

***Comportement du parasitoïde
Lysiphlebus testaceipes (Cresson, 1880)
(Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de
Myzus persicae (Sulzer, 1776) (Homoptera :
Aphididae) sur cinq variétés de pomme de
terre Solanum tuberosum L.***

Présentée par

Abdelhak ROUABAH

Directeur de thèse : M. Malik LAAMARI M.C. (Université de Batna)

Soutenue le 16 Avril 2008

Jury : Président : Mme. Bahia DOUMANDJI-MITICHE Prof. (I.N.A., El Harrach) Examineurs : M.
Salaheddine DOUMANDJI Prof. (I.N.A., El Harrach) M^{me} Hassina BENMESSAOUD M.C. (I.N.A., El
Harrach) M^{me} Fazia MOUHOUCHE M.C. (I.N.A., El Harrach)

Table des matières

Remerciements . .	5
Liste des abréviations . .	6
Résumé . .	7
Abstract . .	8
ص-خلم . .	9
INTRODUCTION . .	10
Chapitre I – Revue bibliographique sur les interactions tritrophiques « plante-insecte ravageur-ennemis naturels » . .	14
1.1- Introduction . .	14
1.2- Différents médiateurs chimiques . .	15
1.3-Spécificité . .	16
1.4- Régulation spatio-temporelle . .	17
1.4.1- Régulation dans l'espace . .	17
1.4.2- Régulation dans le temps . .	17
1.5- Composition chimique des volatils émis par la plante . .	18
1.6- Eliciteurs déclenchant l'émission des volatils . .	20
1.6.1- β -glucosidase . .	21
1.6.2- Volcitine . .	21
1.6.3- Eliciteurs endogènes de la plante . .	22
1.7- Exploitation de la défense indirecte des plantes dans les programmes de lutte biologique . .	23
Chapitre II- Matériel et méthodes . .	25
2.1- Matériel . .	25
2.1.1- Matériel végétal . .	25
2.1.2- Matériel animal . .	28
2.1.3- Dispositif olfactométrique . .	31
2.2- Méthodologie . .	35
2.2.1- Mise en culture des plants . .	35
2.2.2- Elevage du puceron vert du pêcher . .	36
2.2.3-Elevage duparasitoïde <i>L. testaceipes</i> . .	36
2.2.4- Procédures expérimentales . .	38
2.3- Paramètres étudiés et tests statistiques . .	42
Chapitre III- Résultats . .	44
3.1– Influence de la plante sur le comportement de recherche de l'hôte par <i>L. testaceipes</i> . .	44
3.1.1- Plantes saines . .	44
3.1.2- Plantes infestées . .	47
3.1.3- Plantes préalablement infestées . .	50
3.1.4- Pucerons non stressés . .	53
3.1.5- Pucerons stressés . .	56
3.2- Stabilité spatio-temporelle des émissions en volatils par les cinq variétés . .	60

3.2.1- Régulation spatiale . . .	60
3.2.2- Evolution dans le temps des émissions en volatils par les cinq variétés . . .	66
Chapitre IV- Discussions . . .	72
4.1- Influence de la plante sur le comportement de recherche de l'hôte par <i>L. testaceipes</i> . . .	72
4.1.1- Plantes saines . . .	73
4.1.2- Plantes infestées . . .	74
4.1.3- Plantes préalablement infestées . . .	77
4.1.4- Pucerons non stressés . . .	77
4.1.5- Pucerons stressés . . .	79
4.2- Stabilité spatio-temporelle des émissions en volatils par les cinq variétés testées . . .	80
4.2.1- Régulation spatiale . . .	80
4.2.2- Evolution dans le temps des émissions en volatils par les cinq variétés . . .	83
Conclusion générale . . .	85
Références bibliographiques . . .	87
Les sites internet . . .	98
ANNEXES . . .	99
Annexe 01 . . .	99
Annexe 02 . . .	100
Annexe 03 . . .	100
Annexe 04 . . .	101
Annexe 05 . . .	102
Annexe 06 . . .	103
Annexe 07 . . .	104
Annexe 08 . . .	105
Annexe 09 . . .	106
Annexe 10 . . .	107
Annexe 11 . . .	107

Remerciements

Je remercie avant tout Dieu le tout puissant de m'avoir accordé patience, force et volonté pour terminer ce travail.

La réalisation d'une thèse est loin d'être le fruit du travail d'une seule personne. Ainsi, je tiens à remercier de tout cœur toutes les personnes qui ont contribué de pré ou de loin à ma thèse.

Je tiens à remercier en premier lieu M. Malik LAAMARI mon directeur de thèse, qui m'a encadré, aidé, conseillé, corrigé et re-corrige pendant toute la durée de mon travail. Merci pour m'avoir laissé la liberté d'entreprendre et de me tromper. Vous m'aviez ainsi, permis de maximiser mon gain d'informations et de m'immerger de la meilleure façon qui soit dans le monde fascinant de la recherche.

Mes sincères remerciements sont exprimés agréablement aux membres de mon jury, M^{me}. Bahia DOUMANDJI-MITICHE, M. Salaheddine DOUMANDJI, M^{me}. Hassina BENMESSAOUD, M^{me}. Fazia MOUHOUCHE, pour avoir accepté de prendre le temps de lire et d'évaluer mon travail.

Mes vifs remerciements sont adressés à M^{me} RUBINKOVA bibliothécaire à la Faculté universitaire des sciences agronomiques de GEMBLOUX (Belgique) pour la documentation très utile qu'elle ma fournis.

Je souhaite aussi remercier M Frédéric FRANCIS Premier assistant à l'Unité d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de la Faculté universitaire des sciences agronomiques de GEMBLOUX pour avoir accepté de m'aider et pour l'intérêt qu'il a donné à mon sujet de recherche.

Je tiens à remercier également M. RABASSE chercheur à la station I.N.R.A. Sophia Antipolis (France), pour son aide dans l'identification de notre espèce parasitoïde

Je remercie M. BOUKAABOUB chargé de cours à l'université El Hadj Lakhdar de Batna pour son aide dans l'analyse statistique des résultats.

J'exprime ma profonde gratitude aux responsables du C.N.C.C. qui nous ont fournis la semence de pomme de terre.

Un grand merci à mes amis Oussama de l'université El Hadj Lakhdar de Batna et Ilyes de l'université Rennes1 (France), qui ont rassemblé pour moi de façon régulière la documentation scientifique qui m'a été nécessaire.

J'adresse mes remerciements à Antonin FERRY étudiant en thèse à l'université de Rennes1, avec qui j'ai eu un échange de propos sur mon sujet de recherche ainsi que sur le sien. Je te souhaite bon courage Antonin.

Toute ma gratitude va à l'ensemble du personnel du département d'agronomie de l'université El Hadj Lakhdar -Batna- (enseignant, ingénieurs, technicien,...), à savoir : M. BERTALLA, M. HAMDY PACHA, M^{me} DOUMANDJI, M. AMOURI, M. ZEROUAL ... Tous m'ont prêté mains fortes avec le sourire lorsque j'en avais besoin.

Enfin, et bien entendu, un très grand merci à ma famille et mes amis pour leur soutien et encouragements dans les moments difficiles tout au long de ma scolarité.

Liste des abréviations

- **MeSA** Méthyle Salicilique
- **PR genes** pathogène resistance genes
- **SA** l'acide salicylique
- **JA** Acide Jasmonique
- **PLRV** Potato Leaf Rool Virus
- **PVY** Potato Y Virus
- **A.P** Air pur
- **S.O** Source d'odeur
- **EBF** (E)- β -farnesene

Résumé

L'effet de cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L. (**Arinda**, **Désirée**, **Kondor**, **Obelix** et **Spunta**) caractérisées par des niveaux différents de résistance antibiotique et antixénotique, sur le comportement de recherche de l'hôte par *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera : Aphidiidae), parasitoïde du puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera : Aphididae) a été étudié en conditions expérimentales de laboratoire.

L'influence des volatils émis par ces cinq variétés à l'état sain, infesté et préalablement infesté ainsi que ceux émis par le puceron (stressé ou non), sur le comportement des femelles parasitoïdes (attractivité et activité locomotrice) a été étudiée à l'aide d'un olfactomètre tubulaire à flux d'air continu. L'évolution spatio-temporelle de ces émissions en volatils a également été étudiée.

Les résultats obtenus montrent que d'une manière générale, les femelles de *L. testaceipes* sont attirées aux volatils émanant des plants de pomme de terre infestés par les larves de *M. persicae*, à celles des plants préalablement infestés, aux kairomones émises par les pucerons (stressés ou non), mais pas aux volatils émis passivement par les plants de pomme de terre non infestés.

L'attractivité de la pomme de terre saine est très faible contrairement à celle infestée par les larves de *M. persicae*. Ceci démontre que la production de synomones attractives pour *L. testaceipes* est induite par l'attaque du puceron et que, par conséquent, le mécanisme de défense indirect de la plante via la production des synomones ne se déclenchera qu'après l'installation du puceron.

La réponse positive de *L. testaceipes* aux stimuli olfactifs émanant des pucerons pourrait être due à des substances volatiles produites par la plante-hôte infestées et non pas par les pucerons seuls.

Comparativement à leur comportement vis-à-vis des volatils émanant des pucerons non stressés, les femelles de *L. testaceipes* sont fortement attirées aux volatils émanant des pucerons stressés. Cette ascension de la réponse du parasitoïde est peut-être due à une différence en terme de quantité entre les composés volatils émis par les pucerons en état normal et ceux émis par les pucerons stressés.

L'attractivité des feuilles saines prélevées sur les plants infestés des trois variétés **Arinda**, **Kondor** et **Spunta** est plus importante que celles de feuilles saines prélevées sur des plants sains des mêmes variétés. Cela suggère que l'émission par ces trois variétés des substances volatiles attractives pour le parasitoïde n'est pas limitée à la seule partie infestée de la plante, mais intervient à l'échelle de la plante entière. Par ailleurs quelque soit la variété testée, l'émission des composés volatils attractifs pour les femelles de *L. testaceipes* est caractérisée par une progression croissante, durant toute la période d'infestation.

Mots clés : *Solanum tuberosum*, variétés, *Myzus persicae*, *Lysiphlebus testaceipes*, interactions tritrophiques, volatils, olfactomètre.

Abstract

The effect of five potato cultivars *Solanum tuberosum* L. (**Arinda**, **Désirée**, **Kondor**, **Obelix** et **Spunta**) characterised by their different degrees of antibiotic and antixenotic resistance, on the host location behaviour of *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera : Aphidiidae), a parasitoid of the green peach aphid *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera : Aphididae) was studied in a laboratory experimental conditions.

Females of the parasitoid were tested for their behavioural response (attraction and locomotion) to volatiles emitted from aphidi-infested potato plants, from previously aphid-infested and from uninfested plants as well as to those emitted from aphid (both stressed or not). Tests were made using a tubular olfactometer. Spatial and temporal regulation of these volatiles was also examined.

In general, the females of *L. testaceipes* were attracted to volatiles emanating from aphid-infested plants, from previously aphid-infested plants and to kairomone emitted by aphid (both stressed or not) but not to volatiles from uninfested plants.

The attractiveness of the healthy potato is very weak contrary to that infested with the larva of *M. persicae*. This demonstrates that the production of synomones that are attractive for *L. testaceipes* could be due to the attack by the aphid. Therefore it can be concluded that Potato plants start realising synomones as indirect mechanism of defence only after being infested by aphid.

The positive response of *L. testaceipes* to the olfactory stimuli emanating from aphid can be attributed to volatile compounds realised by the aphid infested-plant and not to those realised only by aphids.

Compared with their behaviour toward volatiles emanating from non stressed aphid, females of *L. testaceipes* are strongly attracted to volatiles emanating from those stressed. This increasing in parasitoid's response could be due to a difference in term of amount between volatile compounds emitted by aphids in normal condition and those emitted by the under stress aphids.

In the case of the three cultivars **Arinda**, **Kondor** and **Spunta**, volatiles emanating from undamaged leaves of an infested plant were more attractive than volatiles from leaves of uninfested plant. This demonstrates that the emission by these three cultivars of attractive volatiles is not restricted to the infested part of the plant but systemically by all the parts (both damaged and undamaged) of the infested-plant. However, under continuous damage, the emission by all the cultivars tested of attractive volatile compounds increases.

Key words: *Solanum tuberosum*, cultivars, *Lysiphlebus testaceipes*, *Myzus persicae*, volatiles, tritrophic interactions, olfactometer.

ص-خلم

يهدف هذا العمل إلى دراسة سلوك الحشرة الطفيلية *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera : Aphidiidae) في البحث عن المائل (*Myzus persicae* Sulzer) وذلك على خمسة أصناف من البطاطا (*Solanum tuberosum* L. (Arinda, Désirée, Kondor, Obelix Spunta) ذات مستويات مقاومة مختلفة.

باستعمال الأولفاكوميتر (olfactometer) الأبيوي ذو التدفق الموالي المستمر ، قمنا بدراسة تأثير المركبات الطيارة المنجذبة من قبل نباتات سليمة ، نباتات مصابة وأخرى معرضة مسبقا للإصابة بالإضافة إلى تلك المنجذبة من قبل المائل على الإبتذاب و النشاط الحركي لنبات *L. testaceipes*. كما قمنا أيضا بدراسة توزيع هذه الإفرازات في الزمان والمكان. بصفة عامة أظهرت النتائج أن المركبات الطيارة المنجذبة من طرف النباتات المصابة و تلك المنجذبة من قبل يرقات *M. persicae* أثرت إيجابيا على سلوك إناث *L. testaceipes* وذلك عكس المركبات الطيارة المنجذبة تلقائيا من النباتات السليمة. وبالتالي يمكننا القول أن إفراز هذه المركبات من قبل النباتات يتم بمد تعرض هذه الأخيرة للإصابة.

بالنسبة إلى توزيع الإفراز في المكان ، فالنتائج المحصل عليها أظهرت أن إفراز هذه المركبات عند الأصناف Arinda, Kondor و Spunta غير منحصر في موضع الإصابة فقط بل يشمل جميع أجزاء النبتة. أما توزيع الإفراز عبر الزمن فالنتائج المحصل عليها يثبت أنه يتطور تدريجيا طيلة مدة الإصابة وذلك بالنسبة للأصناف الخمسة.

الكلمات المفتاح : *Solanum tuberosum* , أصناف البطاطا , *Lysiphlebus testaceipes* , *Myzus*

persicae , المركبات الطيارة , Olfactometer

INTRODUCTION

A partir de 1990, la production de pomme de terre dans le monde a connu une nouvelle phase de croissance. En 2006, elle est estimée à 314,37 millions de tonnes (FAOSTAT, 2006). La même année, l'Algérie a enregistré des chiffres records en matière de production (2,18 millions de tonnes) et de superficie réservée à cette culture (100 000 ha) (FAOSTAT, 2006). Parallèlement à cette croissance, la consommation par habitant algérien est passée de 35 kg en 1990 à 57 kg en 2005 (FAOSTAT, 2006).

L'intensification de la culture de la pomme de terre en Algérie et partout dans le monde, durant ces dernières années a énormément favorisé la pression des organismes nuisibles et des maladies. Dans toute son aire de répartition, la pomme de terre est attaquée par un grand nombre d'espèces ravageuses, appartenant à de nombreux groupes, entre autres les insectes. Parmi ces derniers, les pucerons sont certainement les plus prolifiques et les plus répandus à travers le monde. Les aphides tiennent une place prééminente, non seulement du fait des dégâts directs qu'ils occasionnent en prélevant une quantité de sève importante mais surtout parce qu'ils transmettent des virus phytopathogènes.

D'après Robert (1996) six espèces de pucerons capables de se reproduire sur pomme de terre sont fréquentes à travers le monde. Il s'agit de *Myzus persicae* Sulzer (le puceron vert du pêcher), de *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (le puceron vert et rose de la pomme de terre), de *Rhopalosiphoninus latysiphon* Davidson (le puceron des germes de la pomme de terre), d'*Aulacorthum solani* Kaltentbach (le puceron strié de la digitale et de la pomme de terre), d'*Aphis frangulae* Kaltentbach (le puceron de la bourdaine) et d'*Aphis nasturtii* Kaltentbach (le puceron du nerprun).

En plus de ces espèces qui peuvent se reproduire sur la pomme de terre, des ailés de plusieurs autres espèces peuvent séjourner pour un certain temps sur le feuillage de cette plante. Les travaux de Nasrallah (1997) et Akkal (1999) à Sétif et Nedjar (2004) à Oum El Bouaghi ont permis de recenser plus de 80 espèces dans les pièges jaunes. Leur présence en nombre important peut devenir un facteur limitant pour la production surtout d'une semence indemne de maladies virales (Duvauchelle *et al.*, 1997).

Parmi tous ces aphides, le puceron vert du pêcher demeure le plus dangereux à cette culture (Woodford, 1992). D'après Capinera (2001), sous un climat doux, *Myzus persicae* peut développer une génération tous les 10 à 12 jours, soit plus de 20 générations par année. Il peut présenter deux types de cycles de développement différents. Il est soit holocyclique dioécique, alternant entre des hôtes primaires du genre *Prunus*, principalement le pêcher et des hôtes secondaires herbacés dont la pomme de terre. Il peut également devenir anholocyclique, en passant toute l'année sur des hôtes secondaires sous forme de femelles parthénogénétiques (Sauge, 1999).

Le puceron vert du pêcher est d'abord nuisible comme ravageur direct. Les piqûres alimentaires, pratiquées par les fondatrices entraînent une déformation du feuillage des jeunes pousses, perturbent leur croissance et provoquent le dessèchement et la chute des fleurs (Massonie *et al.*, 1994). Sur pomme de terre, ses dégâts sont remarquables surtout sur les feuilles de la base, sur les fleurs et sur les extrémités des pousses (Capinera, 2001).

En plus de ces dégâts directs, *M. persicae* est connu comme étant un vecteur potentiel de plusieurs virus (Stoetzel et Miller, 2001). Il est le plus important vecteur du virus de l'enroulement de la pomme de terre (PLRV) (Rouze-Jouan *et al.*, 2001) et du virus de la mosaïque (PVY) (Takahide *et al.*, 2000).

L'infection de la pomme de terre par les virus transmis principalement par ce puceron constitue la principale source de baisse de rendement (Robert, 1996). Ces pertes peuvent aller jusqu'à 90% pour le virus de l'enroulement PLRV (Salazar, 1987).

L'efficacité de lutte menée contre le puceron vert du pêcher est directement liée à l'efficacité des traitements chimiques, mais cet insecte est connu pour son aptitude à développer des populations résistantes aux insecticides. En plus, cette lutte chimique ne peut en aucun cas aboutir à une diminution du taux de virose d'une culture, car le fait de réduire les niveaux de populations aphidiennes ne suffit pas à empêcher une dissémination des virus. L'autre inconvénient de la lutte chimique est la destruction des auxiliaires généralement plus sensibles aux pesticides que les ravageurs.

Face aux inconvénients des traitements chimiques, la protection intégrée apparaît comme une alternative adaptée pour, à la fois, maîtriser le ravageur et préserver la faune auxiliaire naturelle. En plus des techniques culturales, cette méthode de lutte donne une priorité à l'utilisation des entomophages. La lutte intégrée repose également sur l'utilisation de la résistance de la plante au phytophage, par exploitation de ses caractéristiques physiques et chimiques (Thomas et Waage, 1995). Cette dernière stratégie pourrait limiter la reproduction du phytophage et augmenter sa durée de développement, donnant ainsi à l'ennemi naturel plus de temps pour intervenir (van Emden, 1991).

En milieu naturel, il existe une grande diversité d'ennemis naturels de pucerons, qui peuvent participer dans le maintien des populations aphidiennes en dessous du seuil économique (Roush et Tingey, 1994). Ces auxiliaires sont principalement des coccinelles, des chrysopes, des punaises, des syrphes, des Hyménoptères parasitoïdes et des champignons entomopathogènes (Boiteau, 1987; Cloutier et Cloutier, 1992).

Les parasitoïdes et les prédateurs présentent un grand intérêt pour la lutte biologique. Leur population peut être augmentée directement par une introduction massive ou par le biais d'aménagements favorables.

D'après Boiteau (1984), les coccinelles aphidiphages sont les prédateurs les plus abondants (>90%) sur pomme de terre. Parmi celles-ci il y a *Coccinella transversoguttata* Faldermann, *Coccinella septempunctata* L., *Coleomegilla maculata* DeGeer, *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville et *Anatis quindecimpunctata* DeGeer.

