The aphid midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera, Cecidomyiidae) and its use in biological control of aphids. *Annales Entomologici Fennici*, 45(4), 89–98.
- Midge, W., & Gehin, S. M. O. S. E. W. A. (1983). Relationship between infestation levels and yield loss caused by wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae), in spring wheat in, (876), 0–5.
- Mignon, J. (2007). Les chrysopes: troisième composante de la guildes des prédateurs de pucerons. *Canard Déchaîné Du Kauwberg (Le)*, 62, 14–16.
- Mishra, A. K., Sharma, K., & Misra, R. S. (2012). Elicitor recognition, signal transduction and induced resistance in plants. *Journal of Plant Interactions*, 7(2), 95–120. <https://doi.org/10.1080/17429145.2011.597517>
- Na, J., Yu, W. X., Li, Y. P., Dong, X., & Jiao, J. (2008). Types and Physiological Ecology Significance of Insect Antenna Sensilla [J]. *Journal of Shenyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2, 30.
- Niazi, A., Manzoor, S., Bejai, S., Meijer, J., & Bongcam-Rudloff, E. (2014). Complete genome sequence of a plant associated bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* UCMB5033. *Standards in Genomic Sciences*, 9(3), 718–725. <https://doi.org/10.4056/sigs.4758653>
- Ninkovic, V., Ahmed, E., Glinwood, R., & Pettersson, J. (2003). Effects of two types of semiochemical on population development of the bird cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* in a barley crop. *Agricultural and Forest Entomology*, 5(1), 27–34. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00159.x>

- Nuyts, P. (2016). EFFECT OF A PLANT DEFENCE ELICITOR ON WINTER WHEAT PESTS CONTROL, A LABORATORY AND FIELD STUDY IN SHANDONG PROVINCE (PEOPLE'S REPUBLIC OF CHINA).
- Oksanen, E., Häikiö, E., Sober, J., & Karnosky, D. F. (2004). Ozone-induced H₂O₂ accumulation in field-grown aspen and birch is linked to foliar ultrastructure and peroxisomal activity. *New Phytologist*, *161*(3), 791–799.
- Patankar, A. G., Giri, A. P., Harsulkar, A. M., Sainani, M. N., Deshpande, V. V., Ranjekar, P. K., & Gupta, V. S. (2001). Complexity in specificities and expression of *Helicoverpa armigera* gut proteinases explains polyphagous nature of the insect pest. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, *31*(4), 453–464. [https://doi.org/10.1016/S0965-1748\(00\)00150-8](https://doi.org/10.1016/S0965-1748(00)00150-8)
- Peng, X. C., Qiu, D. W., Zeng, H. M., Guo, L. H., Yang, X. F., & Liu, Z. (2015). Inducible and constitutive expression of an elicitor gene Hrip1 from *Alternaria tenuissima* enhances stress tolerance in *Arabidopsis*. *Transgenic Research*, *24*(1), 135–145. <https://doi.org/10.1007/s11248-014-9824-x>
- Pérez-García, A., Romero, D., & de Vicente, A. (2011). Plant protection and growth stimulation by microorganisms: biotechnological applications of Bacilli in agriculture. *Current Opinion in Biotechnology*, *22*(2), 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.12.003>
- Pettersson, J., Pickett, J. A., Pye, B. J., Quiroz, A., Smart, L. E., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (1994). Winter host component reduces colonization by bird-cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (homoptera, aphididae), and other aphids in cereal fields. *Journal of Chemical Ecology*, *20*(10), 2565–2574. <https://doi.org/10.1007/BF02036192>
- Pickett, J. A., & Glinwood, R. T. (2007). Chemical Ecology. In H. F. van Emden & R. Harrington (Eds.), *Aphids as Crop Pests* (pp. 235–260). Wallingford: CABI.
- Pickett, J. A., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (1997). Developing sustainable pest control from chemical ecology. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *64*(2), 149–156. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00033-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00033-9)
- Pickett, J. A., Wadhams, L. J., Woodcock, C. M., & Hardie, J. (1992). The chemical ecology of aphids. *Annual Review of Entomology*, *37*(1), 67–90.
- Pieterse, C. M. J., Leon-Reyes, A., Van der Ent, S., & Van Wees, S. C. M. (2009). Networking by small-molecule hormones in plant immunity. *Nat Chem Biol*, *5*(5), 308–316. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/nchembio.164>