Pour ce qui concerne les parasitoïdes des pucerons, les Hyménoptères appartenant à la famille des Aphidiidae sont les plus dominants. L'endoparasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera : Aphidiidae) est l'une des espèces les plus importantes. Dans le bassin méditerranéen il a été introduit dans les années 70 (Stary *et al.*, 1988). Sa gamme d'hôtes atteint aujourd'hui, plus de 100 espèces d'aphides, appartenant à plus de 30 genres différents et vivant sur de nombreuses plantes hôtes (Pike *et al.*, 2000). Comme toutes autres espèces de la famille des Aphidiidae, *L. testaceipes* a une fécondité, une longévité et une capacité de recherche et d'attaque de l'hôte relativement élevés (Cloutier *et al.*, 1981; Bouchard et Cloutier, 1984).

Associée aux moyens biologiques précités, aux méthodes de lutte culturales et chimiques, le choix comme moyen préventif de variétés résistantes, relativement peu favorables à la multiplication de leurs déprédateurs peut contribuer de manière essentielle à atteindre les objectifs de la lutte intégrée notamment contre le puceron vert du pêcher.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

D'après Painter (1951) cité par Bouffard (1996), la plante peut développer trois mécanismes de résistance vis-à-vis des attaques des insectes herbivores. Par le mécanisme de la non préférence (antixénose) la plante peut empêcher ou réduire l'installation des pucerons. Tandis que, par son effet antibiotique, la plante colonisée affecte négativement les paramètres biotiques de l'insecte. Enfin les plantes dotées d'une tolérance peuvent se développer normalement et cela malgré la présence du déprédateur.

Ces trois mécanismes de résistance de la plante aux attaques des insectes phytophages sont regroupés par Price (1986) en notion de défense intrinsèque et extrinsèque. Les adaptations physiologiques et physiques (substances répulsives ou attractives, toxiques, structures foliaires, densité de trichomes, aspect lisse ou pubescent des feuilles) de la plante qui agissent sur le potentiel biotique de l'insecte phytophage constituent la défense intrinsèque. Par contre la défense extrinsèque désigne tous les traits physiques (forme, couleur, taille) et chimiques (synomones, productions extraflorales) qui influencent l'efficacité des ennemis naturels du ravageur en augmentant leur abondance et leur efficacité de recherche de l'hôte.

D'après van Emden (1991), l'influence de la plante, en particulier l'effet de sa résistance antibiotique, ne se limite pas au phytophage (2^{ème} niveau trophique) mais s'opère également et d'un façon indirecte sur l'ennemi naturel (3^{ème} niveau trophique). En effet, certains facteurs de résistance de la plante qui agissent sur la croissance, la mortalité et la taille du phytophage peuvent avoir également des effets positifs ou négatifs sur l'ennemi naturel. D'après Thomas et Waage (1995) et Reed *et al.* (1991) la plante par sa teneur en nutriments et en composés secondaires (la nicotine, la rutine et le tanin) peut agir indirectement sur la survie, la taille et la fécondité du parasitoïde. Kuo (1986) a noté également que la taille réduite du phytophage se développant sur des plantes résistantes peut agir sur la sex-ratio du parasitoïde.

La défense extrinsèque de la plante intervient directement dans le comportement de localisation de l'habitat de l'hôte puis la recherche de l'hôte par l'ennemi naturel. Par ses caractéristiques physiques, telles que la couleur, la taille et la forme (Gofray, 1994 ; Vinson, 1998), la plante attire les insectes parasitoïdes au microhabitat de leurs hôtes. La structure foliaire de la plante hôte agit également sur l'efficacité de recherche de l'hôte par l'ennemi naturel. Ainsi, une densité élevée de trichomes (Hulspas-Jordaan et van Lenteren, 1978) et l'aspect pubescent ou non des feuilles (Kumar *et al.*, 1983 ; Natarajan, 1990) peuvent réduire le déplacement du parasitoïde et son efficacité parasitaire. Des informations chimiques émises passivement par la plante, mais dont l'émanation peut être induite ou renforcée par l'action du phytophage (Dicke, 1994 ; Dicke *et al.*, 1993 ; Paré et Tumlinson, 1997 ; Rose *et al.*, 1996 ; Takabayashi *et al.*, 1995 ; Turlings et Tumlinson, 1992 ; Turlings *et al.*, 1995 ; Turlings et Wäkers, 2004) jouent également un rôle important dans ce processus de recherche de l'habitat de l'hôte puis de l'hôte pour les entomophages. D'autres substances allélochimiques qui résultent de la digestion par le phytophage de certains composés chimiques de la plante peuvent être aussi utilisées par l'ennemi naturel pour localiser son hôte.

La relation entre l'insecte parasitoïde ou prédateur et la résistance chimique de la plante (synomones, substances secondaires) a été mise en évidence dans plusieurs études d'interactions tritrophiques. Ces études ont montré que les signaux (substances volatiles) émises par la plante sont spécifiques pour l'interaction plante – ravageur et plante – ennemi naturel. L'émission de ces signaux varie dans l'espace et dans le temps. Ils peuvent seulement être dégagés par la partie endommagée ou par contre, systématiquement par

la plante entière. Ces signaux sont dégagés seulement pendant l'attaque, leur émission décline par la suite (Turlings et Tumlinson, 1992 ; McCall *et al.*, 1994 ; Rose *et al.*, 1996).

Par ses divers effets directs (antixénose) et indirects (antibiose), la plante peut donc influencer négativement ou positivement le troisième niveau trophique (Price *et al.*, 1980). De ce fait, dans un contexte de lutte intégrée faisant appel à la lutte variétale et à la lutte biologique ensemble, l'étude de l'influence de la plante sur les interactions entre les insectes phytophages et les auxiliaires est apparue depuis quelques années nécessaire (Price *et al.*, 1980). L'intégration des deux sous systèmes bitrophiques : plante-hôte – ravageur et ravageur – ennemis naturels dans un seul système tritrophique unique: plante – ravageur – ennemis naturels est apparue en effet indispensable pour une meilleure compréhension des relations entre la plante-hôte, le phytophage et l'ennemi naturel (Vet et Dicke, 1992). Elle permet de déterminer l'utilité globale de la plante-hôte et d'éviter par conséquent d'éventuelles interactions négatives sur l'ennemi naturel. L'estimation de l'efficacité d'un auxiliaire en lutte biologique doit donc se faire en intégrant le premier niveau trophique (van Emden, 1991).

Le présent travail s'inscrit dans le contexte de l'étude des interactions, pomme de terre – puceron vert du pécher – *Lysiphlebus testaceipes*, une espèce parasitoïde de ce puceron. Il a comme objectif principal, l'étude de l'influence de 5 variétés de pomme de terre via leurs émissions en substances volatiles, sur le comportement de recherche de *L. testaceipes*. Pour évaluer l'action des volatils émis par ces variétés sur le comportement de recherche de ce parasitoïde, l'activité locomotrice et l'attractivité de ce dernier sont les deux paramètres étudiés. Ce comportement de recherche du parasitoïde est étudié par l'intermédiaire d'un olfactomètre tubulaire. Ce dispositif s'avère particulièrement adapté à l'étude du comportement des insectes parasitoïdes (Lecomte et Thibout, 1983 ; van Baaren, 1994).

La régulation spatio-temporelle par la plante de ses émissions en substances volatiles est également un paramètre de défense très important. Pour démontrer si les substances volatiles émises par les cinq variétés sont produites seulement par la partie infestée ou au contraire par la totalité du végétal, une étude a été réservée à cet aspect. En plus, l'évolution de ces substances volatiles dans le temps a été également déterminée.

Ce manuscrit est scindé en 4 chapitres. Dans un premier chapitre, il a été traité revue bibliographique sur les interactions tritrophiques: plante – insecte phytophage – ennemis naturels. Dans un deuxième chapitre, il est présenté d'une part le matériel végétal et animal utilisé lors de cette étude et d'autre part la méthodologie de travail appliquée. Un troisième chapitre est réservé à la présentation des résultats obtenus. Le quatrième chapitre est consacré aux discussions des résultats obtenus. Une conclusion générale assortie de perspectives termine cette étude.

Chapitre I – Revue bibliographique sur les interactions tritrophiques « plante-insecte ravageur-ennemis naturels »

1.1- Introduction

La défense des plantes contre les attaques des insectes ravageurs a été pour longtemps étudiée dans un contexte bitrophique: prédateur-proie ou prédateur-plante. Aujourd'hui, des travaux plus poussés ont mis en évidence l'influence de la plante sur les populations des prédateurs et de leurs proies. Ainsi, une plante attaquée par un insecte, émet des signaux chimiques pour attirer les ennemis naturels de ce dernier (Turlings *et al.*, 1995). La défense de la plante peut de ce fait être étudié dans un contexte tritrophique plante – phytophage – carnivore (Dick *et al.*, 1990).

Turlings *et al.* (1995) ont montré que les signaux émis par la plante sont spécifiques pour chaque interaction plante - ravageur et plante - ennemis naturels. Seulement certains ravageurs peuvent provoquer l'émission de ces signaux. Ces derniers n'attirent que les parasitoïdes et les prédateurs spécifiques de ce ravageur.

L'émission de ces signaux varie dans l'espace et dans le temps. Ils peuvent seulement être émis de la partie endommagée, aussi bien que systématiquement par d'autres parties de la plante. Ces signaux sont dégagés seulement pendant l'attaque, leur émission décline par la suite (Dicke, 1994 ; Dicke *et al.*, 1993 ; Loughrin *et al.*, 1994 ; McCall *et al.*, 1994 ; Takabayashi *et al.*, 1995 ; Turlings et Tumlinson, 1992 ; Rayan, 1983 ; Rose *et al.*, 1996).

Paré et Tumlinson (1997) suggèrent que c'est une mixture de composés terpénoïdes et d'autres composés volatils qui mènent l'insecte parasitoïde ou prédateur à distinguer entre une plante infestée et une plante saine. Ainsi, ces substances aident à localiser l'habitat de la proie.

L'émission par la plante de ces substances volatiles en réponse aux attaques des insectes phytophages est incitée par les blessures mécaniques provoquées par ces derniers et surtout par l'action de leurs enzymes salivaires. Ces volatils déterminés pour être principalement des terpènes, diffèrent de ceux émis en réponse aux blessures mécaniques artificielles (McCall *et al.*, 1994 ; Mattiacci *et al.*, 1995 ; Turlings *et al.*, 1995 ; Rose *et al.*, 1996 ; Alborn *et al.*, 1997 et Paré et Tumlinson, 1997). L'identité chimique de ces éliciteurs est inconnue pour la plupart des interactions étudiées jusqu'à présent. Dans leur étude sur l'interaction « Chou, pyrale du chou *Pieris brassicae* et l'Hyménoptère parasitoïde *Cotesia glomerata* », Mattiacci *et al.* (1995) impliquent la β -glucosidase dans l'incitation de la réponse de la plante aux attaques de la pyrale. La volcitine (N-(17 – hydroxylinolenoyl)-L- glutamine), un composé clef incitant la plante à émettre ces signaux de détresse a été isolé et identifié par Alborn *et al.* (1997).

1.2- Différents médiateurs chimiques

La communication chimique par les substances sémio-chimiques entre les insectes et entre les plantes d'une part et les insectes d'autre part, joue un rôle très important dans la détermination du comportement des insectes parasitoïdes et prédateurs.

D'une façon générale, on désigne sous le terme de substances sémio-chimiques des composés qui agissent sur le comportement ou (et) la physiologie des êtres organisés. Parmi eux, on distingue **les substances allélochimiques** à effet interspécifique (Figure 1) d'une part, **allomones** qui évoquent chez le récepteur une réponse qui est adaptativement bénéfique à l'émetteur (telles les productions défensives et antibiotiques), **kairomones**, favorables au récepteur (comme des substances attractives alimentaires ou avertisseurs de danger) et **synomones** qui évoquent chez le récepteur une réponse qui est adaptativement favorable aussi bien à l'émetteur qu'au récepteur et, d'autre part, les phéromones qui ont une action intraspécifique, soit simples stimuli comportementaux tels les phéromones incitatrices (comme les phéromones sexuelles, d'alarme, de piste, ...etc.) ou bien les phéromones modificatrices à effet non réversible agissant sur le comportement, la morphologie, la physiologie et la biologie d'individus de la même espèce (telles les substances grégaires des criquets migrateurs provoquant le passage de l'état solitaire à la phase grégaire) (Dicke et Sabelis, 1988 in Jervis et Kidd, 1997 ; Whitman, 1988).

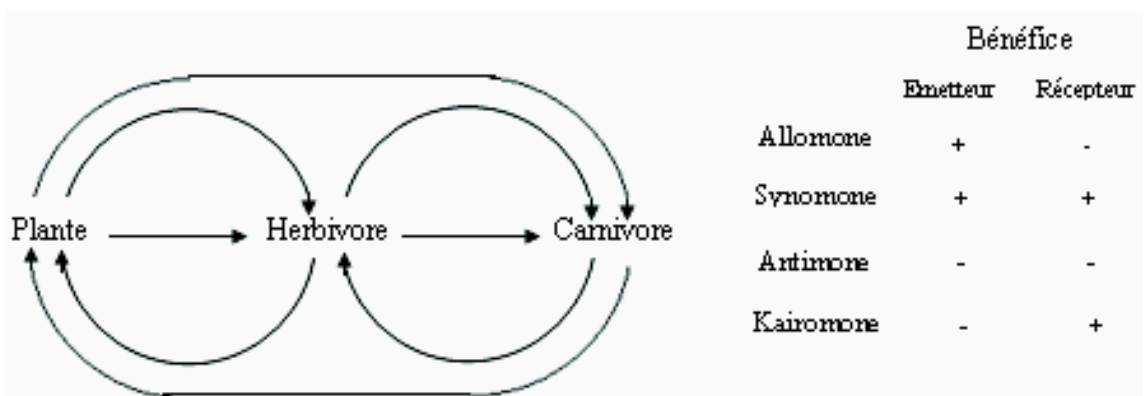


Figure 1 : Rôle des substances allélochimiques dans les interactions tritrophiques (Whitman, 1988). Chaque flèche représente quatre relations écologiques possibles : allomonale, synomonale, antimonale ou kairomonale.

Comme toute classification, la présente permet d'obtenir une vision globale claire des interactions tritrophiques observées. Mais elle est souvent mise en défaut lorsqu'on étudie isolément un cas où une même substance peut servir une variété de fonctions simultanément (Burghardt, 1970; Blum, 1974 et 1980; Nordlund et Lewis, 1976; Duffey, 1977; Weldon, 1980; Nordlund, 1981; Pasteels, 1982 cités par Whitman, 1988). En milieu forestier par exemple, des substances végétales comme les résines des Pinacées peuvent agir à la fois en tant qu'allomone, kairomones ou synomones. Ces substances terpénoides sont attractives pour les scolytes, ce sont donc des kairomones dites substances attractives primaires (Whitman, 1988). Cependant, ces mêmes substances ont un effet dissuasif vis-à-vis de ces scolytes et sont ainsi dites allomones (Smith, 1963 cité par Whitman, 1988). Enfin, en attirant certains ennemis naturels des scolytes (Wood, 1982), ces composés peuvent servir en tant que synomones.

Le rôle de certains composés change séquentiellement au sein de la chaîne alimentaire en passant d'un niveau trophique à un autre. Ainsi, la cucurbitacine produite par

les Cucurbitacées est un phagostimulant pour la chrysomèle maculée du concombre, *Diabrotica undecimpunctata*. Elle agit donc en tant que kairomone (Chambliss et Jones, 1966 cités par Whitman, 1988). La même substance a été isolée à partir du sang et des tissus de *D. undecimpunctata*, où elle joue vraisemblablement le rôle d'allomone contre les prédateurs (Ferguson et Metcalf, 1985 ; Ferguson *et al.*, 1985).

La diversité d'action de tels sémiachimiques rend difficile de calculer leurs valeurs totales nettes. Il est ainsi impératif que ces substances soient réparties seulement dans des interactions spécifiques et bien définies.

1.3-Spécificité

Les signaux émis par la plante en réponse aux attaques des ravageurs sont spécifiques pour chaque interaction plante-ravageur et plante-ennemis naturels. Ces signaux peuvent fournir aux insectes parasitoïdes et prédateurs des informations spécifiques, sur l'identité et même sur le stade de développement de l'hôte ou de la proie.

Dicke (1999) a cité aussi bien des exemples indiquant la spécificité des signaux émis par la plante en cas d'attaque, que ceux où en a suggérer le hasard de cette spécificité. Takabayashi *et al.*, (1995) ont constaté que sur les quatre stades larvaires de *Pseudaletia separata* (Lepidoptera : Noctuidae), seules les larves du premier stade ont incité une production significative de substances volatiles chez le maïs, tout en sachant que le parasitoïde *Cotesia kariyi* est principalement attiré aux plants de maïs attaqués par les très jeunes larves de *P. separata* (stade préférentiel pour *C. kariyi*) (Takabayashi *et al.*, 1995).

D'après Dicke (1994) la grande spécificité des synomones de la plante est liée surtout aux quantités dégagées dans l'air par rapport aux kairomones émis par l'insecte. Cependant, il peut y avoir des différences qualitatives déterminées par le stade de développement de la plante, les conditions culturales, la partie végétale attaquée et l'espèce de ravageur.

Dans leur travail sur les éliciteurs induisant l'émission des signaux chimiques, Turlings *et al.* (1993) ont montré que les plants de maïs attaqués par *Spodoptera frugiperda* émis beaucoup plus d'(E)-2-hexanol que ceux endommagés par *S. exigua*. Le parasitoïde *Microplitis croceipes* a pu faire la différence entre les dégâts causés par chacune des deux espèces. Néanmoins, il reste à démontrer si l'(E)-2-hexanol est responsable de ce rapprochement.

D'après Wadhams *et al.* (1999) cité par Turlings et Wäkers (2004), le parasitoïde des pucerons *Aphidius ervi* est beaucoup plus attiré aux plants de pois infestés par son hôte préféré *Acyrtosiphon pisum* qu'à ceux infestés par *Aphis fabae*. Impliqué dans la spécificité du signal, le 6-méthyl-5-hepten-2-one, est détecté seulement dans la mixture des composés sécrétés par les plants infestés par *A. pisum*. Ce composé à l'état pur est jugé pour être fortement attirant pour *A. ervi* (Du *et al.*, 1998).

L'évidence comportementale et chimique de cette spécificité du signal émis par les plantes endommagées a été aussi étudiée par De Moras *et al.* (1998). Ces auteurs ont constaté que *Cardiochiles nigriceps*, parasitoïde spécifique d'*Heliothis virescens*, est beaucoup plus attiré par les plantes attaquées par son hôte comparativement à celles attaquées par *H. zea*. L'examen des volatils émis par les plants de maïs et du tabac soumis aux attaques de ces noctuelles a révélé des différences relatives des doses de certains

composés principaux. Reste à déterminer si ces différences observées permettent à *C. nigriceps* de reconnaître les plantes attaquées par son hôte.

De même, le parasitoïde spécifique *Microplitis croceipes* dont les hôtes s'attaquent à une multitude d'espèces végétales a manifesté une aptitude extraordinaire à faire la différence entre les dégâts causés par les chenilles d'*Helicoverpa zea* (Lepidoptera : Noctuidae) sur le coton, la dolique et le soja. Chacune de ces trois espèces végétales produit un mélange de composés chimiques particulier (Dicke *et al.*, 1993).

1.4- Régulation spatio-temporelle

Comme toute autre forme de défense végétale, la défense indirecte a certainement un coût métabolique associé à la production et à l'émission des substances volatiles par lesquels la plante, lance son cri d'aide aux ennemis naturels de ses ennemis. Etant donné que ce coût est considéré dans la plupart des cas comme très élevé, les plantes ont réglé la production de ces volatils aussi bien dans le temps que dans l'espace. Cette régulation implique l'émission de ces signaux seulement quand le parasitoïde ou le prédateur sont (1) présents et (2) à la recherche de leurs hôtes ou proies. La production constitutive de ces signaux coûterait aussi bien à la plante qu'aux insectes carnivores. Ces derniers vont perdre du temps et de l'énergie en cherchant sur des plantes sans hôte ou proie (Turlings *et al.*, 1995).

Beaucoup d'études, notamment celles de Dicke (1994); Dicke *et al.* (1993); Rose *et al.* (1996); Takabayashi *et al.* (1995); Turlings et Tumlinson (1992) ont révélé que l'émission de ces volatils par les plantes est systémique.

1.4.1- Régulation dans l'espace

La régulation spatiale de l'émission des synomones est une considération très importante pour la plante. Beaucoup de ces médiateurs chimiques sont émis seulement de la partie endommagée. Mais, malgré le coût énergétique élevé, cette dernière émet systématiquement ces volatils, augmentant ainsi le volume du bouquet chimique et attirant mieux les insectes parasitoïdes et prédateurs. Selon Dicke (1994) les composés volatils émis en réponse aux attaques d'un ravageur sont produits aussi bien par le site de l'attaque que par les autres parties saines de la plante. Rayan (1983) suggère que ces composés sont produits au niveau des sites de l'attaque et transportés ensuite aux autres parties de la plante d'où ils seront dégagés.

Turlings et Tumlinson (1992) ont marqué l'émission systémique de ces volatils chez le maïs. De même, en étudiant l'émission des composés volatils à partir des feuilles saines des plants de coton attaqués, Rose *et al.*, (1996) sont arrivés à la même conclusion de Turlings et Tumlinson (1992). Autrement dit, dès que quelques feuilles sont endommagées, elles incitent la plante entière à une réaction systémique frénétique en réponse à cela.

1.4.2- Régulation dans le temps

Concernant l'évolution de ces émissions dans le temps, Loughrin *et al.*, (1994) ont suggéré que ces volatils sont secrétés seulement pendant l'attaque. Leur sécrétion décline lentement après l'attaque.

En comparant la composition chimique des signaux volatils émis par des plants de coton sains avec celle des plants fraîchement endommagés et d'autres précédemment endommagés, Mc Call *et al.* (1994) ont constaté de grandes différences. Ils ont remarqué que certains composés sont émis seulement par les plantes précédemment endommagées. La production de ces composés pourrait être déclenchée par quelques stimuli spéciaux produits par l'insecte.

Turlings *et al.* (1995) ont également attiré l'attention sur le fait que l'émission de ces substances volatiles par la plante attaquée est réglée dans le temps. D'après ces auteurs, les synomones ont tendance à être émis pendant le jour quand les ennemis naturels des insectes ravageurs sont à la recherche de leurs hôtes ou de leurs proies. De même Loughrin *et al.* (1994) ont examiné l'évolution de cette émission durant toute la journée. Ils ont remarqué que l'émission de ces sémio-chimiques atteint les niveaux les plus élevés au début de l'après midi.

Ces constatations soulèvent plusieurs questions. Est ce que, c'est les plantes qui se sont ajusté au programme de ces insectes ? Ou par contre, ce sont ces derniers qui ont pu se développer pour mener leur recherche pendant que ces signaux sont émis, profitant de la présence d'autres stimuli (visuels surtout) ? Turlings *et al.* (1995) semblent être convaincu qu'il est difficile de comprendre et de conclure sur la coévolution des interactions entre la plante et l'insecte basée sur des études avec des cultures qui ont été modifiés par des sélections recherchées.

1.5- Composition chimique des volatils émis par la plante

Malgré leur diversité et leurs particularités biologiques très différentes, toutes les plantes à l'état sain maintiennent à des concentrations de bases leurs métabolites. Ces réserves chimiques constitutives comportent souvent des monoterpènes, des sesquiterpènes, des aromatiques, des alcools à C₆ saturés et non saturés, des aldéhydes et des esters. Elles sont accumulées en grandes quantités dans des structures particulières sécrétoires ou de stockage, tels que les soies, les trichomes, les cavités glandulaires et les canaux (Paré et Tumlinson, 1997).

En réponse aux attaques des insectes et autres ravageurs, le rôle défensif de ces substances peut être activé, agissant ainsi directement sur les paramètres biotiques du ravageur. Ces substances peuvent aussi exsuder et s'échapper sous forme de molécules volatiles pour agir indirectement à une distance plus ou moins grande, et cela en attirant les ennemis naturels de ce ravageur (Baldwin et Preston, 1999).

Plusieurs auteurs ont pu isoler les substances volatiles émis par les plantes en réponse aux attaques des ravageurs (DeMoreas *et al.*, 2001; Paré et Tumlinson, 1997; Takabayashi *et al.* 1995; Turlings *et al.*, 1995). Quelques uns ont seulement cherché les composés produits après l'attaque, d'autres ont expérimenté les mélanges de composés, alors qu'un troisième groupe a examiné l'effet de certains composés individuellement. Cependant

aucune combinaison de composés n'a été étudiée. Ces auteurs ont montré que ces volatils ont des structures diverses et sont issus à partir de différentes voies biosynthétiques (Figure 2).

Les composés volatils émis par les plantes endommagées, identifiés jusqu'ici incluent : des volatils à C₆ (Lipoxygénase / la voie de l'hydroperoxide-lyase), l'indole et le méthyle salicilique MeSA (la voie de l'acide shikimique / la voie du tryptophane), des terpénoïdes cycliques et acycliques (la voie de l'isoprénoïde) et des oxines et nitriles (dérivés des acides aminés). Les glucosinolates sont des volatils partiels émis par un nombre limité d'espèces végétales entre autre les Brassicaceae.

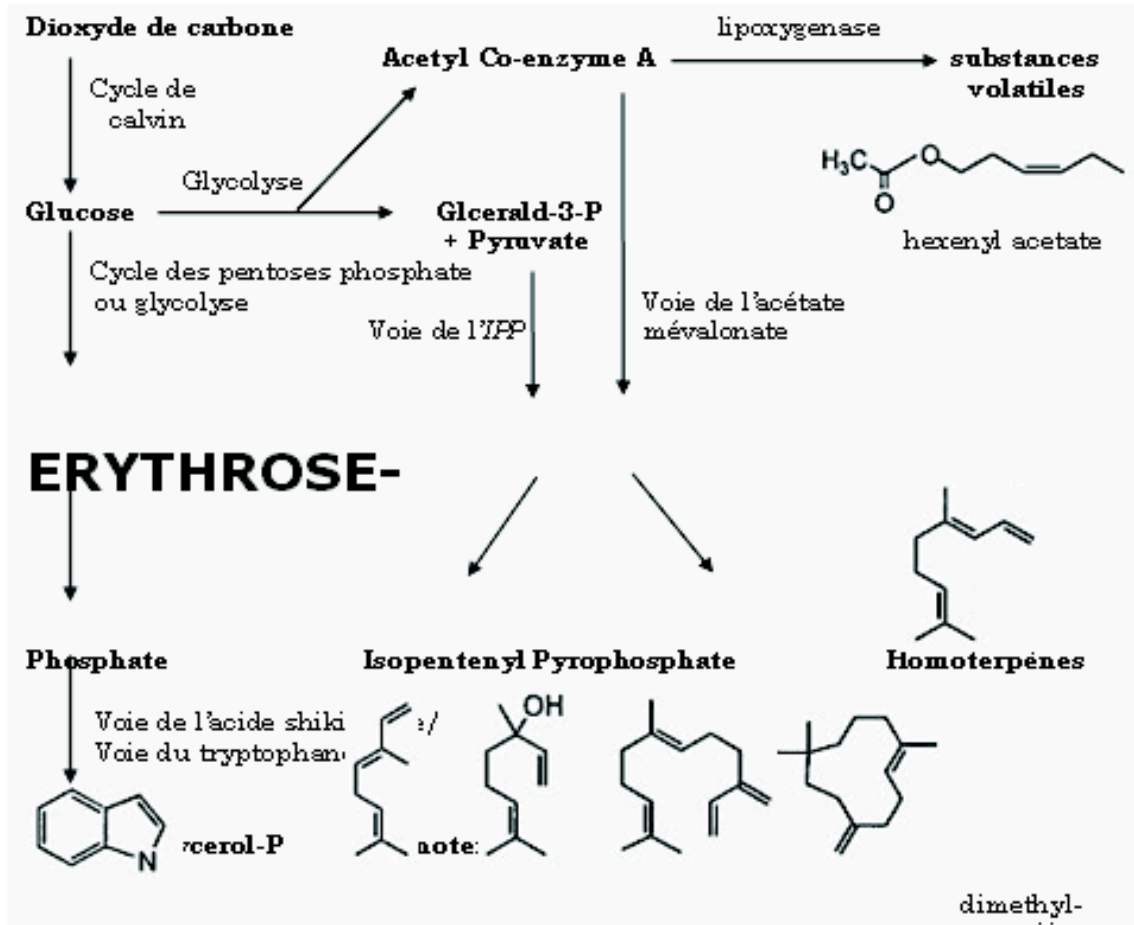


Figure 2 : Les voies biosynthétiques menant à l'émission des volatils par les plantes (Paré et Tumlinson, 1999).

En 1997, Paré et Tumlinson ont isolé à partir des plants de coton attaqués par les larves de *Spodoptera exigua*, des monoterpènes, des sesquiterpène, des homoterpènes, des produits lipoxygénase et des indoles (Tableau 1). De même, Turlings *et al.* (1990) ont présenté un profil chromatographique spécifique des composés volatils émis par des plants de maïs endommagés par les chenilles de cette même noctuelle. L'émission de ces volatils dépend des dégâts causés par le ravageur. Les blessures mécaniques seules n'incitent pas cette émission.

En comparaison avec les chenilles et les acariens, c'est relativement peu ce qu'on connaît sur les signaux volatils émis par les plantes endommagées par les insectes qui se nourrissent du phloème (les pucerons en particulier). Selon Du *et al.* (1998), les plantes

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

infestées par les pucerons, émis un mélange de composés volatils, qui en plus de leur rôle dans la régulation de la densité de ces ravageurs, attirent leurs ennemis naturels.

L'interaction puceron du maïs *Rhopalosiphum maidis* – maïs induit l'émission par ce dernier, des mêmes terpénoïdes émis après avoir été attaqué par des chenilles ou des acariens. Ces substances sont β -ocimène, linalool, 4,8-diméthyl-1,3,7-nonatriène, α -farnésène, β -farnésène, 4,8,12-triméthyl-1,3,7,11-tridécatétraène et des volatils à C₆ acétylés (Bernasconi *et al.*, 1998 ; Pare et Tumlinson, 1999 ; Quiroz *et al.*, 1997).

En plus des terpénoïdes et des volatils à C₆, le MeSA constitue aussi un composé principal dans les émissions des plantes endommagées par les aphides (Bernasconi *et al.*, 1998). Cette substance peut avoir deux rôles. Autant que l'acide salicylique, le MeSA active la défense et induit l'expression des gènes de résistance aux pathogènes « *PR genes* » (Shulaev *et al.*, 1997). Le MeSA peut aussi assurer une communication inter-plantes, induisant ainsi une réponse défensive chez les plantes voisines (Preston *et al.*, 1999 ; Shulaev *et al.*, 1997).

D'après Hardie *et al.* (1994); Pickett et Griffiths (1980) cités par Walling (2000), le MeSA ainsi que la β -farnésène sont des répulsifs puissants pour les pucerons. Bernasconi *et al.* (1998) ont suggéré que ces composés affectent négativement l'installation des pucerons sur des plantes qui sont déjà densément infestées. Ces dernières ont leur défense qui est induite, attirent plus de parasitoïdes et en plus leur valeur nutritionnelle est faible. Tous, sont des conditions défavorables pour la survie des pucerons.

plante	(E)- β -Ocimène	Linalool	(E)-4,8-Diméthyl-1,3,7-Nonatriène	(E,E)- α -Farnésène	(E)- β -farnésène	(E,E)-4,8,12-triméthyl-1,3,7,11-tridécatétraène
Concombre	+		+	+		+
Pommier	+		+	+		+
Fève	+	+	+		+	+
Coton	+	+	+	+	+	+
Maïs	+	+	+	+	+	+
Tabac	+	+		+	+	
Pomme de terre	+	+		+	+	

Tableau 1: Les composés terpénoïdes émis par différentes espèces végétales en réponse aux attaques des ravageurs (Pare et Tumlinson, 1999).

1.6- Éliciteurs déclenchant l'émission des volatils

Bien que les blessures mécaniques seules, puissent aboutir à une émission par la plante de quelques volatils, il est cependant clair que dans la plupart des interactions plante - insecte ravageur, ces émissions peuvent être augmentées et prolongées par d'autres facteurs associés aux régurgitations du ravageur.

Les travaux de certains auteurs, notamment ceux de Mattiacci *et al.* (1995); Alborn *et al.*, (1997) ont mis en évidence que l'émission de ces volatils ainsi que d'autres formes de défense des végétaux sont accentuées par un ou plusieurs composés injectés par l'insecte. Ces éliciteurs permettent aux plantes de faire la différence entre des blessures dues aux attaques des insectes et d'autres blessures.

Après avoir comparé la réaction des plantes naturellement endommagées à celle des plantes artificiellement endommagées, McCall *et al.* (1994) ; Turlings *et al.* (1995); Rose *et al.* (1996) et enfin Paré et Tumlinson (1997) ont constaté que la présence de l'insecte est indispensable pour l'émission de certains composés responsables de l'attraction des prédateurs et des parasitoïdes.

Sur le même constat, Mattiacci *et al.*, (1995), travaillant avec des chenilles de *Pieris brassicae*, ont suggéré que l'incroyable réponse des plantes aux attaques des ravageurs soit déclenchée par une ou plusieurs substances contenues dans les sécrétions orales de ces chenilles. Ils ont impliqué la **β -glucosidase** dans l'incitation de la réponse des plants de chou aux attaques de *P. brassicae*.

Deux ans après, Alborn *et al.*, (1997) ont soutenu la même idée. Après avoir analysé les sécrétions orales de *S. exigua*, ces auteurs ont pu identifier la **Volcitine** comme étant responsable du déclenchement de l'activité défensive de la plante. Par la suite, Alborn et ces coéquipiers ont testé des plantes artificiellement endommagées et incitées par une volcitine synthétique pour voir si elles émettraient les mêmes signaux que lorsqu'elles sont endommagées par des insectes (dans des conditions naturelles). Ils ont conclu que la volcitine est en effet un composé clef dans la régulation des interactions tritrophiques entre les plantes, les insectes et leurs prédateurs.

1.6.1- β -glucosidase

Les plantes contiennent souvent des terpénoïdes et d'autres composés similaires associés aux glucosides. La β -glucosidase, présente chez plusieurs organismes (Robinson *et al.*, 1967 ; Sano *et al.*, 1975 ; Wertz et Downing, 1989 ; Yu, 1989 cité par Turlings et Wäckers, 2004) pourrait rompre cette liaison et permet ainsi la libération de ces composés en volatils.

En travaillant sur l'interaction chou – *Pieris brassicae* et son parasitoïde *Cotesia glomerata*, Mattiacci *et al.* (1995) ont démontré que l'incitation artificielle des plants sains de chou par la β -glucosidase occasionne l'émission des mêmes volatils émis par des plants attaqués par les chenilles de cette piéride. Les mêmes auteurs ajoutent que le chou contient sa propre β -glucosidase, mais à de faibles quantités qui ne permet pas l'émission de volatils. Ainsi, il apparaît que la β -glucosidase contenue dans les régurgitations des chenilles de *P. brassicae* est l'éliciteur de ces synomones bénéfiques au chou et au parasitoïde *C. glomerata*.

D'après Agelopoulos et Keller (1994) ; Mattiacci *et al.* (1994); Geervliet *et al.* (1996), les volatils émis par les Brassicaceae sont spécifiques. Ils sont caractérisés par des produits issus de la décomposition des glucosinolates. C'est possible donc que des enzymes telle que la β -glucosidase facilitent ces altérations de glucosinolates.

1.6.2- Volcitine

La volcitine (*N*-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine) a été identifiée par Alborn *et al.* (1997) comme étant la substance active dans les sécrétions orales des larves de *S. exigua*. Ces auteurs ont démontré que l'application de la volcitine, même à de faible concentration provoque chez le maïs la même réaction que celle causée par des régurgitations pures, rendant ainsi ces plants attractifs aux parasitoïdes de *S. exigua*.

En étudiant les sources et les voies biosynthétiques de la volcitine, Paré *et al.* (1998) ont montré que ce dérivé d'acides gras est formé dans la cavité buccale de l'insecte. L'analyse

de la volcitine extraite à partir des plants de maïs attaqués par *S. exigua* a démontré que les chenilles synthétisent cet éliciteur en ajoutant un groupe d'hydroxyle et une glutamine à l'acide linoléique obtenu directement à partir du végétal (Paré *et al.*, 1998).

Spiteller *et al.* (2000) ont mis en évidence le rôle des bactéries endosymbiontes dans la synthèse de la volcitine et d'autres dérivés d'N-acytylglutamine à partir d'exo-précurseurs. Ces auteurs ont confirmé ainsi, que la biosynthèse de la volcitine n'est pas contrôlée uniquement par la plante et l'insecte.

Bien que le précurseur de la volcitine soit obtenu à partir des plantes, le produit bioactive a été trouvé seulement dans les régurgitations des insectes. Cela suggère fortement que ces molécules jouent un important rôle dans le métabolisme de ces derniers (Paré et Tumlinson, 1999). Elles peuvent être impliquées dans le transport et la digestion des aliments. Leur rôle peut aussi être défensif, en neutralisant les phytotoxines (Alborn *et al.*, 2000).

1.6.3- Eliciteurs endogènes de la plante

Etant donné que les volatils produits en réponse aux attaques des ravageurs sont émis systémiquement à partir des parties saines et endommagées de la plante, beaucoup d'éliciteurs, autres que la β -glucosidase et la volcitine peuvent exister.

En travaillant sur le rôle des sémiouchimiques produits par la plante, dans le comportement de recherche de *Cotesia flavipes*, Potting *et al.* (1995) suggèrent que l'émission systémique des volatils par les plantes endommagées ne peut pas être déclenchée par les enzymes du ravageur.

De même Dicke (1994) soutint la même idée, après avoir démontré l'émission systémique des volatils par les plants de fève attaqués par des acariens. L'auteur a impliqué les « endo-éliciteurs » de la plante, du fait que l'alimentation des acariens est purement parenchymale et n'atteint pas le phloème : Leurs enzymes ne peuvent donc pas être transportées aux autres parties de la plante pour inciter une réaction systémique. Des tests avec une solution extraite à partir de ces plants, contenant un éliciteur endogène non identifié ont été réalisés. L'incitation avec cette solution a provoqué l'émission des mêmes volatils attractifs aux parasitoïdes. Ainsi, il est clair que l'émission systémique, du moins pour cette interaction n'est pas incitée directement par les enzymes du ravageur. Selon plusieurs auteurs, ces résultats constituent un pas pour l'élucidation d'un système de transduction du signal entre le ravageur et la plante qui émis ces signaux.

Sur la base d'une longue série de travaux conduits sur plusieurs couples plante-insecte, diverses hormones végétales ont été proposées comme facteurs induisant l'émission des volatils par les plantes (Farmer, 2001). Parmi ces hormones, l'éthylène (hormone gazeuse) qui joue un rôle important dans le développement et la défense de la plante (Matoo et Suttle, 1999 cités par Turlings et Wäckers, 2004).

D'après Bolter (1991) cité par Turlings et Wäckers (2004), la plante répond aux attaques d'un agent pathogène en augmentant sa production d'éthylène. Dans un contexte tritrophique, Kahl *et al.* (2000) ont constaté que l'infestation du tabac sauvage par des chenilles de *M. sexta* induit une surproduction d'éthylène qui inhibe la production de la nicotine, mais qui stimule l'émission des volatils attractives pour les ennemis naturels de ce ravageur. Ils ont suggéré que le tabac a opté pour une défense indirecte plutôt qu'une défense directe à laquelle *M. sexta* est bien adaptée. Cela implique également comme il a été déjà mentionné, que la plante est capable d'identifier ses ennemis.

Presque toutes les études qui ont traité les mécanismes de résistance des plantes aux agents pathogènes et aux insectes ravageurs ont mis en évidence le rôle capital de l'acide salicylique (SA) et l'acide jasmonique (JA). Ces composés sont considérés comme des signaux clefs dans l'expression des gènes de défense (Reymond et Farmer, 1998). Le traitement avec SA, JA ou leurs imites peut inciter les plantes à émettre des volatils (Dicke *et al.*, 1993, 1999; Turlings et Wäckers, 2004).

Dans l'une des rares expérimentations menées en plein champ, Thaler (1999) a montré que le traitement des plants de tomates avec l'AJ augmente le taux de parasitisme des chenilles de *S. exigua*. Pour cet auteur, c'est clair, l'acide jasmonique est impliqué dans l'émission des volatils attractifs pour les parasitoïdes.

Arimura *et al.* (2000) ont noté que les volatils eux même peuvent servir en tant qu'éliciteurs en activant les gènes de défense chez les feuilles voisines et par conséquent induisant de nouvelles émissions. Dans ce contexte, le (Z)-jasmone s'est montré pour être un éliciteur puissant déclenchant l'émission de l'(E)- β -ocimene chez la fève *Vicia faba* (Birckett *et al.*, 2000 cités par Turlings et Wäckers, 2004). Ces exemples de volatils dont l'émission est induite par d'autres volatils, implique clairement ces signaux dans la communication inter-plantes.