- Pieterse, C. M. J., & van Loon, L. C. (1999). Salicylic acid-independent plant defence pathways. *Trends in Plant Science*, 4(2), 52–58. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01364-8](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01364-8)
- Powell, W. (2006). *Pest management outlook for cereals and oilseeds based on recent and new research*.
- POWELL, W. (1982). The identification of hymenopterous parasitoids attacking cereal aphids in Britain. *Systematic Entomology*, 7(4), 465–473. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1982.tb00457.x>
- Priest, F. G., Goodfellow, M., Shute, L. A., & Berkeley, R. C. W. (1987). *Bacillus amyloliquefaciens* sp. nov., nom. rev. *Int J Syst Bacteriol*, 37. <https://doi.org/10.1099/00207713-37-1-69>
- Rabbinge, R., Drees, E. M., van der Graaf, M., Verberne, F. C. M., & Wesselo, A. (1981). Damage effects of cereal aphids in wheat. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 87(6), 217–232. <https://doi.org/10.1007/BF02084437>
- Resh, V. H., & Cardé, R. T. (2009). *Encyclopedia of insects*.
- Reva, O. N., Dixelius, C., Meijer, J., & Priest, F. G. (2004). Taxonomic characterization and plant colonizing abilities of some bacteria related to *Bacillus amyloliquefaciens* and *Bacillus subtilis*. *FEMS Microbiol Ecol*, 48. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.02.003>
- Rückert, C., Blom, J., Chen, X., Reva, O., & Borriss, R. (2011). Genome sequence of *B. amyloliquefaciens* type strain {DSM7T} reveals differences to plant-associated *B. amyloliquefaciens* {FZB42}. *Journal of Biotechnology*, 155(1), 78–85. <https://doi.org/http://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2011.01.006>
- Ryan, C. A. (1990). Protease inhibitors in plants: genes for improving defenses against insects and pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 28(1), 425–449.
- Sadeghi, H., & Gilbert, F. (2000). Aphid suitability and its relationship to oviposition preference in predatory hoverflies. *Journal of Animal Ecology*, 69, 771–784.
- Schmidt, M. H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., & Tscharncke, T. (2003). Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1527), 1905 LP-1909. Retrieved from <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/270/1527/1905.abstract>
- Schönrogge, K., Napper, E. K. V., Birkett, M. A., Woodcock, C. M., Pickett, J. A., Wadhams, L. J., & Thomas, J. A. (2008). Host Recognition by the Specialist Hoverfly *Microdon mutabilis*, a Social

- Parasite of the Ant *Formica lemani*. *Journal of Chemical Ecology*, 34(2), 168–178.
<https://doi.org/10.1007/s10886-007-9417-8>
- Sharma, H. ., Sullivan, D. J., & Bhatnagar, V. . (2002). Population dynamics and natural mortality factors of the Oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae), in South-Central India. *Crop Protection*, 21(9), 721–732. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(02\)00029-7](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(02)00029-7)
- Shewry, P. R., & Lucas, J. A. (1997). Plant Proteins that Confer Resistance to Pests and Pathogens. *Advances in Botanical Research*, 26, 135–192. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)60120-2](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2296(08)60120-2)
- Siauw, Wei Wei, Liu, Peng, Xiao, Sarah and Liu, X. (2014). Economic Overview of Shandong Province. *Netherlands Business Support Office Jinan & Qingdao*, 1–31.
- Stouvenakers, G., Sciences, E. N., Et, A., Du, I., & Approfondie, A. F. (2015). Etude des substances sémiocchimiques et éliciteurs de défense dans la lutte contre les pucerons en culture de froment d ’ hiver.
- Sullivan, D. J. (2008). Aphids (Hemiptera: Aphididae). In J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of Entomology* (pp. 191–215). Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_10284
- Van Emden, H. F. & H. (2007). *Aphids as Crop Pests*. Wallingford: CABI.
- Vandermoten, S., Cusson, M., Francis, F., & Haubruge, E. (2008). La biosynthèse des isoprénoïdes chez les pucerons : une cible potentielle de nouveaux bio-insecticides ? *Base (En Ligne)*, 12, 451–460. Retrieved from <http://popups.ulg.ac.be/1780-4507/index.php?id=3199>
- Vereijken, P. H. (1979). Feeding and multiplication of three cereal aphid species and their effect on yield of winter wheat. *Agric. Res. Rep.*, 888, 1–58.
- Verheggen, F. J., Arnaud, L., Bartram, S., Gohy, M., & Haubruge, E. (2008). Aphid and plant volatiles induce oviposition in an aphidophagous hoverfly. *Journal of Chemical Ecology*, 34(3), 301–307. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9434-2>
- Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J. K., & Brodeur, J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. In *Aphids as Crop Pests* (pp. 187–233). Oxford: CAB International.
- Wadhams, L. J., Birkett, M. A., Powell, W., & Woodcock, C. M. (1999). Aphids, predators, and parasitoids. *Insect–Plant Interactions and Induced Plant Defences*, 60–67.