1.7- Exploitation de la défense indirecte des plantes dans les programmes de lutte biologique

Les divers exemples d'interactions tritrophiques « plantes – ravageurs – ennemis naturels » présentés jusqu'ici, illustrent clairement, comment les plantes peuvent contribuer d'une manière efficace dans la localisation de l'hôte par les insectes parasitoïdes. Ce mécanisme indirect de la défense naturelle des plantes est une qualité dont l'homme doit exploiter dans son combat contre les ravageurs des cultures.

L'efficacité de ces insectes parasitoïdes comme agents biologiques de lutte peut être augmentée en les approvisionnant avec le maximum de sources alimentaires. Plusieurs exemples montrent que le taux de parasitisme est plus élevé sur des plantes sécrétrices du nectar extrafloral (Tracy *et al.*, 1986 ; Pemberton et Lee, 1996). Des auteurs ont soulevé récemment la possibilité d'ajuster la production du nectar extrafloral des plantes dans l'espoir d'augmenter l'efficacité de ces insectes utiles. Cependant, un tel choix doit prendre en considération le risque que ce nectar soit exploité aussi par les insectes ravageurs.

Après la mise en évidence du rôle essentiel que puissent jouer les substances volatiles émises par les plantes dans la localisation de l'hôte par divers espèces d'insectes parasitoïdes, il a été suggéré d'exploiter ces signaux pour faciliter à ces ennemis naturels la découverte de l'hôte et augmenter ainsi leur efficacité dans les programmes de lutte. Jusqu'ici, une telle approche reste inexplorée, mais des études menées en plein champ ont prouvé sa faisabilité. Effectivement, le traitement des plants de tomates avec de l'acide jasmonique par Thaler (1999) a augmenté le taux de parasitisme chez les chenilles de *S. exigua*. Egalement prometteurs, sont les résultats trouvés par Kessler et Baldwin (2001). Ces auteurs ont pu augmenter le taux de prédation des oeufs et des larves de *M. sexta* après avoir traité les plants de tabac par les jasmonates de méthyle.

Enfin, les possibilités offertes par la biotechnologie permettront certainement d'optimiser l'émission de ces signaux par les plantes. Le grand défi sera de déterminer

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

le bouquet de substances approprié pour l'attraction de telle ou telle espèce d'insecte parasitoïde. De même, il ne faut surtout pas que ces signaux jouent le rôle de kairomones pour d'autres ravageurs.

Chapitre II- Matériel et méthodes

2.1- Matériel

2.1.1- Matériel végétal

- Pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

Cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L. sont utilisées dans cette étude. Ces variétés sont parmi les plus cultivées en Algérie. Parmi celles-ci, **Désirée** et **Kondor** sont à peau rouge, tandis que **Arinda**, **Obelix** et **Spunta** sont à peau blanche. Les caractéristiques descriptives de ces variétés sont mentionnées dans le tableau 2.

Les cinq variétés se caractérisent par des niveaux différents de résistance antéxinotique et antibiotique vis à vis de *M. persicae*. C'est ainsi que par ordre d'antibiose croissant, **Désirée** est classée comme la plus sensible, **Obelix** et **Kondor** sont moyennement résistantes, alors que la variété **Arinda** est la plus résistante (Rouabah, 2003). En terme d'antixénose, la variété **Désirée** révèle la plus susceptible à être colonisée par *M. persicae*, elle manifeste une attractivité importante pour ce puceron (Boussaad, 2000).

En plus de leurs différents niveaux de résistance à *M. persicae*, les cinq variétés testées manifestent des degrés de tolérance différents aux principaux virus de la pomme de terre, et qui sont transmis par cette même espèce de puceron (Tableau 3).

Les cinq variétés utilisées présentent également des caractéristiques agronomiques différentes (Tableau 4).

La semence des variétés **Arinda**, **Obelix** et **Spunta** utilisée dans cette étude provient du Centre National du Contrôle et de Certification des Semences (C.N.C.C.). Tandis que celle des variétés **Désirée** et **Kondor** est obtenue par l'intermédiaire d'un vendeur privé agréé.

Fève *Vicia faba* L.

La fève *Vicia faba* L. est utilisée comme plante -hôte, dans l'élevage du puceron de la luzerne *Aphis craccivora* Koch, retenu lui-même comme puceron hôte dans l'élevage du parasitoïde. La variété utilisée dans cet élevage est **Aguadulce**.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

Caractéristiques	Variétés				
	<i>Arinda</i>	<i>Désirée</i>	<i>Kondor</i>	<i>Obélix</i>	<i>Spunta</i>
Origine génétique	Vulkano+AR74-78-1	Urgenta+Depesche	61333+Wilja	Ostara+Renska	Béa × U.S.D.A.96-56
Plante	Mi-haute.	Taille haute, port dressé, type semi-rameux.	Taille haute, port dressé.	Mi-haute.	Taille haute, port dressé, type rameux
Tubercules	Oblongs, peau jaune assez lisse. Chair jaune pâle. Yeux superficiels.	Oblongs, assez réguliers, peau rouge et lisse. Chair jaune pâle. Yeux superficiels.	Oblongs allongés, peau rouge, à prédominance lisse. Chair jaune pâle. Yeux moyennement enfoncés.	Ovales, peau jaune, à prédominance lisse. Chair jaune pâle. Yeux superficiels.	Oblongs allongés, réguliers, yeux très superficiels. Chair jaune.
Germes	Grands et coniques, rouge violacé pâle. Pilosité assez forte. Bourgeon terminal moyen, mi-ouvert. Extrémités racinaires moyennement nombreuses. Tiges latérales, mi-longues.	Allongés, longs ovales au début, en pousses courtes plus tard, rouge violacé assez pâle. Pilosité forte à poils étalés. Bourgeon terminal petit, restant fermé pendant longtemps.	Coniques au début hémicylindriques plus tard, rouge violacé foncé. Pilosité assez faible. Bourgeon terminal assez grand, substantiellement fermé, rouge violacé pâle.	Moyennement grands à grands, coniques, rouge violacé. Pilosité faible. Bourgeon terminal fermé. Radicelles moyennement nombreuses.	Violet, coniques, pilosité moyenne
Tiges	Assez grosses, mi-dressées, violet pâle.	Assez nombreuses, longues assez grosses, s'étalant plus tard, rouge brun. Entre-nœuds fortement pigmentés, nœuds moyennement pigmentés.	Peu nombreuses, grosses, assez bien dressées, assez nettement rouge.	Moyennement haute à haute, demi-dressées à étalées.	Entre-nœuds faiblement pigmentés, nœuds non pigmentés, aux ailes développées, rectilignes et ondulées.
Feuilles	Grandes, silhouette assez fermée, vert assez pâle. Folioles moyennes à grands mi-larges. Nervures mi-profondes	Assez petite, rigide, vert foncé tirant sur le gris. Folioles assez petites, ovales, à nervures assez enfoncées, limbe plan.	Assez grandes, assez rigides, vert foncé. Folioles assez grandes, ovales, à nervures assez enfoncées.	Moyennement grandes à grandes, vert moyen à foncé. Folioles grandes, nervures superficielles à demi-enfoncées	Vert franc, peu divisées, mi-ouvertes, foliole moyenne, ovale arrondi, limbe cloqué
Inflorescence	Assez grande. Fleurs blanches.	Vigoureuse, fleurs rouge violacé pâle, grandes. Bouton floral pigmenté	Fleurs rouge violacé assez foncé	Petite à moyennement grandes. Fleurs blanches	Fleurs blanches, bouton floral partiellement pigmenté

Sources :

- Le plant de pomme de terre. *Les principales variétés produites en France*. <http://www.plantdepommeeterre.org/pages/plan.htm>.
- Rapport de l'ITCMI de Staouali, (1991) « homologation des variétés de pomme de terre.

Tableau 2 : Caractéristiques descriptives des 5 variétés de pomme de terre étudiées.

Variétés	Résistance – Sensibilité
Arinda	<ul style="list-style-type: none"> - Sensible au mildiou du feuillage - Sensible au mildiou du tubercule - Résistante au virus A - Peu sensible au virus Y - Peu sensible à l'enroulement - Sensible au nématode doré
Désirée	<ul style="list-style-type: none"> - Moyennement sensible au mildiou du feuillage - Peu sensible au mildiou du tubercule - Résistante à la galle verruqueuse - Sensible à la galle commune - Assez sensible au virus X - Moyennement sensible au virus A - Très peu sensible au virus Y - Assez sensible à l'enroulement - Sensible au nématode doré
Kondor	<ul style="list-style-type: none"> - Assez sensible au mildiou du feuillage - Peu sensible au mildiou du tubercule - Résistante à la galle verruqueuse - Peu sensible à la galle commune - Moyennement sensible au virus X - Résistante au virus A - Moyennement sensible au virus Y - Assez sensible à l'enroulement - Sensible au nématode doré
Obelix	<ul style="list-style-type: none"> - Assez sensible au mildiou du feuillage - Moyennement sensible au mildiou du tubercule - Moyennement résistante au virus X - Peu sensible au virus A - Moyennement résistante au virus Y - Résistante à la galle verruqueuse - Résistante à l'enroulement - Résistante au nématode doré
Spunta	<ul style="list-style-type: none"> - Moyennement sensible au mildiou du feuillage - Moyennement sensible au mildiou du tubercule - Assez sensible à la galle commune - Résistante au virus A - Assez peu sensible au virus Y - Peu sensible au virus de l'enroulement

Tableau 3 : Sensibilité et résistance des 5 variétés de pomme de terre étudiées aux maladies et aux nématodes.

Sources :

- Le plant de pomme de terre. *Les principales variétés produites en France*. <http://www.plantdepommedeterre.org/pages/plan.htm>.
- Rapport de l'ITCMI de Staouali, (1991) « homologation des variétés de pomme de terre.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

Caractéristiques	Variétés				
	<i>Arinda</i>	<i>Désirée</i>	<i>Kondor</i>	<i>Obelix</i>	<i>Spunta</i>
Maturité	Moyenne à demi-tardive	Moyenne à demi-tardive	Demi-précoce	Demi-précoce	Demi-précoce
Rendement	Assez bon à bon Bon calibrage	Très élevé	Très élevé	Très élevé	Très élevé
Défaut du tubercule	Peu sensible aux chocs et aux taches de rouille Sensible au cœur de creux	Peu sensible aux chocs et au noircissement interne	-	Peu sensible au noircissement interne	Assez peu sensible aux taches de rouille, moyennement sensible au cœur de creux
Repos végétatif	Très long	Très long	Long	Long	Moyen
Teneur en matière sèche	Assez élevé	Moyenne à faible	Faible	Faible	Très faible

Tableau 4 : Caractéristiques agronomiques des 5 variétés de pomme de terre étudiées.

Sources :

- Le plant de pomme de terre. *Les principales variétés produites en France*. <http://www.plantdepommedeterre.org/pages/plan.htm>.
- Rapport de l'ITCMI de Staouali, (1991) « homologation des variétés de pomme de terre ».

2.1.2- Matériel animal

2.1.2.1- Pucerons

- Puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer

L'espèce aphidienne utilisée dans cette étude est le puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera : Aphididae). C'est sans doute l'espèce de puceron la plus dangereuse pour un très grand nombre de cultures, notamment la pomme de terre. Selon Balachowsky et Mesnil (1935), la pomme de terre constitue l'hôte secondaire le plus fréquent pour *Myzus persicae*.

Le puceron vert du pêcher est une espèce cosmopolite et très polyphage. Son importance est liée à l'étendue de sa distribution géographique, à celle de sa gamme de plantes-hôtes et aux dégâts qu'il provoque, particulièrement en tant que vecteur de virus. Il transmet plus de 180 phytovirus (Stoetzel et Miller, 2001) à des plantes d'importance économique majeure comme la pomme de terre, le haricot, la betterave sucrière, le chou, le tabac et les agrumes (van Emden et al., 1969 cités par Sauge, 1999) et les arbres fruitiers à noyaux (Dunez, 1993).

Myzus persicae est connu pour son aptitude à développer des populations résistantes aux insecticides (Massonie et al., 1994). Plusieurs cas de résistance aux insecticides sur pêcher ont été signalés en France (Leclant, 1990 cité par Massonie et al., 1994), et en Italie (Cravedi et Cervato cités par Massonie et al., 1994). Sur pomme de terre une résistance de *M. persicae* aux insecticides a été mise en évidence dans l'ouest de l'Écosse et dans

le nord de l'Angleterre par Foster (1977) ; Devonshire *et al.* (1997) ; Sawiki *et al.* (1978) ; Sawiki et Rice (1978) cités par Robert (1982). Cette résistance intervient contre la plupart des insecticides actuels (Robert, 1984).

- Description morphologique
 - Forme aptère

Le corps est ovoïde, vert clair à vert jaunâtre. Il mesure de 1,5 à 2,1 mm de longueur. Les antennes sont longues, possédant 6 segments. Le processus terminal égal 3,25 à 4,50 la base du segment VI. Les cornicules sont assez longues, claires avec l'apex qui est sombre (Figure 3a). La cauda est en forme de doigt et porte trois paires de soies (Stoetzel et Miller, 2001).

- Forme ailée

Le corps mesure de 1,4 à 2,2 mm de longueur, vert à vert jaunâtre et avec une large tache sombre sur l'abdomen. Les antennes à 6 segments sont longues et pigmentées, sauf à la base du segment III. Le processus terminal égal 2,75 à 4,66 la base du segment VI. Les tubercules frontaux sont bien développés et convergents. Les cornicules sont longues et sombres, l'apex est plus sombre (Figure 3b). La cauda est en forme de doigt et porte trois paires de soies (Stoetzel et Miller, 2001).

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

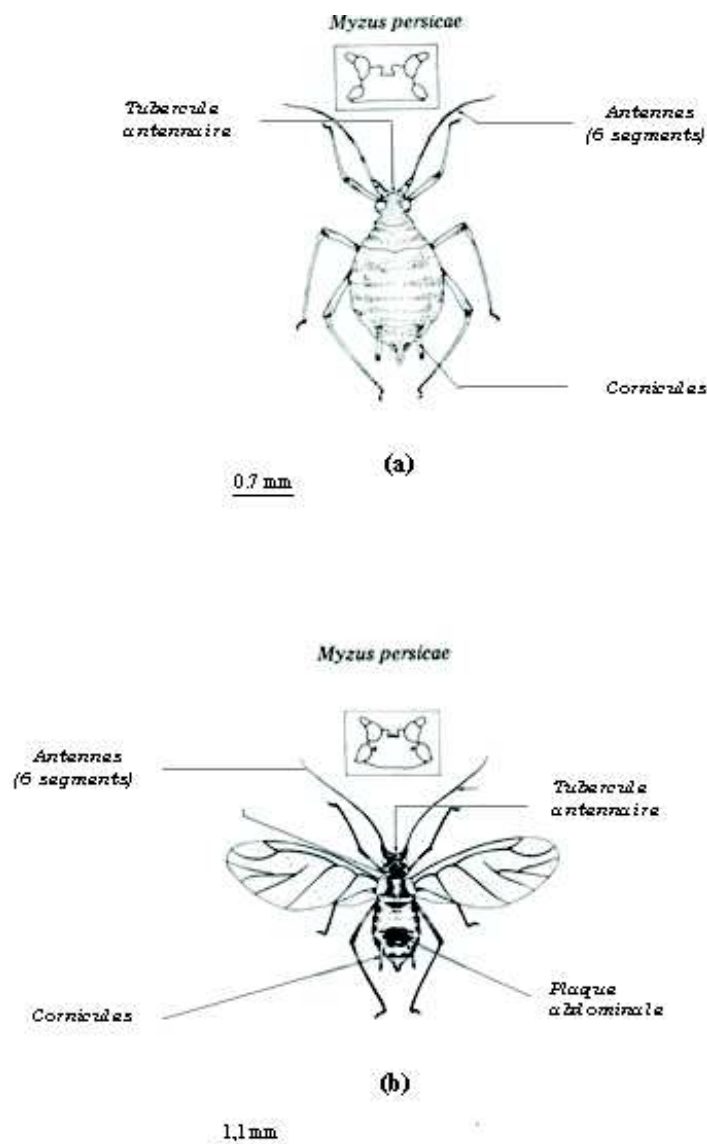


Figure 3 : Les deux formes de *Myzus persicae*. (a) aptère et (b) ailée (Raman, 1984).

- Puceron noir de la luzerne *Aphis craccivora* Koch

Le puceron noir de la luzerne *Aphis craccivora* Koch (Homoptera : Aphididae) est utilisé comme hôte de substitution, pour l'élevage du parasitoïde. Les raisons pour lesquels nous avons utilisé dans notre élevage du parasitoïdes, *A. craccivora* et non pas la même espèce de pucerons sur laquelle nous avons travaillé (*M. persicae*) sont :

- Eviter qu'il y ait une accoutumance du parasitoïde avec les substances volatiles émises par *M. persicae*, qui peut avoir une influence sur son comportement lors des essais olfactométriques (Ninkovic *et al.*, 2001) ;
- *A. craccivora* est l'un des hôtes potentiels de *L. testaceipes* (Stary *et al.*, 1988 ; Carnevale et Bueno, 2001).

La première souche d'*A. craccivora* utilisée dans cet élevage est récoltée à partir d'un plant de morelle noire *Solanum nigrum* L.

2.1.2.2- Parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson)

L'espèce de parasitoïde utilisée dans cette étude est *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson). L'identification est faite par M^r Rabasse, de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA Sophia Antipolis, Nice, France).

Lysiphlebus testaceipes est un endoparasitoïde généraliste de pucerons, d'origine néotropicale. Il a été largement introduit dans de nombreux pays dans le cadre de la lutte biologique contre plusieurs espèces aphidiennes (Carver, 1984). Dans le bassin méditerranéen, il est présent depuis 1973, date à laquelle il a été introduit à partir du Cuba. Importé initialement pour lutter contre les pucerons des agrumes en France, la souche s'est développée rapidement en Europe ainsi que dans tout le bassin méditerranéen. *Lysiphlebus testaceipes* est devenu l'un des parasitoïdes des aphides les plus dominants à travers le monde (Stary et al., 1988). Sa gamme d'hôte atteint aujourd'hui plus de 100 espèces de pucerons appartenant à plus de 30 genres différents et vivant sur de nombreuses plantes hôtes (Pike et al., 2000). *Lysiphlebus testaceipes* a comme hôtes potentiels, *Aphis gossypii*, *Aphis craccivora*, *Aphis nerii*, *Schizaphis graminum*, *Rhopalosiphum maidis*, *Rhopalosiphum padi*, *Toxoptera aurantii* et *Myzus persicae* (Stary et al., 1988 ; Carnevale et Bueno, 2001).

Description morphologique

Lysiphlebus testaceipes est un petit parasitoïde noir, d'une taille égale ou inférieure à 3 mm. Il se reconnaît en particulier à la nervation incomplète de ses ailes antérieures. La nervure métacarpe qui prolonge le ptérostigma est très courte et n'atteint pas le sommet de l'aile. Le ptérostigma est 2,4 à 3,0 fois plus long que large. La nervure médiane (M), quoique distincte, elle est partiellement présente à la base de la nervure transversale (r-m), qui est souvent incomplète (Figure 4a). La nervure récurrente (m-cu) est absente ou peu visible. L'aile de *L. testaceipes* comporte 3 cellules : la radial (R), la première cubital (1cu) et la deuxième cubital (2cu). Enfin, l'aile antérieure est dotée de longues soies à sa partie inférieure (Carver et Franzmann, 2001; Kavallieratos et al., 2001).

Concernant le pétiote (deuxième segment abdominal), il est relativement mince. Il est ni très fin, ni très large mais fortement convexe (Figure 4b). Il est 1,5 à 1,8 fois plus long que large. Sa face dorsale est lisse et porte latéralement deux bosses (Carver et Franzmann, 2001 ; Kavallieratos et al., 2001).

Comme c'est le cas pour toutes les autres espèces de la sous famille des *Aphidiinae*, les antennes de *L. testaceipes* sont simples et filiformes (Carver et Franzmann, 2001; Kavallieratos et al., 2001) . Elles ont typiquement 12 à 13 articles chez la femelle et 14 à 15 articles chez le mâle (Carver et Franzmann, 2001).

2.1.3- Dispositif olfactométrique

Depuis que l'olfaction des insectes parasitoïdes et prédateurs est devenue un important facteur dans la localisation de l'hôte ou de la proie, l'olfactomètre demeure le dispositif idéal pour étudier leurs réponses aux différents stimuli olfactifs.

Les olfactomètres sont largement employés pour mesurer et comparer les réponses comportementales des insectes. Les conceptions sont tout à fait variables, du très simple au très sophistiqué. Dans le cas des Hyménoptères parasitoïdes, plusieurs types d'olfactomètres ont été décrits pour étudier leurs réponses comportementales à des odeurs

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

au laboratoire. Ces dispositifs sont le plus souvent des adaptations à la petite taille de ces insectes.

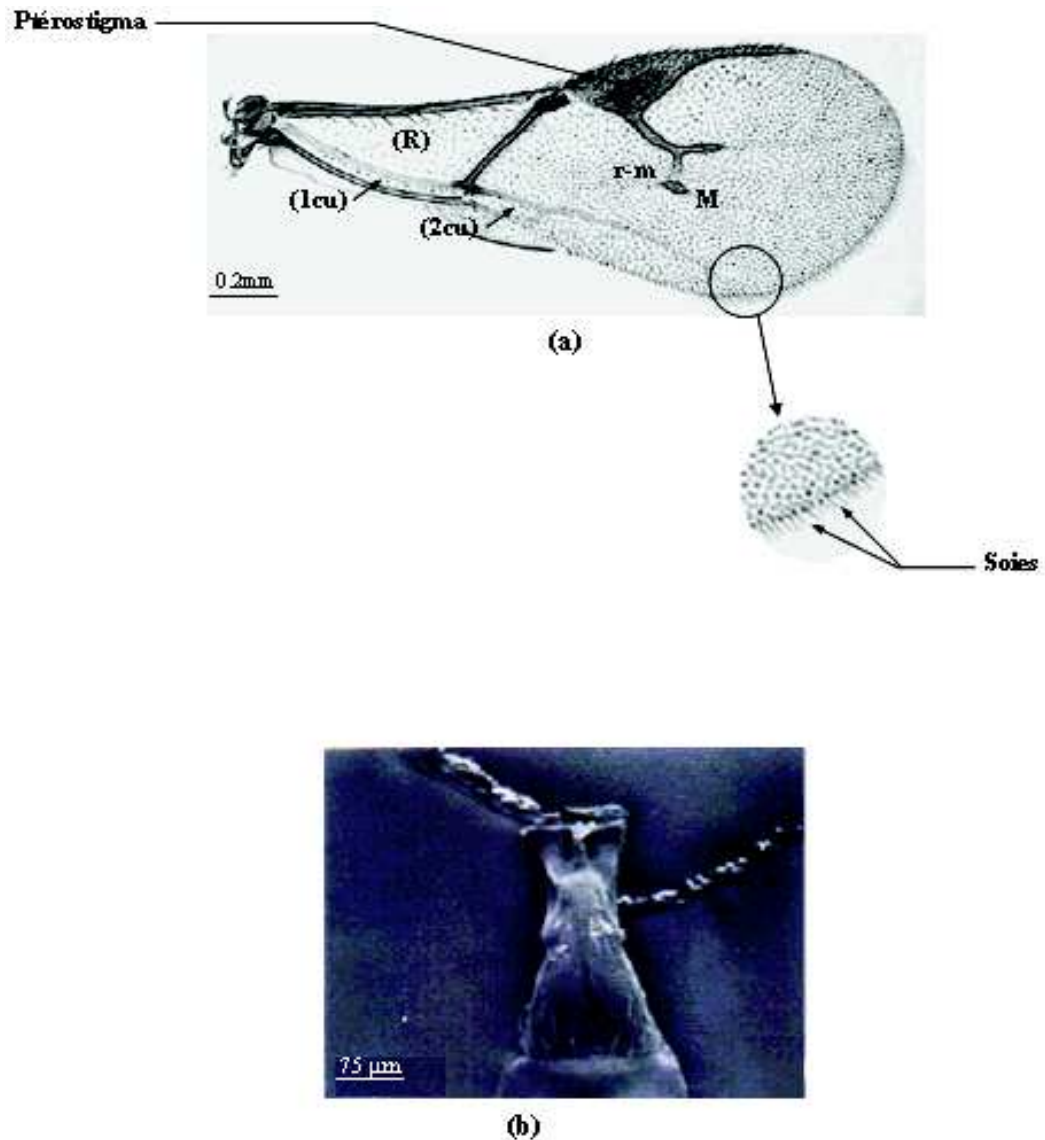


Figure 4 : Quelques caractères morphologiques de *L. testaceipes*. (a) l'aile antérieure (Carver et Franzmann, 2001), (b) le pétiole (Kavallieratos et al., 2001).

Ainsi, Traynier (1967), dans son étude sur l'effet de la plante sur le comportement de *Erioischia brassicae* Bouché, a utilisé un olfactomètre tubulaire. Ce modèle est le plus simple, il est constitué d'un simple tube en verre parcouru par un flux d'air. Le tube olfactométrique est relié en amont à deux enceintes ; l'une est vide alors que la deuxième contient la source d'odeur à tester, et il porte en aval un dispositif permettant d'introduire les insectes (Annexe 9).

Un autre modèle d'olfactomètre composé d'un tube en forme d'Y a été testé. Les deux branches de cet olfactomètre sont reliées chacune à une enceinte contenant une source d'odeur (Annexe 10). L'un des premiers qui ont utilisé ce modèle est Mc Indoo (1926) cité par Salto (1989). A l'aide de ce dispositif, il a examiné la réponse du doryphore *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera : Chrysomelidae) à la présence ou l'absence des plants de

pomme de terre. Par la suite, plusieurs travaux sont réalisés en employant toujours ce type d'olfactomètre mais avec l'introduction de plusieurs modifications.

Le modèle d'olfactomètre le plus utilisé est celui à 4 voies. Cet olfactomètre est conçue pour la première fois par Pettersson (1970) cité par Vet *et al.*, (1983) pour étudier le comportement des pucerons. Ce modèle a été modifié par la suite par Vet *et al.*, (1983) pour l'adapter aux études comportementales des insectes parasitoïdes. L'olfactomètre à 4 voies comporte une chambre en forme d'étoile à 4 branches. L'air contenant la source d'odeur pénètre dans la chambre par chacune des branches et sera évacué par un orifice situé au centre et à la base de la chambre(Annexe 11).

Dans cette étude, l'olfactomètre retenu pour l'évaluation de la réponse des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* aux volatils émis par les différentes sources d'odeurs est de type tubulaire.

Selon Descoins (1989), il existe de nombreux modèles d'olfactomètres, dont certains permettent aux insectes testés de faire un choix entre un flux d'air odorisé par l'extrait à éprouver et un flux d'air pur, mais l'olfactomètre tubulaire est le plus fiable.

De même, pour Lecomote et Thibout (1983) ; van Baaren (1994), l'olfactomètre tubulaire est particulièrement adapté à l'étude dans un contexte tritrophique « plante – phytophage – parasitoïde », des deux principales composantes du comportement de recherche (l'activité locomotrice et l'attractivité) des insectes parasitoïdes.

L'olfactomètre tubulaire à flux d'air continu, du même type que celui mis au point par Traynier (1967) et modifié par la suite par van Baaren (1994), est constitué d'un tube en verre de 30 cm de long et 2 cm de diamètre. Ce dernier est divisé en 6 cases fictives de 5 cm chacune (Figure 5 et 6 a et b). L'air pénètre au niveau de la sixième case (C6) et sort par la première case (C1). Le flux d'air inodore provient d'un compresseur (source d'air reconstitué). A sa sortie, l'air passe dans un erlenmeyer contenant de l'eau distillée pour l'humidifier. Ensuite, grâce à un robinet à trois voies, il est dirigé au choix, dans des tuyaux en plastique (PVC), soit vers un récipient en plastique vide (témoin), de 20 cm de diamètre et 25 cm de hauteur, soit vers un autre récipient de 20 cm de diamètre et 35 cm de hauteur, contenant la source d'odeur à tester. L'air de chaque récipient (pur ou chargé d'odeur), converge ensuite vers un tube en plastique en Y, qui lui même débouche sur le tube olfactométrique.

Pour éviter toute attraction visuelle, le dispositif olfactométrique est placé dans un cadre en papier maquette blanc où un éclairage uniforme d'intensité 11w est dispensé par un tube néon de même longueur que le tube olfactométrique. Le néon est placé en dessus du tube olfactométrique afin d'obtenir un éclairage homogène sur toutes ses parties.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

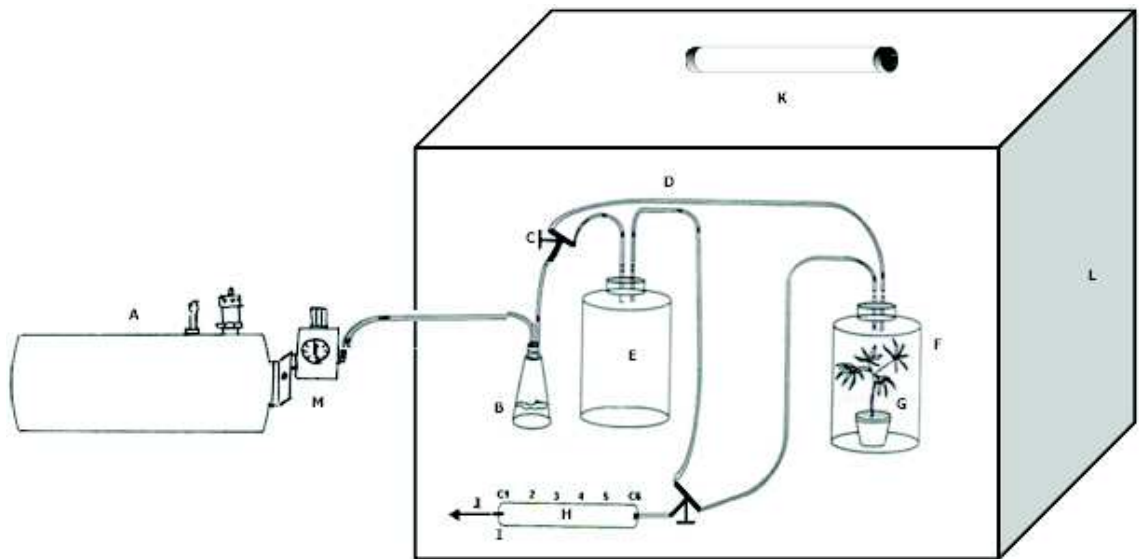


Figure 5: Schéma de l'olfactomètre tubulaire à flux d'air continu utilisé dans cette étude.

A : Compresseur (source d'air reconstitué) ; **B :** flacon humidificateur ; **C :** Robinet à trois voies ; **D :** Tuyaux en plastique PVC ; **E :** Récipient vide ; **F :** Récipient contenant la source d'odeur ; **G :** Plante ; **H :** Tube en verre divisé en 6 cases fictives égales (C1 à C6) ; **I :** Point de départ de la femelle parasitoïde ; **J :** Sortie de l'air ; **K :** Tube néon ; **L :** Cadre en papier maquette ; **M :** Manomètre.



(a)



(b)

Figure 6 : (a) Dispositif olfactométrique. (b) Essai en olfactomètre avec l'utilisation d'une plante infestée comme source d'odeur.

2.2- Méthodologie

2.2.1- Mise en culture des plants

Sous un abri serre, les plants des 5 variétés de pomme de terre sont menés en culture dans des sacs en plastique noir de 20 cm de hauteur sur 10 cm de largeur et à raison d'un plant par sac. Après la levée, les plants sont protégés individuellement par des manchons en tulle afin d'éviter des éventuelles infestations qui peuvent influencer nos résultats (Figure 7).

Aucune fertilisation ou traitement phytosanitaire ne sont apportés afin d'éviter leur effet sur le comportement de l'insecte.

2.2.2- Elevage du puceron vert du pêcher

Le puceron vert du pêcher *M. persicae* est maintenu depuis plusieurs générations en élevage de masse sur chacune des cinq variétés de pomme de terre étudiées. Afin d'éviter la variabilité interclonale (Bouffard, 1996), un seul individu de *M. persicae* récolté à partir d'un plant de pêcher est utilisé comme souche de base.

Dans le but d'éviter l'apparition d'individus ailés (forme assurant la dispersion des colonies) sous l'effet de groupe, la densité des pucerons est maintenue à un niveau plus ou moins faible. Les pucerons sont transférés à l'aide de pinceau, tous les 20 jours environ sur de nouveaux plants de la même variété.

L'élevage des pucerons est maintenu dans la même serre utilisée pour l'élevage des plants, mais dans un autre compartiment (Figure 8a).

2.2.3-Elevage duparasitoïde *L. testaceipes*

L'élevage du parasitoïde est effectué au laboratoire, *L. testaceipes* est élevé dans des cages en verre (80 x 60 x 60 cm) sur *Aphis craccivora* se nourrissant sur des plants des fèves *Vicia faba* (Figure 9). Approximativement 20 femelles émergeant de momies d'*Aphis craccivora*, récoltés à partir d'un plant de morelle noir *S. nigrum* ont été utilisées comme souche de base pour commencer l'élevage. Après leur émergence et avant de les avoir introduite dans les cages d'élevages, ces femelles ont été placées dans des boîtes de Pétrie en présence de mâles pour l'accouplement. Sekkat (1977) a noté que les femelles parasitoïdes non fécondées peuvent donner une descendance constituée exclusivement de mâles (parthénogenèse arrhénotoque, fréquente chez les Aphidiidae).



Figure 7 : Mise en culture des plants de pomme de terre des 5 variétés dans la serre et leur protection avec des manchons en tulle blanc.



(a)



(b)

Figure 8 : Elevage du puceron vert du pêcher *M. persicae* sur pomme de terre. (a) Elevage de *M. persicae* sur les 5 variétés de pomme de terre testées. (b) Colonie de *M. persicae* sur une feuille de la variété Désirée.

Après avoir maintenu en élevage de masse *L. testaceipes* sur *Toxoptera citricida*, Persad et Hoy (2003), ont remarqué que les jeunes femelles de ce parasitoïde produisent moins de progéniture et meurent souvent peu de temps après leur exposition aux pucerons. Par contre, ces femelles deviennent plus fertiles si leur exposition aux pucerons est retardée d'au moins 24 h après leur émergence. De même, Sheaker (1956) cité par Persad et Hoy (2003) ; Weisser (1994) qui ont maintenu en élevage de masse la même espèce de parasitoïde sur respectivement *A. gossypii* et *A. fabae* ont signalé que les femelles âgées produisent significativement plus de progéniture que les plus jeunes. En se basant sur ces résultats et afin d'augmenter leur potentiel reproducteur, les femelles de *L. testaceipes* utilisées dans cette étude n'ont été introduites dans la cage d'élevage qu'après 24 h de leur émergence.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

Les adultes du parasitoïdes sont nourris de miel sous forme de gouttelettes déposées sur un support cartonné. Du coton humidifié (source d'eau) a été aussi fourni. D'après Persad et Hoy (2003), *L. testaceipes* a besoin d'eau et d'une source d'énergie pour une survie optimale.

Enfin, pour s'assurer que les cages d'élevage contiennent seulement des individus de *L. testaceipes*, des contrôles de routine sont effectués. Dans ces contrôles, il est examiné sous une loupe binoculaire des spécimens pris au hasard.

2.2.4- Procédures expérimentales

2.2.4.1-Influence de la plante sur le comportement de recherche du parasitoïde

La première partie de notre travail consiste à observer en olfactomètre la réponse comportementale de *L. testaceipes* aux différentes sources d'odeurs qui interviennent dans son comportement de recherche de l'hôte. Ainsi, l'objectif de cette première partie est de déterminer dans quelle mesure l'odeur des cinq variétés à l'état sain, infesté ou préalablement infesté ainsi que l'odeur des pucerons prélevés sur chacune de ces variétés influence l'activité locomotrice et l'attractivité de *L. testaceipes*.

Pour chaque source odorante, 20 femelles de *L. testaceipes* (20 répétitions) ont été testées individuellement. Chaque femelle est testée une seule fois.

Figure 9 : Cage utilisée pour l'élevage du parasitoïde *L. testaceipes* sur son hôte *A. craccivora*



- Obtention des femelles du parasitoïde

Les femelles du parasitoïde utilisées au cours des expériences, émergent de momies d'*A. craccivora*. Ces dernières ont été préalablement prélevées des cages d'élevages du parasitoïde et isolées dans des tubes en verre cylindriques de 12 cm de longueur et de 1,2 cm de diamètre, fermés par du tulle (microcages) (Figure 10).

Après émergence, chaque femelle est placée individuellement pendant 24 heures dans les mêmes microcages, en présence d'un ou deux mâles pour l'accouplement. Chaque femelle dispose de miel présenté sous forme de gouttelettes déposées sur un support cartonné. Ainsi, seules des femelles plus ou moins âgées (> 24 heures), accouplées et nourries sont utilisées pour les tests olfactométriques. Ces femelles n'ont eue ni expérience de ponte, ni contact avec le végétal (naïves).

- Tests olfactométriques

Une fois la femelle est fécondée, elle est retirée de la microcage et placées dans le tube olfactométrique pour observer son comportement. C'est-à-dire, suivre son activité locomotrice déterminée par le nombre de changements de cases dans le tube olfactométrique et son attractivité déterminée par le temps passé dans chaque case. Le comportement des femelles est toujours observé, d'abord pendant 10 minutes en présence d'un flux d'air pur, puis pendant la même durée en présence d'un flux d'air chargé de l'odeur à tester.

Au début du test, la femelle parasitoïde est introduite dans la case 1 du tube olfactométrique, au niveau de la sortie d'air. L'air pur est ensuite envoyé par l'extrémité opposée du tube (case 6). Puis, à l'issue des 10 min d'observation pendant lesquelles, le temps passé ainsi que le nombre de passages dans chaque case ont été relevés, la femelle est replacée de nouveau dans la première case du tube pour suivre son comportement une deuxième fois pendant le même temps, mais cette fois en présence d'air contenant la source d'odeur à tester. Dans chaque cas, les mesures commencent 30 secondes après l'envoi de l'air de façon à ne pas prendre en compte le choc subit par la femelle au moment du changement de situation et afin de lui permettre de s'adapter aux nouvelles conditions (van Baaren, 1994).



Figure 10 : Tubes en verre cylindriques (microcages) utilisés pour la récupération des femelles de *L. testaceipes* avant leur exposition aux tests olfactométriques.

Pour chaque source odorante, 20 femelles (20 répétitions) ont été testées individuellement. Pour chaque source odorante, le comportement de la femelle est observé en présence d'air pur, ensuite en présence d'air chargé d'odeur.

Entre chaque expérience permettant de tester 2 sources d'odeurs différentes, le tube olfactométrique ainsi que les tuyaux en PVC sont nettoyés avec de l'alcool 70%, puis avec de l'eau distillée, pour enlever les éventuelles traces d'odeurs de plantes et des femelles testées précédemment.

Toutes les expériences se sont déroulées pendant la phase active du parasitoïde, soit 2 à 5 heures après le début de la photophase (van Baaren, 1994).

Sources d'odeurs testées

Pour mettre en évidence l'influence de la plante sur le comportement de recherche de l'hôte par *L. testaceipes*, 5 sources d'odeurs sont testées pour chacune des 5 variétés de pomme de terre utilisées. Il s'agit de :

a) Plante saine : plante qui ne porte aucune forme de blessures ;

b) Plante infestée : plante infestée 3 jours avant l'expérience (Gianoli et Niemeyer, 1997 ; Ninkovic *et al.*, 2001 ; Remèn, 2005), avec 40 larves (L2 et L3) de *M. persicae* ;

c) Plante préalablement infestée : plante infestée, dont les pucerons ont été prélevés juste avant le début de l'expérience et les feuilles sont soigneusement lavées avec de l'eau distillée ;

d) Pucerons non stressés : un total de 40 larves (L2 et L3) de *M. persicae* sont prélevés de chacune des cinq variétés utilisées dans l'élevage du puceron, 20 mn environ avant l'expérience et placés avec application dans une boîtes de Pétri, afin d'éviter leur perturbation ;

e) Pucerons stressés : 40 pucerons du même stade (L2 et L3) sont prélevés de chacune des 5 variétés et placés dans une boîtes de Pétri pendant 30 mn en présence de deux femelles de parasitoïde fécondées. Ces dernières sont prélevées juste avant le début de l'expérience.

Il est à noter que les plants de pomme de terre soumis aux tests olfactométriques se trouvent au stade 5-6 feuilles, soit environ 10 cm de hauteur.

1. Conditions expérimentales des tests olfactométriques

Les conditions expérimentales concernant le débit de l'air et la durée d'observation ont été déterminée à la suite d'expériences préliminaires.

Détermination du débit d'air

Le débit de l'air est ajustées de façons à obtenir le maximum de réaction du parasitoïde dans un flux d'air chargé d'odeur de la plante hôte infestée, qui est considéré comme attractive (Nadel et van Alphen, 1987). Dans le présent travail, le débit de l'air a été ajusté à la suite d'expériences préliminaires effectuées avec 10 femelles de *L. testaceipes*. Dans ces expériences, l'attraction de ces femelles pour l'odeur d'un plant de la variété **Désirée** infesté avec 40 larves de *M. persicae* est testée en présence de différents débits d'air. Le débit retenu est celui qui a provoqué chez les femelles de *L. testaceipes*, une activité maximale.