- Werling, B. P., & Gratton, C. (2010). Local and broadscale landscape structure differentially impact predation of two potato pests. *Ecological Applications*, 20(4), 1114–1125. <https://doi.org/10.1890/09-0597.1>
- Wiesel, L., Newton, A. C., Elliott, I., Booty, D., Gilroy, E. M., Birch, P. R. J., & Hein, I. (2014). Molecular effects of resistance elicitors from biological origin and their potential for crop protection. *Frontiers in Plant Science*, 5, 655. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00655>
- Williams, I.S. & Dixon, A. F. G. (2007). Life Cycles and Polymorphism. In *Aphids as Crop Pests* (pp. 69–85).
- Ye, X. J., Wang, Z. Q., & Li, Q. S. (2002). The ecological agriculture movement in modern China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 92(2–3), 261–281. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00294-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00294-8)
- Zhang, Q.-H., Schneidmiller, R. G., Hoover, D. R., Young, K., Welshons, D. O., Margaryan, A., ... Chauhan, K. R. (2006). Male-Produced Pheromone of the Green Lacewing, *Chrysopa nigricornis*. *Journal of Chemical Ecology*, 32(10), 2163. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9137-5>
- Zhang, W., Yang, X., Qiu, D., Guo, L., Zeng, H., Mao, J., & Gao, Q. (2011). PeaT1-induced systemic acquired resistance in tobacco follows salicylic acid-dependent pathway. *Molecular Biology Reports*, 38(4), 2549–2556. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0393-7>
- Zhen, L., Routray, J. K., Zoebisch, M. A., Chen, G., Xie, G., & Cheng, S. (2005). Three dimensions of sustainability of farming practices in the North China Plain A case study from Ningjin County of Shandong Province, PR China, 105, 507–522. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.07.012>
- Zhu, J., Cossé, A. A., Obrycki, J. J., Boo, K. S., & Baker, T. C. (1999). Olfactory reactions of the twelve-spotted lady beetle, *Coleomegilla maculata* and the green lacewing, *Chrysoperla carnea* to semiochemicals released from their prey and host plant: electroantennogram and behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology*, 25(5), 1163–1177.
- Zhu, J., & Park, K.-C. (2005). Methyl Salicylate, a Soybean Aphid-Induced Plant Volatile Attractive to the Predator *Coccinella septempunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(8), 1733–1746. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-5923-8>

Annexes

Tableau 2. P-valeurs des différents choix réalisés par les coccinelles entre chaque traitement selon la modalité.

CHOIX\TESTS	PN VS PT	PH VS PT	PN VS PIP
PREMIER CHOIX MALES	0.687	1.000	0.219
PREMIER CHOIX FEMELLES	0.344	0.109	0.227
PREMIER CHOIX TOTAL	0.210	0.332	0.049
DERNIER CHOIX MALES	1.000	0.453	0.219
DERNIER CHOIX FEMELLES	0.754	0.109	0.549
DERNIER CHOIX TOTAL	0.804	0.629	0.143
TEMPS LE PLUS LONG MALES	0.687	1.000	0.219
TEMPS LE PLUS LONG FEMELLES	0.344	0.109	1.000
TEMPS LE PLUS LONG TOTAL	0.804	0.332	0.629

Tableau 3. P-valeurs des comportements respectifs des syrphes entre les traitements selon le test ainsi que du nombre d'œufs pondus en fonction du traitement.

COMPORTEMENTS\TESTS	PN VS PT	PH VS PT	PN VS PIP
IMMOBILITE	0.6868	0.0898	0.2403
VOL	0.1797	0.1797	0.9372
ACCEPTATION	0.253	/	0.5993
OVIPOSITION	0.4047	/	0.1757
ŒUFS PONDUS	0.4047	/	0.07401

Tableau 4. Nombre total d'insectes aphidiphages et ravageurs du froment sur l'ensemble du champ pour la saison culturale.