Détermination de la durée d'observation

La durée d'observation est également déterminée à la suite d'essais préliminaires. Dans ces essais, l'attraction de 10 femelles pour l'odeur d'un plant de la variété **Désirée** infesté est testée pendant des durées de temps différentes. La durée de 10 minutes a été retenue, étant donné que plus de la moitié des 10 femelles testées pendant cette durée ont exprimé leur attraction.

2.2.4.2- Stabilité spatio-temporelle des émissions

Pour vérifier si l'émission des substances attractives est localisée à la zone d'infestation ou si par contre, elle intervient à l'échelle de la plante entière (mobilisation de toute la plante), il est procédé de la manière suivante : Pour chacune des variétés testées, deux feuilles d'un plant sain sont isolées dans une poche de mousseline et leurs pétioles sont entourés de miel (afin d'éviter l'infestation par les pucerons) alors que le reste du plant est infesté de 40 larves (L2 et L3) de *M. persicae* durant 72 h. L'attractivité de ces feuilles saines pour les femelles de *L. testaceipes* a été comparée à celle de deux feuilles infestées du même plant ainsi qu'à celle de deux feuilles saines provenant d'un plant sain de la même variété (Figure 11). Les trois groupes de feuilles constituent donc les trois sources d'odeurs à tester dans cette deuxième partie. Pour les tests, les pétioles des trois groupes de feuilles ont été introduits dans des tubes de 12 cm de hauteur sur 1.2 cm de diamètre remplis d'eau distillée et l'ensemble a été placé dans l'enceinte de l'olfactomètre (Figure 11).

Pour mettre en évidence l'évolution dans le temps des émissions en volatils par les 5 variétés de pomme de terre testées, l'attractivité d'une plante infestée avec 40 larves (L2 et L3) de *M. persicae* est testée 24 heures, 48 heures, 72 heures, 96 heures et enfin 120 heures après l'infestation.

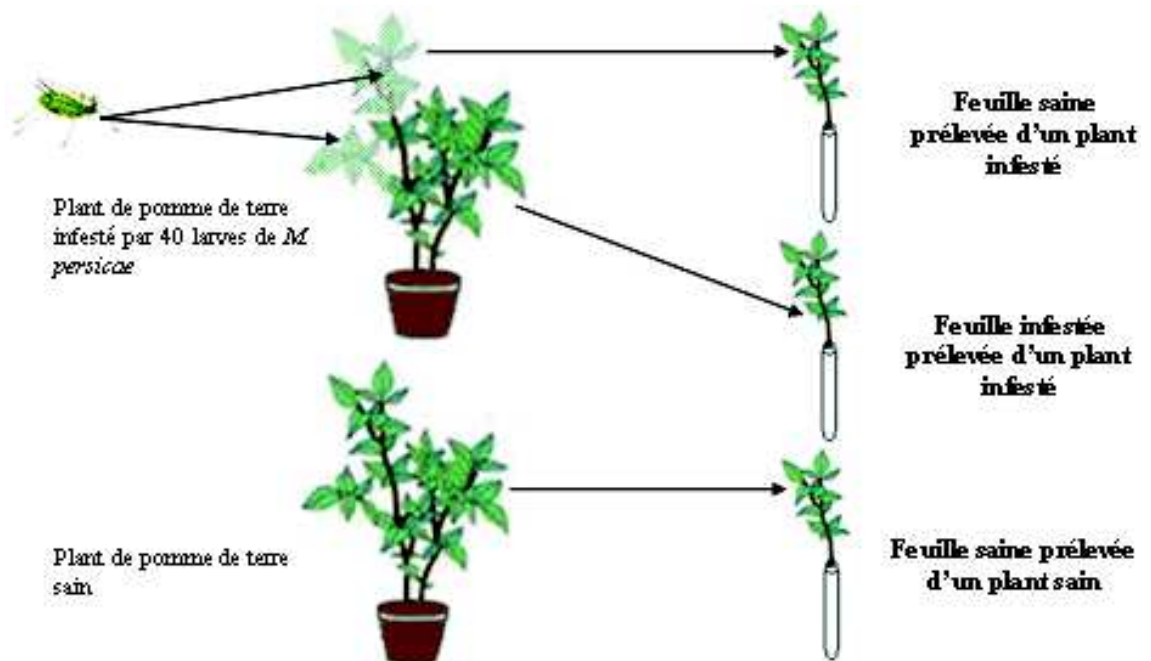


Figure 11 : Sources d'odeurs utilisées dans le test concernant la régulation dans l'espace des émissions en volatils.

2.3- Paramètres étudiés et tests statistiques

Pendant les deux durées de 10 mn d'observation (en air pur, puis avec odeur), le déplacement du parasitoïde dans le tube de l'olfactomètre est chronométré case par case. Le temps passé dans chaque case ainsi que le nombre de changements de cases ont été ainsi relevés. Ces deux paramètres ont été définis par plusieurs auteurs comme de bons critères permettant de caractériser le comportement locomoteur des parasitoïdes dans ce même type d'olfactomètre (Lecomte et Thibout, 1986 ; Cortesero *et al.*, 1995 ; van Baaren et Nénon, 1996).

- **Le temps passé dans chaque case** du tube permet de mettre en évidence l'éventuelle attraction du parasitoïde, en particulier quand il passe plus de temps dans la sixième case de l'olfactomètre, proche de la source d'odeur.
- **Le nombre de changements de case** reflète l'activité locomotrice des femelles testées.

Pour chacune des cinq variétés de pomme de terre étudiées, les résultats sont analysés pour les 20 femelles (répétitions), expérience par expérience (plante saine, plante infestée, plante préalablement infestée, pucerons stressés et pucerons non stressés).

La comparaison du temps passé et du nombre de passages dans les cases entre le flux d'air pur et le flux d'air chargé d'odeur a été faite par le test de Wilcoxon pour séries appariées.

La comparaison du temps a été faite seulement pour les données de la case 6 qui reflète une éventuelle attraction du parasitoïde proche de la source d'odeur (van Baaren et Nénon,

1996) ; l'attractivité des odeurs testées par rapport à l'air pur n'est pas systématiquement significative dans les autres cases. La comparaison du nombre de changements de cases a été au contraire, réalisée sur toutes les cases.

L'attraction des femelles parasitoïdes est ensuite comparée pour chacune des sources d'odeur testées entre les différentes variétés. En effet, la durée du temps passée dans la sixième case, par les femelles de *L. testaceipes* percevant les odeurs des cinq variétés à l'état sain, à l'état infesté, les odeurs des cinq variétés préalablement infestées, les odeurs des pucerons non stressés et celles des pucerons stressés est comparé par une analyse de la variance Anova effectuée moyennant le logiciel Stat-itcf.

Chapitre III- Résultats

3.1– Influence de la plante sur le comportement de recherche de l'hôte par *L. testaceipes*

3.1.1- Plantes saines

Lorsque les femelles du parasitoïde sont placées en présence d'odeurs émanant des variétés **Obelix**, **Désirée** et **Kondor** à l'état sain, le temps passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre n'est pas significativement différent de celui noté en présence d'air pur ($P > 0,05$). En revanche, l'odeur des deux variétés **Arinda** et **Spunta** a provoqué chez les femelles de *L. testaceipes* un passage de temps significativement plus important par rapport à la situation de flux d'air pur ($P < 0,05$) (Tableau 5 et figure 12). Ces femelles ont passé respectivement 119,00 et 109,25 secondes dans la 6^{ème} case en présence d'air odorant contre 106,15 et 101,10 secondes en air pur.

variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6 ^{ème} case (Sec)	A.P	106,15± 2,67	109,00± 1,61	112,00± 1,52	127,00± 1,08	101,10± 1,34
	S.O	119,00± 2,16	102,85± 1,77	106,85± 2,06	131,00± 1,80	109,25± 1,85
Nombre moyen de passage	A.P	33,50± 0,73	32,90± 0,60	37,85± 0,65	28,65± 0,53	34,05± 0,86
	S.O	34,70± 0,75	42,30± 1,27	46,25± 1,19	40,00± 0,44	39,85± 0,90

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P: Air pur, S.O : Source d'odeur.

Tableau 5 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes saines.

Les valeurs indiquées représentent : moyenne \pm erreur type

A.P : Air pur, **S.O :** Source d'odeur.

Concernant l'activité locomotrice des femelles de *L. testaceipes*, les résultats obtenus montrent qu'à l'exception de la variété **Arinda**, le nombre de changement de cases effectué par les femelles soumises aux odeurs des autres variétés à l'état sain est significativement plus élevé par rapport à celui effectué en situation d'air pur ($P < 0,001$) (Tableau 5 et figure 13).

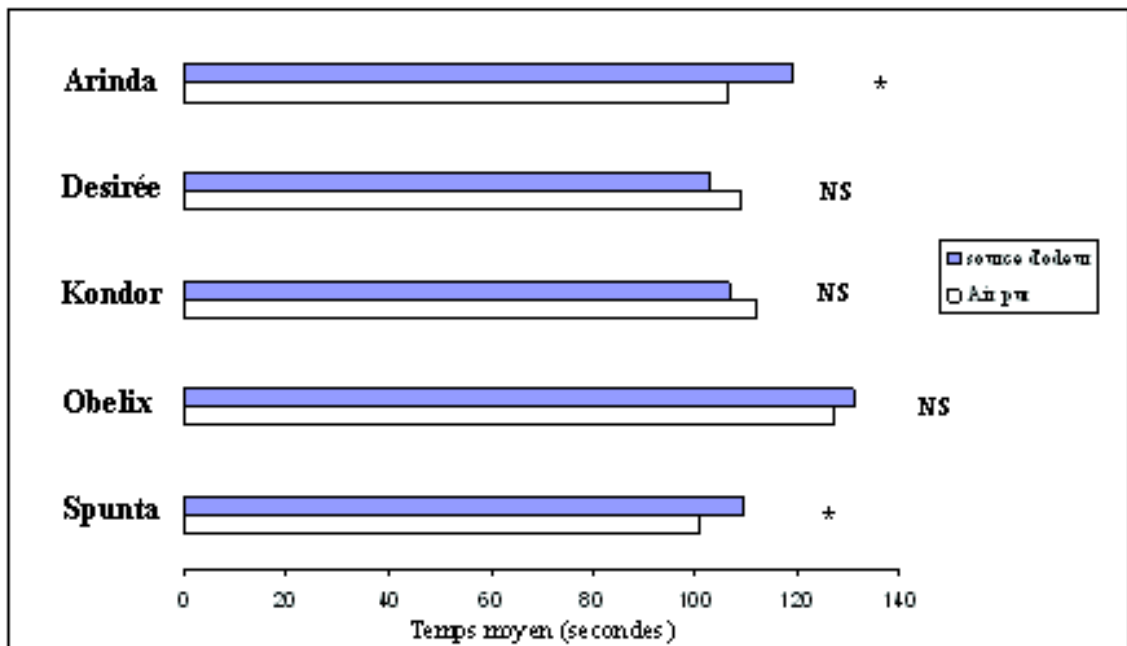


Figure 12 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes saines. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0.05$, 0.001 et non significative.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

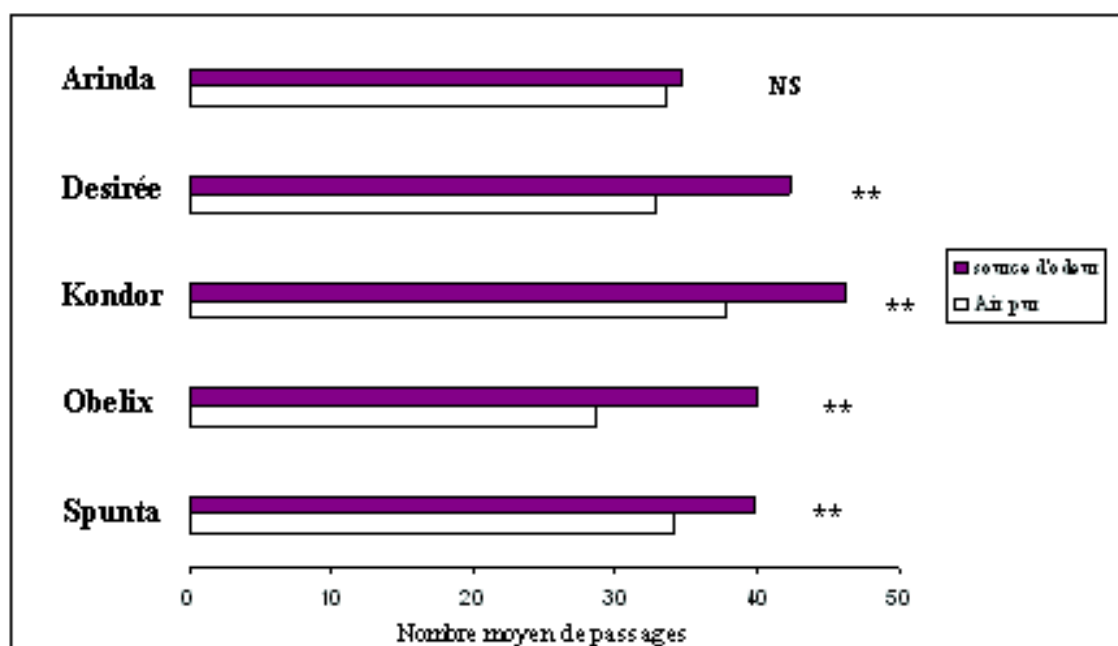


Figure 13 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes saines. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

Les résultats de l'analyse de la variance montrent que le degré d'attraction des femelles de *L. testaceipes* par l'odeur de la pomme de terre à l'état sain varie en fonction de la variété testée. C'est ainsi que vient la variété **Obelix** en premier, suivie d'**Arinda**, ensuite la variété **Spunta** et enfin **Kondor** et **Désirée** (Tableau 6 et figure 14).

Source de variation	D.D.L	Carrés moyens	Test-F	Probabilité	C.V	Test de Newman-Keuls-Seuil = 5%		
						Libelles	Moyennes et Ecart type	Groupes homogènes
Variation total	99	175,48	-	-	-	Obelix	131,00±8,05	A
Variation Facteur.1 (Variété)	4	2558,94	34,06	0,0000	-	Arinda	119,00±9,67	B
						Spunta	109,25±8,28	C
Variation résiduelle	95	75,12	-	-	7,0%	Kondor	106,85±9,22	C
						Désirée	102,85±7,95	C

Tableau 6 : Résultats de l'analyse de la variance pour le temps moyen passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des cinq variétés à l'état sain.

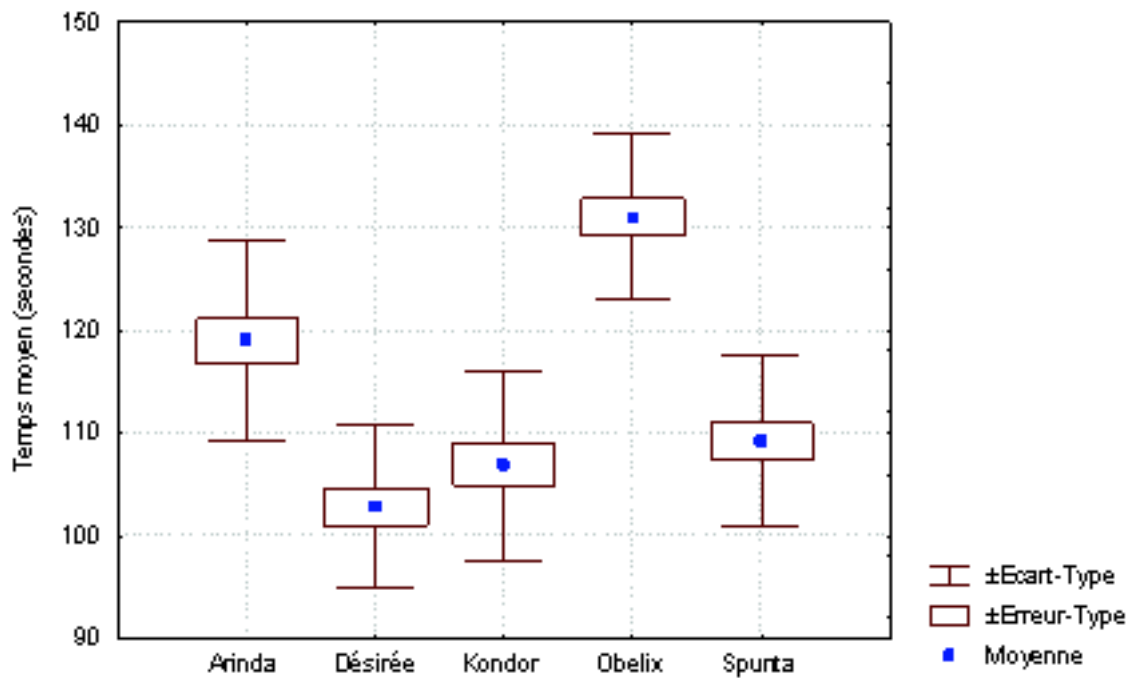


Figure 14 : Temps moyen (en secondes) passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des cinq variétés à l'état sain.

3.1.2- Plantes infestées

Les résultats concernant l'attraction des femelles de *L. testaceipes* placées en présence d'odeurs émanant des 5 variétés de pomme de terre infestées, montrent que quelque soit la source d'odeur, la durée de temps passée dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre est significativement plus longue que celle observée en situation d'air pur ($P < 0,001$). L'effet de l'infestation était beaucoup plus marqué dans le cas des femelles placées en présence d'odeur émanant de la variété **Obelix** (Tableau 7 et Figure 15). Ces dernières ont passé 141,70 secondes dans la 6^{ème} case en présence d'air odorant et seulement 105,25 en air pur ($P < 0,001$).

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6^{ème} case (Sec)	A.P	118,10±1,61	114,60±1,12	97,50±1,81	105,25±1,55	101,10±1,39
	S.O	142,45±1,65	139,90±1,26	129,75±1,66	141,70±1,39	118,50±1,36
Nombre moyen de passage	A.P	35,10±1,03	34,20±1,00	32,45±0,71	36,85±0,67	43,40±1,13
	S.O	38,50±1,03	40,65±0,81	36,50±1,46	45,85±1,68	51,70±1,60

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P : Air pur, S.O : Source d'odeur.

Tableau 7 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes infestées.

Les odeurs émanant des 5 variétés de pomme de terre infestées ont induit chez les femelles de *L. testaceipes* un accroissement significatif du nombre de changements de cases par rapport à l'air pur ($P < 0,001$) (Tableau 7 et figure 16). La différence la plus importante est enregistrée dans le cas des femelles soumises à l'effet des odeurs de la variété **Obelix**, avec 36,85 passages en moyenne, en situation d'air pur contre 45,85 passages en présence de la source d'odeur (Tableau 7 et figure 17).