	Nombre total
OBSERVATIONS EN CHAMP	
Prédateurs	617
Coccinellidae	541
Syrphidae	70
Chrysopidae	6
Momies de parasitoïdes	7874
Ravageurs	24
<i>Petrobia latens</i>	24
RECOLTES DES PIEGES	
Prédateurs	988
Coccinellidae	371
<i>Harmonia axyridis</i>	230
<i>Propylea japonica</i>	138
<i>Coccinella septempunctata</i>	3
Syrphidae	610
<i>Episyrphus balteatus</i>	253
<i>Eupeodes corollae</i>	322
<i>Mesembrius flavipes</i>	30
<i>Shaerophoria rueppelli</i>	3
<i>Syrphus ribesii</i>	2
Chrysopidae	7
<i>Chrysoperla carnea</i>	7
Parasitoïdes	4297
Braconidae	4231
<i>Aphidius gifuensis</i>	2809
<i>Aphidius avenae</i>	90
<i>Ephedrus plagiator</i>	1330
<i>Toxares deltiger</i>	2
Aphelinidae	66
<i>Aphelinus abdominalis</i>	27
<i>Aphelinus sp</i>	39
Ravageurs	892
<i>Psammottetix striatus</i>	464
<i>Laodelphax striatellus</i>	4
<i>Haplothrips tritici</i>	382
<i>Sitodiplosis mosellana</i>	42

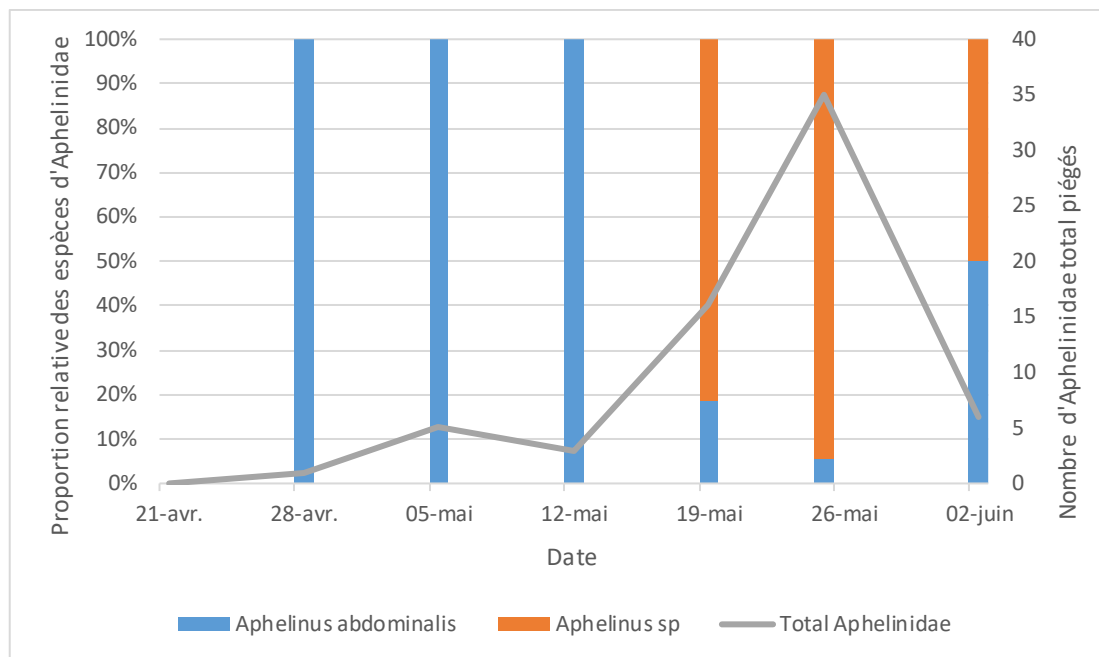


Figure 38. Proportion relative des espèces d'Aphelinidae et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.