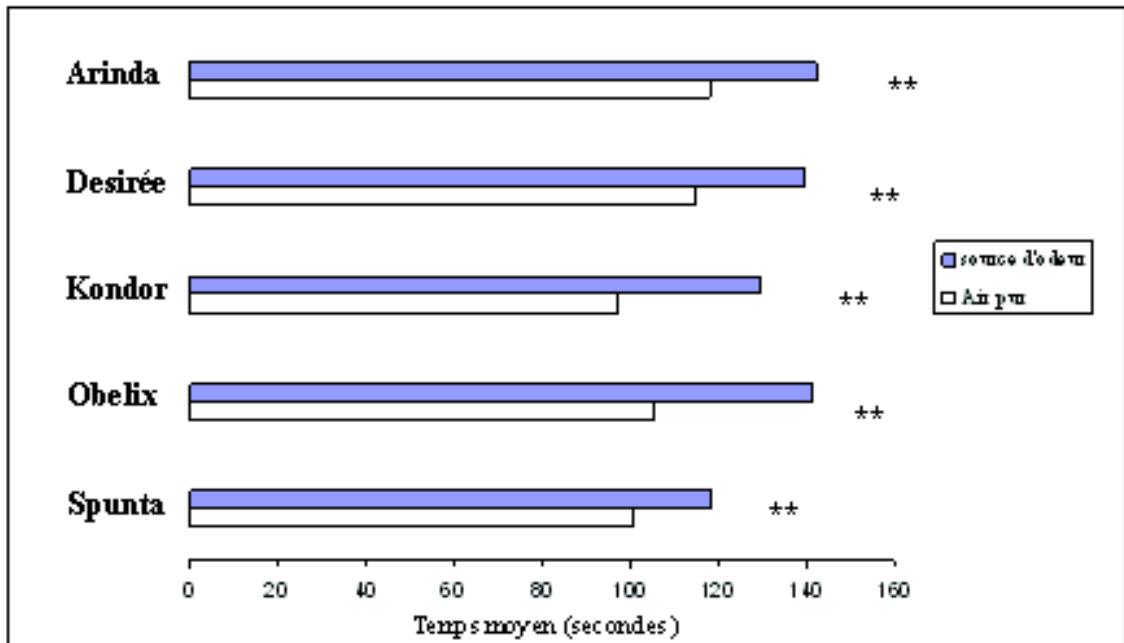


Figure 15 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes infestées. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

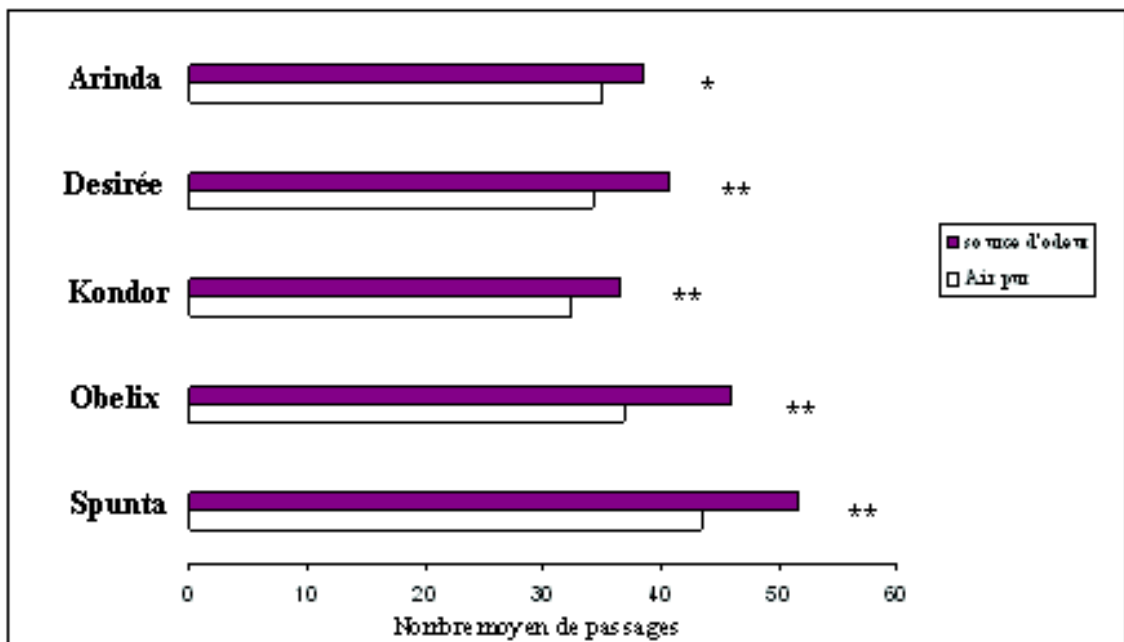


Figure 16 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes infestées. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

Les résultats concernant l'attraction de *L. testaceipes* aux odeurs des 5 variétés à l'état infesté montrent que les femelles de ce parasitoïde semblent utiliser les différences entre

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

les odeurs émises par les différentes variétés et se dirige d'avantage vers les trois variétés **Arinda**, **Obélix** et **Désirée**, ensuite vers la variété **Kondor** et enfin **Spunta** (Tableau 8 et figure 17).

Source de variation	D.D.L	Carrés moyens	Test-F	Probabilité	C.V	Test de Newman-Keuls-Seuil = 5%		
						Libelles	Moyennes et Ecart type	Groupes homogènes
Variation total	99	127,24	-	-	-	Arinda	142,45±7,40	A
Variation Facteur.1 (Variété)	4	2113,79	48,48	0,0000	-	Obélix	141,70±6,21	A
						Désirée	139,90±5,66	A
Variation résiduelle	95	43,60	-	-	4,9%	Kondor	129,75±7,66	B
						Spunta	118,50±6,10	C

Tableau 8 : Résultats de l'analyse de la variance pour le temps moyen passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des cinq variétés à l'état infesté.

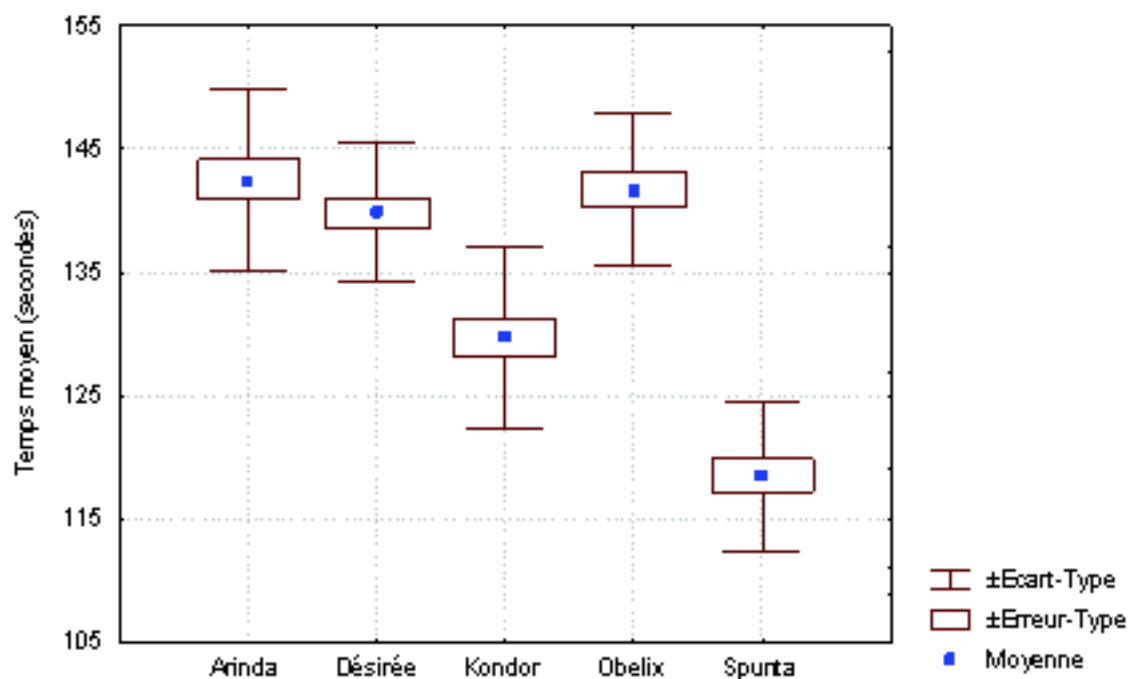


Figure 17 : Temps moyen (en secondes) passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des cinq variétés à l'état infesté.

3.1.3- Plantes préalablement infestées

Seuls les flux d'air chargés d'odeurs des variétés **Arinda**, **Désirée**, **Kondor** et **Obélix** préalablement infestées ont provoqué chez les femelles du parasitoïde, un passage de temps significativement plus important dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par rapport à la situation de flux d'air pur ($P < 0,05$). L'odeur de la variété **Spunta** soumise à une infestation

préalable n'a pas un effet significatif sur le temps passé par les femelles de *L. testaceipes* dans cette dernière case de l'olfactomètre ($P > 0,05$) (Tableau 9 et figure 18). Le temps passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles du parasitoïde en présence d'odeur émanant de cette dernière variété est de 112,00 secondes, contre 107,15 secondes passées dans la même case en présence d'air pur.

variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6^{ème} case (Sec)	A.P	107,75±1,87	114,45±1,67	97,05±1,81	122,65±2,05	107,15±1,21
	S.O	136,15±1,57	129,05±0,99	136,95±1,63	133,95±2,52	112,00±1,72
Nombre moyen de passage	A.P	33,30±1,01	31,55±1,08	37,70±0,73	38,40±0,58	33,50±0,69
	S.O	36,20±0,66	33,00±0,81	42,10±0,77	34,00±0,67	33,70±0,74

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P: Airpur, S.O : Source d'odeur.

Tableau 9 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes préalablement infestées.

Pour les fréquences de passage dans les différentes cases de l'olfactomètre, les résultats obtenus montrent que seule l'odeur de la variété **Arinda** et celle de la variété **Kondor** préalablement infestées ont induit une augmentation significative dans l'activité locomotrice des femelles parasitoïdes par rapport au flux d'air inodore ($P < 0,05$) (Tableau 9 et Figure 19).

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

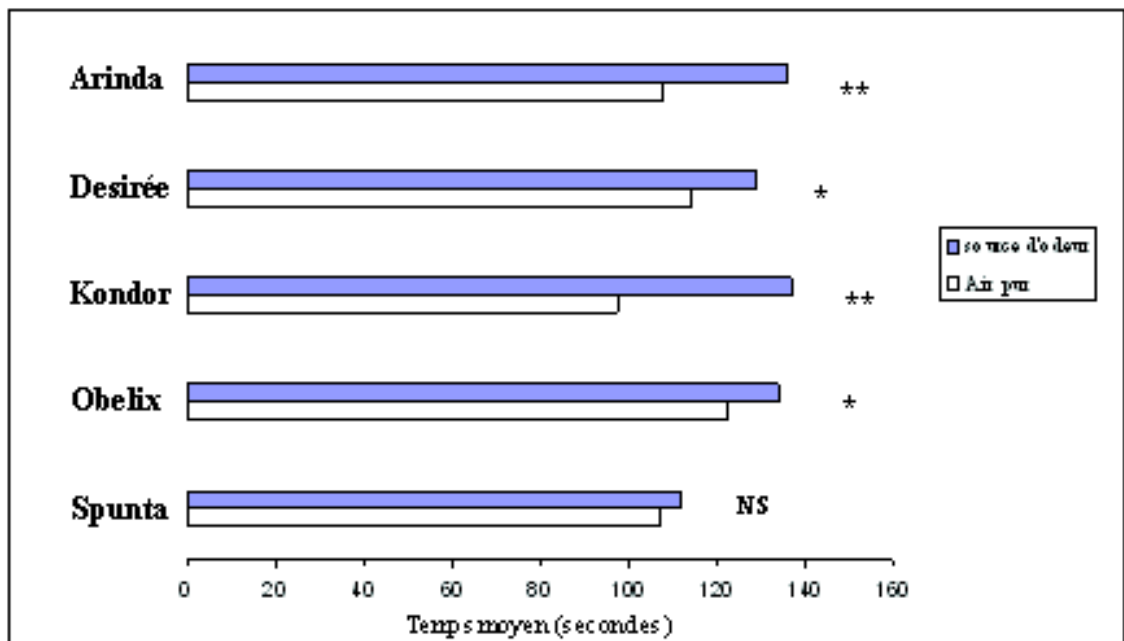


Figure 18 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes préalablement infestées. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

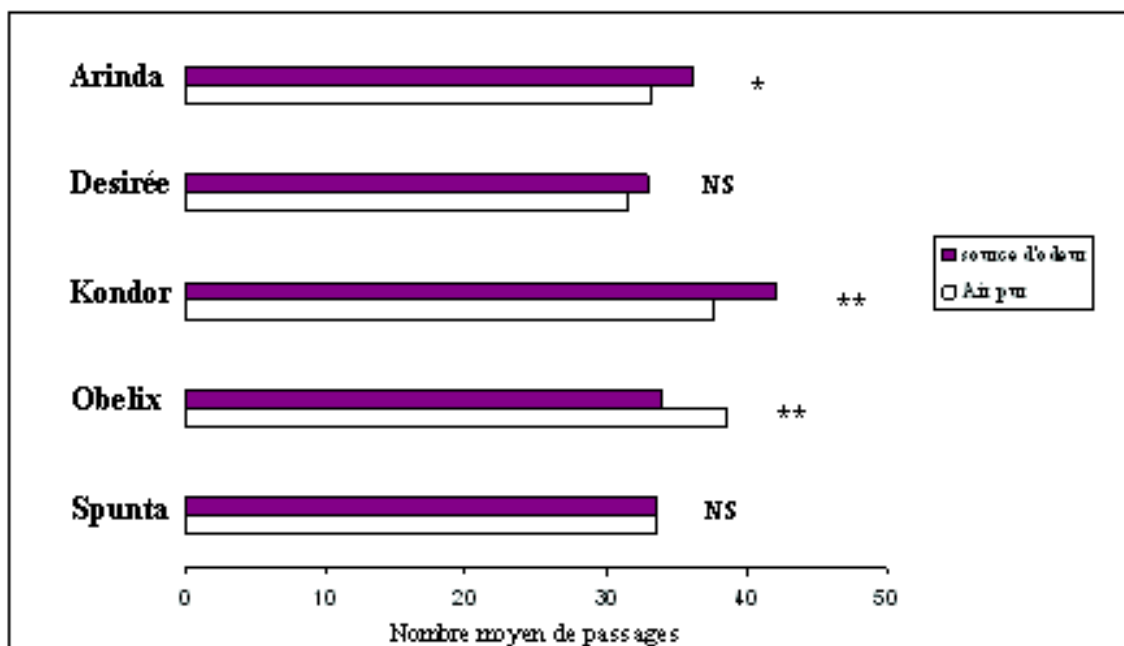


Figure 19 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes préalablement infestées. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

L'analyse de la variance a fait ressortir la différence qui existe entre les degrés d'attractivités des cinq variétés, préalablement infestées. Le test de Newman-Keuls au

seuil de 5% a permet de classer les variétés en 4 groupes homogènes (Tableau 10 et figure 20). Les variétés **Kondor** et **Arinda** sont les plus attractives pour les femelles de *L. testaceipes*. Les variétés **Désirée** et **Spunta** présentent une faible attractivité pour les femelles parasitoïdes.

Source de variation	D.D.L	Carrés moyens	Test-F	Probabilité	C.V	Test de Newman-Keuls-Seuil = 5%		
						Libelles	Moyennes et Ecarts type	Groupes homogènes
Variation total	99	145,55	-	-	-	Kondor	136,95±7,30	A
Variation	4	2129,54	34,34	0,0000	-	Arinda	136,15±7,06	A
Facteur.1 (Variété)						Obelix	133,95±11,27	AB
Variation	95	62,01	-	-	6,1%	Désirée	129,05±4,46	B
résiduelle						Spunta	112,00±7,73	C

Tableau 10 : Résultats de l'analyse de la variance pour le temps moyen (en secondes) passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des cinq variétés préalablement infestées.

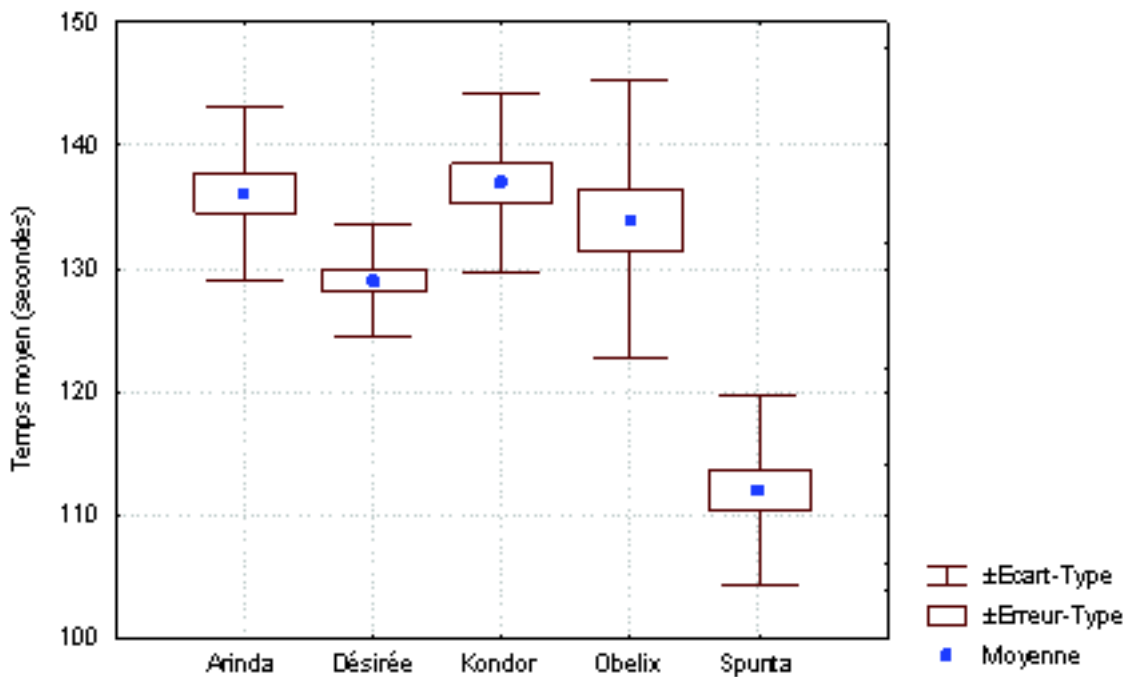


Figure 20 : Temps moyen (en secondes) passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des cinq variétés préalablement infestées.

3.1.4- Pucerons non stressés

Lorsque les femelles du parasitoïde sont placées en présence d'odeurs émanant des larves de *M. persicae* élevés sur les variétés **Arinda**, **Désirée**, **Obelix** et **Spunta**, la durée de

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

temps passée dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre est fortement prolongée par rapport à celle passée dans la même case en situation de flux d'air pur ($P < 0,001$). La seule exception à ce résultat concerne la variété **Kondor** dont l'odeur n'a pas provoqué chez les femelles de *L. testaceipes*, un passage de temps significativement plus important par rapport à la situation de flux d'air pur ($P > 0,05$) (Tableau 11 et figure 21). Ces femelles ont passé 139,55 secondes dans la sixième case en présence d'air odorant et 138,00 en présence d'air pur.

Variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6^{ème} case (Sec)	A.P	109,30±1,73	102,50±1,45	138,00±1,59	102,00±2,61	107,55±1,52
	S.O	132,30±1,63	133,70±1,27	139,55±1,71	130,90±1,84	132,55±2,54
Nombre moyen de passage	A.P	33,15±0,75	38,30±0,94	34,90±0,65	40,80±0,74	32,25±0,87
	S.O	42,20±1,01	38,40±0,84	40,70±0,78	44,05±0,97	44,00±0,79

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P: Airpur, S.O: Source d'odeur.

Tableau 11 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons non stressés.

En ce qui concerne l'activité locomotrice des femelles de *L. testaceipes*, les résultats obtenus montrent que seule l'odeur des pucerons élevés sur la variété **Désirée** n'ont pas induit une augmentation du nombre de passages dans les cases de l'olfactomètre, et cela par rapport à la situation de l'air pur ($P < 0,05$). Le nombre moyen de passages enregistré est de 38,40 en présence de la source d'odeur contre 38,30 en air pur (Tableau 11 et figure 22).