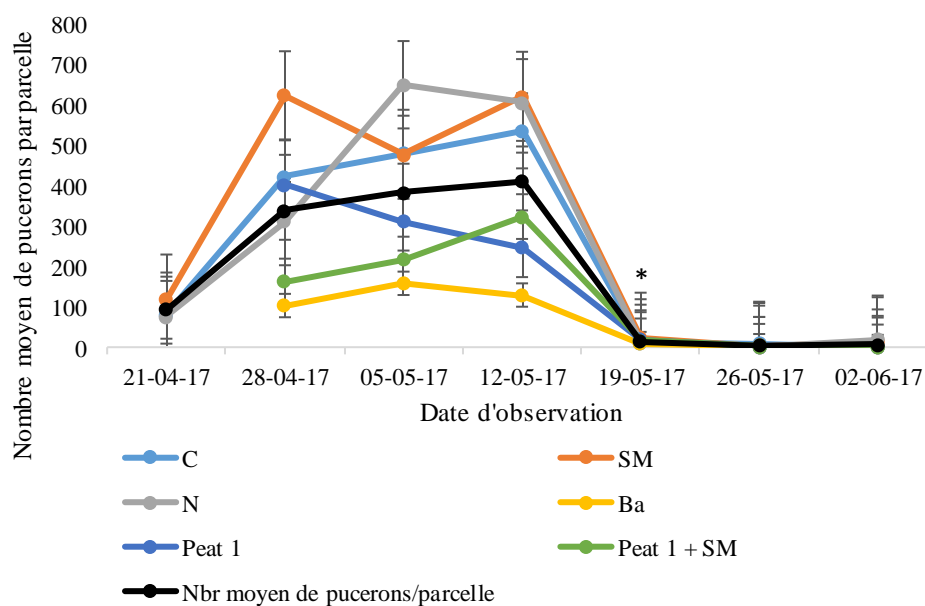


Figure 39. Nombre moyen par semaine des pucerons observés sur les talles (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$). C - contrôle, SM - salicylate de méthyle, N - nepetalactone, Ba - Bacillus amiloliquefaciens et la courbe noire représente le nombre moyen de pucerons par parcelle tous traitements confondus (Roman, 2017).

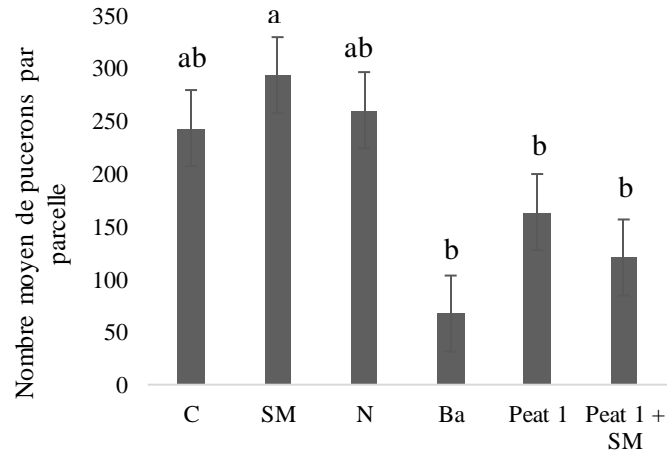


Figure 40. Nombre moyen par semaine et par parcelle des pucerons observés sur les talles. C – contrôle, SM – salicylate de méthyle, N – nepetalactone, Ba – Bacillus amiloliquefaciens. Les différentes lettres montrent les différences significatives avec un test de Tukey (Roman, 2017).

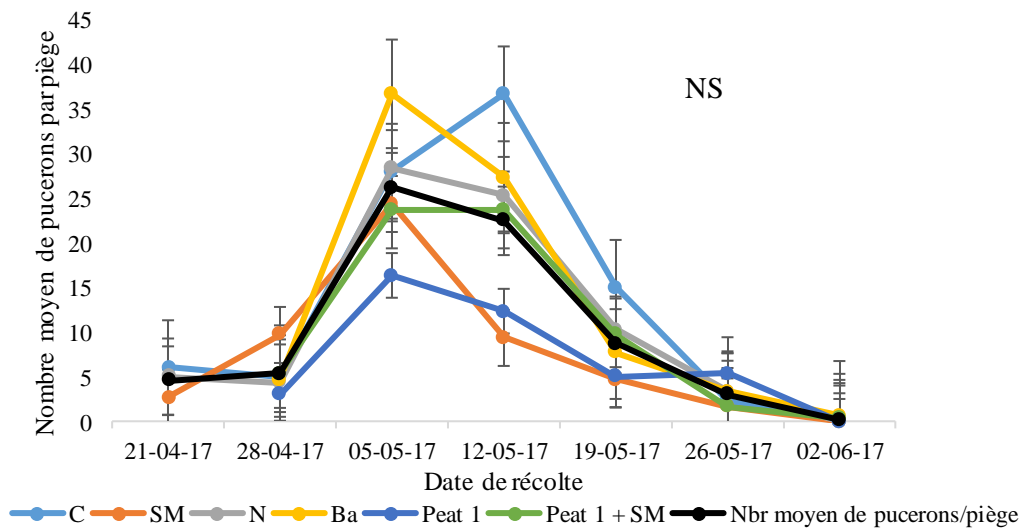


Figure 41. Nombre moyen par semaine des pucerons identifiés dans les pièges jaunes (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$). C - contrôle, SM - salicylate de méthyle, N - nepetalactone, Ba - Bacillus amiloliquefaciens et la courbe noire représente le nombre moyen de pucerons tous traitements confondus. NS = non significatif. (Roman, 2017).

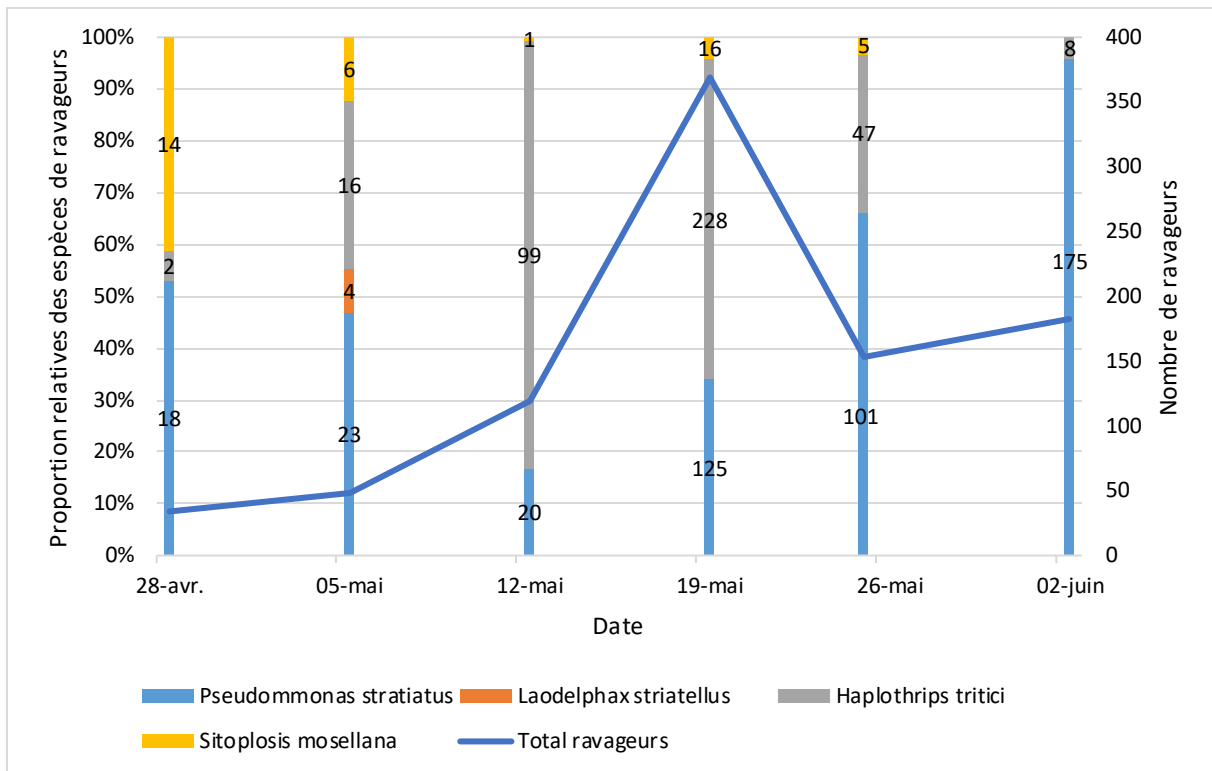


Figure 42. Proportion relative des espèces de ravageurs et nombre total d'individus piégés en fonction des dates. Les étiquettes de données correspondent aux nombres d'individus par espèce.