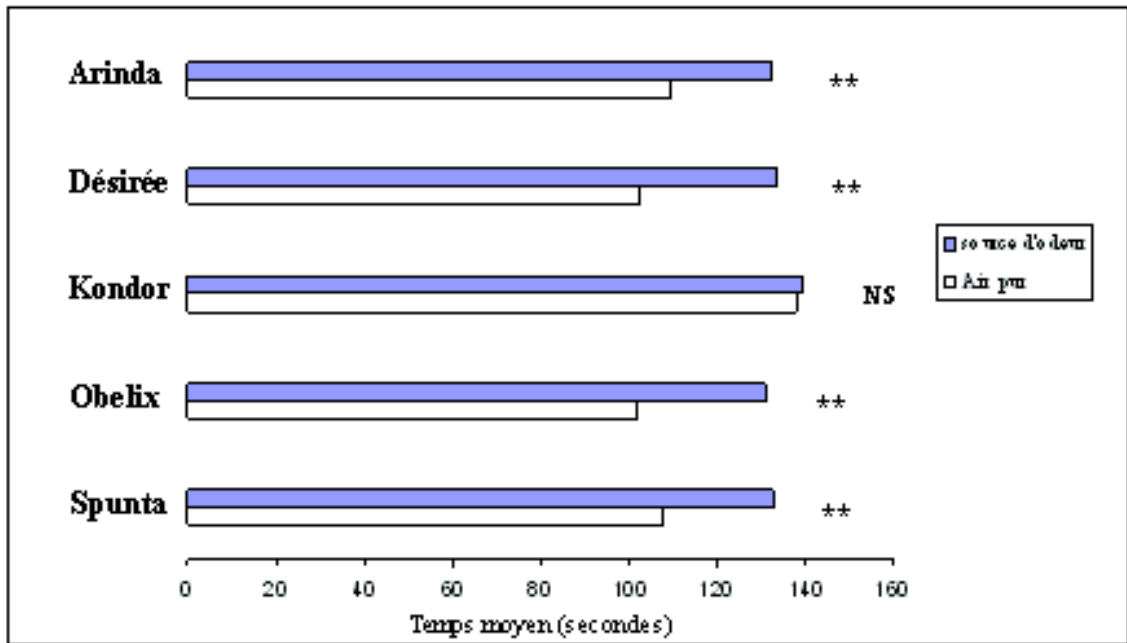


Figure 21 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons non stressés. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

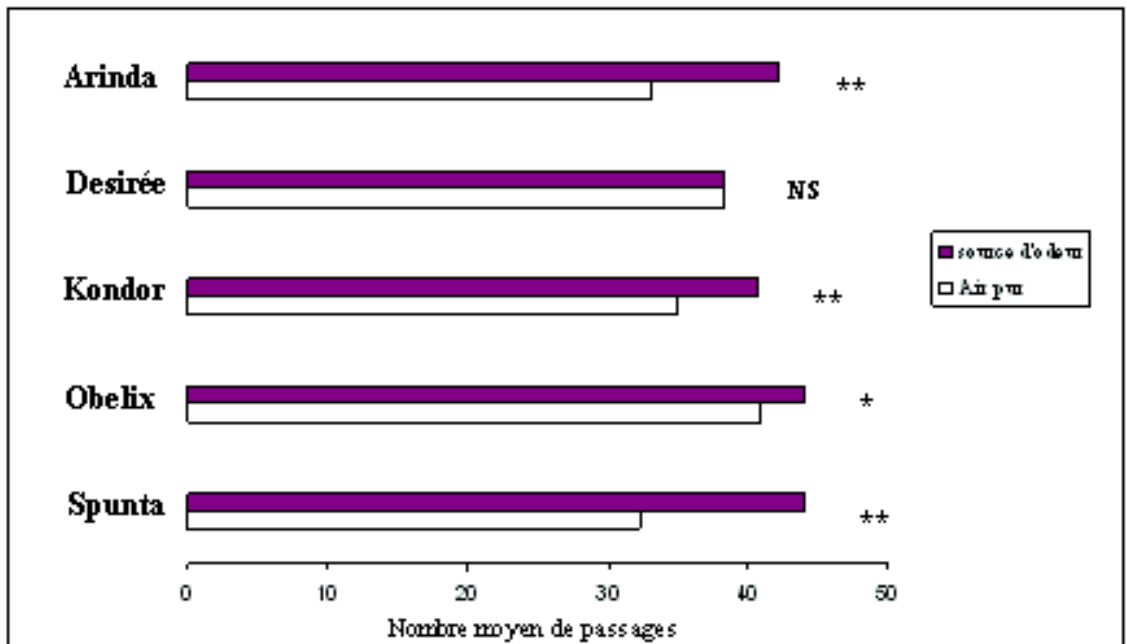


Figure 22 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons non stressés. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

Les résultats de l'analyse de la variance concernant le temps passé par les femelles de *L. testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence de l'odeur de *M. persicae*

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

montrent, une amplitude de variation entre la variété **Kondor** d'une part et les autres variétés d'autre part (Tableau 12 et figure 23). Dans le cas de la variété **Kondor**, le temps enregistré est le plus long avec 139,55 secondes. Pour les autres variétés, il n'y a pas une grande différence, avec des temps moyens de 133,70 secondes pour **Désirée**, 132,55 pour **Spunta**, 132,30 pour **Arinda** et 130,90 pour **Obelix**.

Source de variation	D.D.L	Carrés moyens	Test-F	Probabilité	C.V	Test de Newman-Keuls-Seuil = 5%		
						Libelles	Moyennes et Ecart type	Groupes homogènes
Variation total	99	74,72	-	-	-	Kondor	139,55±7,42	A
Variation Facteur.1 (Variété)	4	226,43	3,31	0,0138	-	Désirée	133,70±5,70	B
						Spunta	132,55±11,37	B
Variation résiduelle	95	68,33	-	-	6,2%	Arinda	132,30±7,29	B
						Obelix	130,90±8,23	B

Tableau 12 : Résultats de l'analyse de la variance pour le temps moyen passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons élevés sur les cinq variétés de pomme de terre testées.

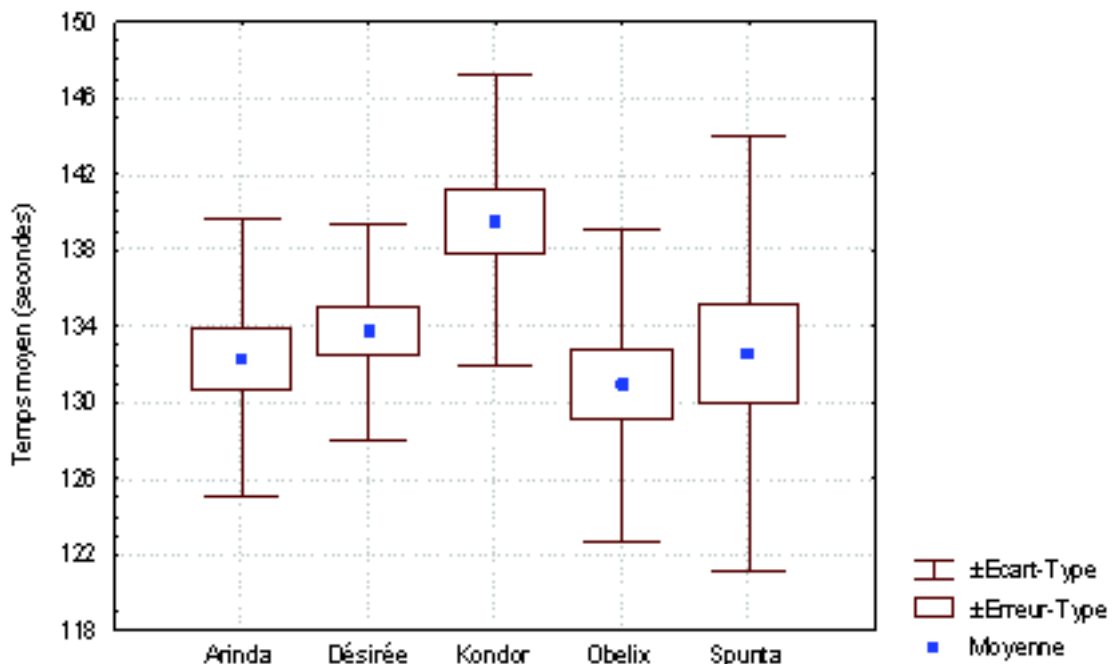


Figure 23 : Temps moyen (en secondes) passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons élevés sur les cinq variétés de pomme de terre testées.

3.1.5- Pucerons stressés

Lorsque les femelles de *L. testaceipes* sont soumises à un flux d'air chargé d'odeurs des pucerons stressés, il est remarqué que quelque soit la variété sur laquelle sont prélevés les

pucerons stressés, le temps passé par ces femelles dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre est significativement différent de celui obtenu en présence d'air pur ($P < 0,05$). La différence la plus importante est enregistrée chez les femelles placées en présence du flux d'air chargé d'odeur de pucerons élevés sur **Spunta**, avec 132,25 secondes contre seulement 85,60 secondes en présence d'air pur (Tableau 13 et figure 24).

variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6^{ème} case (Sec)	A.P	127,05±1,12	118,00±1,89	115,80±1,15	116,50±1,19	85,60±2,30
	S.O	150,40±1,49	141,85±1,22	143,65±0,97	126,05±1,62	132,25±2,45
Nombre moyen de passage	A.P	32,00±0,70	30,05±0,71	33,65±0,87	32,40±1,01	27,10±0,51
	S.O	44,25±1,15	38,95±1,14	41,90±1,28	35,95±0,65	35,55±0,53

Les valeurs indiquées représentent : *moyenne ± erreur type*
A.P: Air pur, S.O: Source d'odeur.

Tableau 13 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons stressés.

Concernant le nombre de changement de cases, les résultats obtenus montrent que quelque soit la variété de pomme de terre, les femelles de *L. testaceipes* sont significativement plus actives en présence de la source d'odeur qu'en situation d'air pur ($P < 0,05$). La différence la plus importante est enregistrée dans le cas des femelles soumises à l'effet des odeurs émises par les pucerons stressés élevés sur la variété **Arinda**(Tableau 13 et figure 25).

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

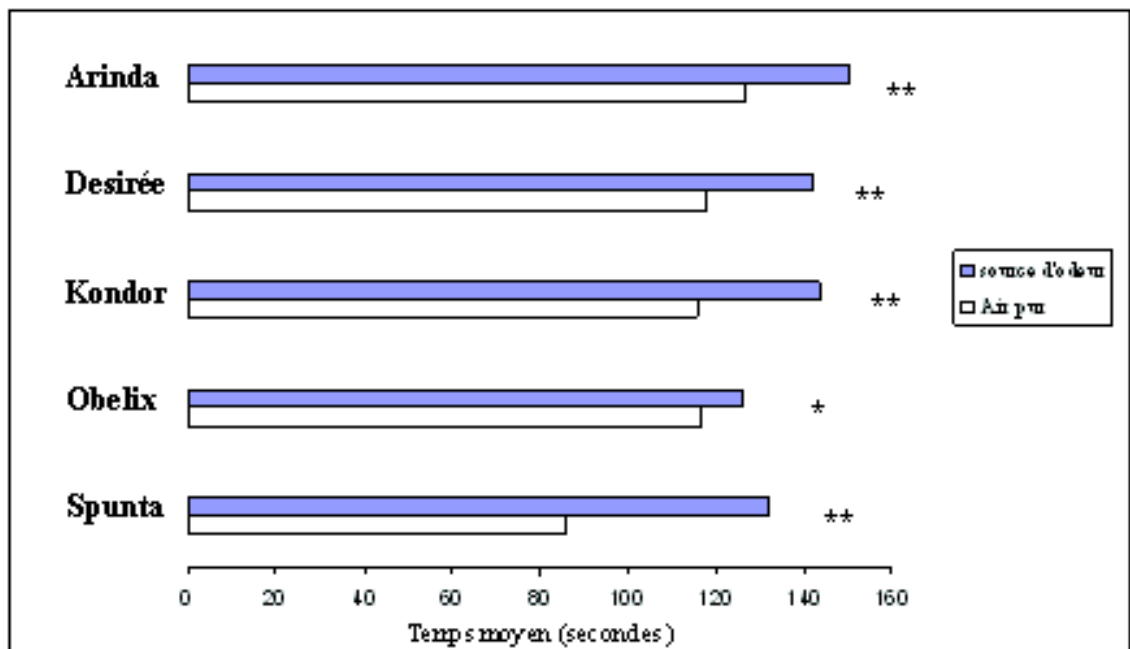


Figure 24 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons stressés. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

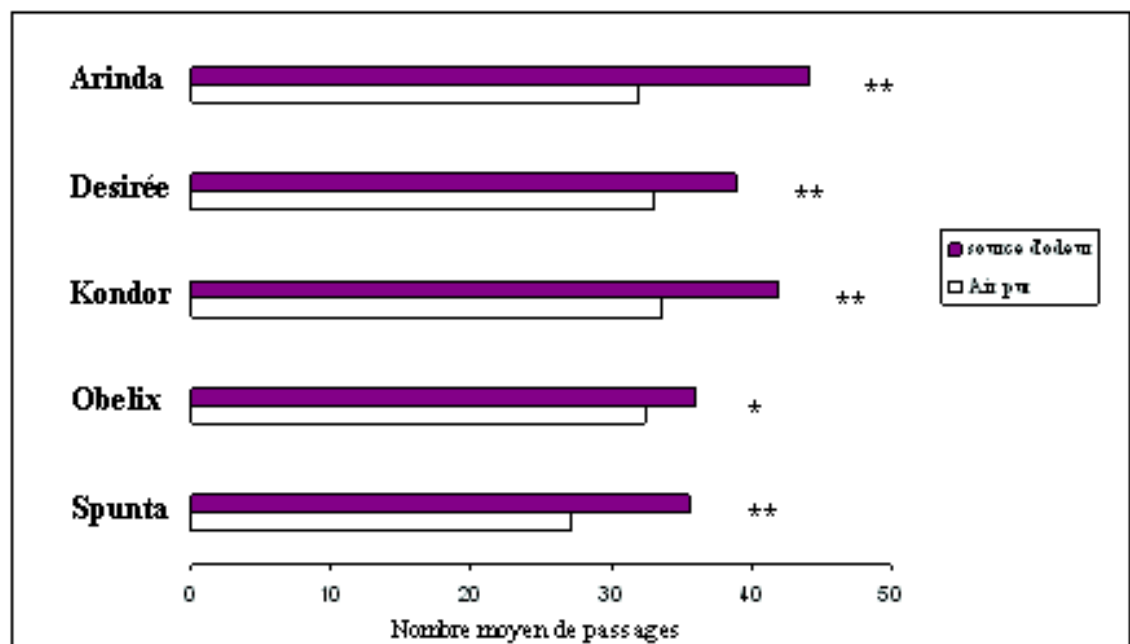


Figure 25 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons stressés (segment noir). *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

Les résultats de l'analyse de la variance montrent une variation assez importante entre les différentes sources d'odeurs testées. La durée de temps la plus importante est

enregistrée dans le cas des femelles parasitoïdes soumises à l'effet des odeurs émises par les pucerons élevés sur la variété **Arinda**, avec 150,40 secondes. L'odeur des pucerons élevés sur **Obelix** a entraîné le passage le plus court par les femelles parasitoïdes, soit 126,05 secondes. En présence des odeurs des pucerons élevés sur les deux variétés **Kondor** et **Désirée**, les durées de temps enregistrées étaient respectivement de 143,65 et 141,85 secondes (Tableau 14 et figure 26).

Source de variation	D.D.L	Carrés moyens	Test-F	Probabilité	C.V	Test de Newman-Keuls-Seuil = 5%		
						Libelles	Moyennes et Ecart type	Groupes homogènes
Variation total						Arinda	150,40±6,70	A
Variation	99	126,66	-	-	-	Kondor	143,65±4,35	B
Facteur.1 (Variété)	4	1864,21	34,84	0,0000	-	Désirée	141,85±5,48	B
Variation						Spunta	132,25±10,99	C
résiduelle	95	53,50	-	-	5,3%	Obelix	126,05±7,25	D

Tableau 14 : Résultats de l'analyse de la variance pour le temps moyen passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons stressés, élevés sur les 5 variétés de pomme de terre.

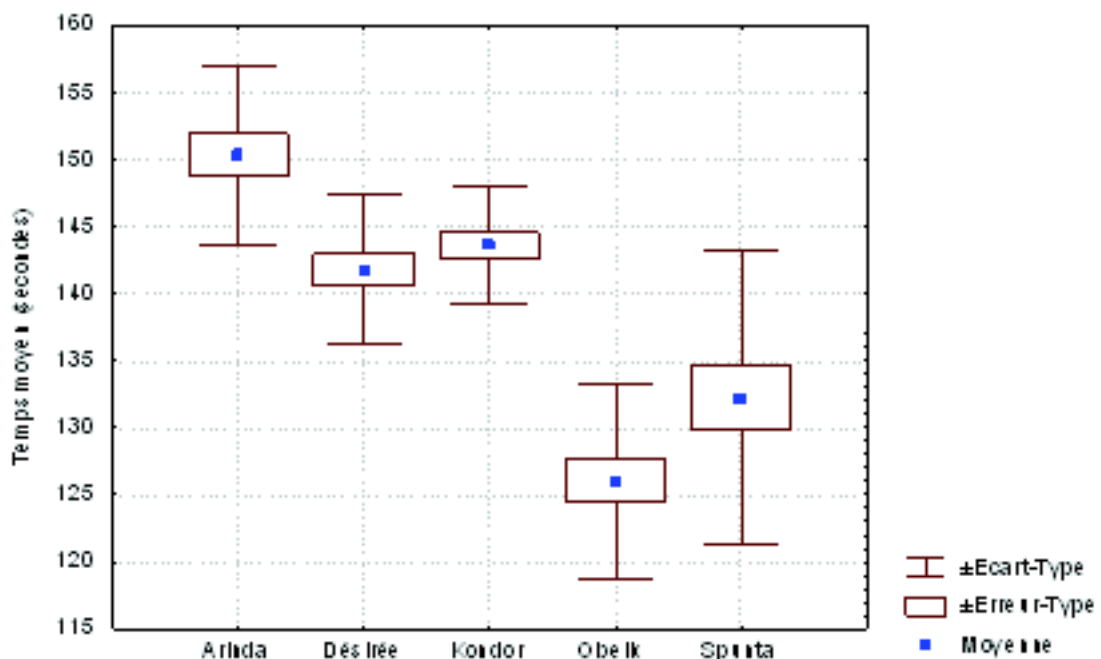


Figure 26 : Temps moyen (en secondes) passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons stressés, élevés sur les cinq variétés de pomme de terre testées.

3.2- Stabilité spatio-temporelle des émissions en volatils par les cinq variétés

3.2.1- Régulation spatiale

3.2.1.1- Feuilles saines issues de plante saine

Lorsque les femelles de *L. testaceipes* sont placées en présence d'odeurs émanant des feuilles saines des 5 variétés à l'état sain, le temps passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre n'est pas significativement différent de celui observé en air pur ($P > 0,05$) (Tableau 15 et figure 27).

Variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6 ^{ème} case (Sec)	A.P	94,75±2,11	101,00±1,56	110,25±1,72	111,65±1,98	115,85±1,55
	S.O	101,40±1,75	104,30±1,61	116,85±1,86	105,60±1,85	121,00±1,87
Nombre moyen de passage	A.P	32,95±0,69	34,15±0,81	37,55±0,92	32,55±0,79	31,00±0,71
	S.O	36,30±0,99	37,90±1,13	38,05±0,94	37,70±0,77	33,30±0,80

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P : Air pur, S.O : Source d'odeur.

Tableau 15 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines de plante saine.

Par ailleurs, seules les odeurs des feuilles saines des variétés **Désirée** et **Obelix**, à l'état sain, ont induit un accroissement significative dans l'activité locomotrice des femelles parasitoïdes par rapport au flux d'air inodore ($P < 0,05$) avec respectivement 37,90 et 37,70 passages en présence de la source d'odeur contre 34,15 et 32,55 en air pur (Tableau 15 et figure 28).

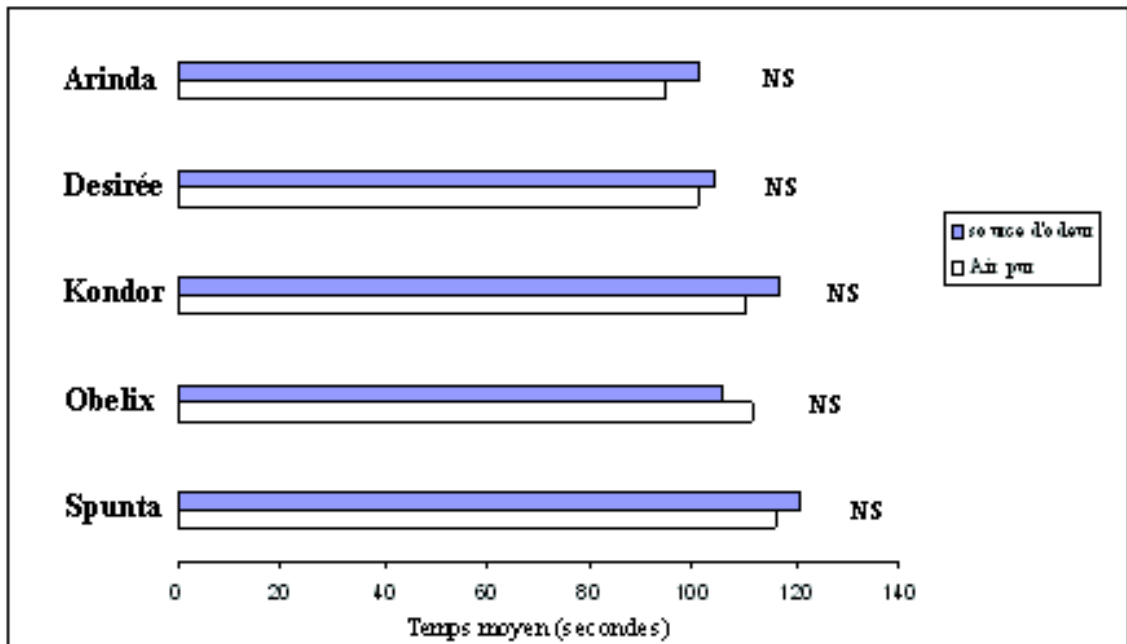


Figure 27 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines d'un plant de pomme de terre sain. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

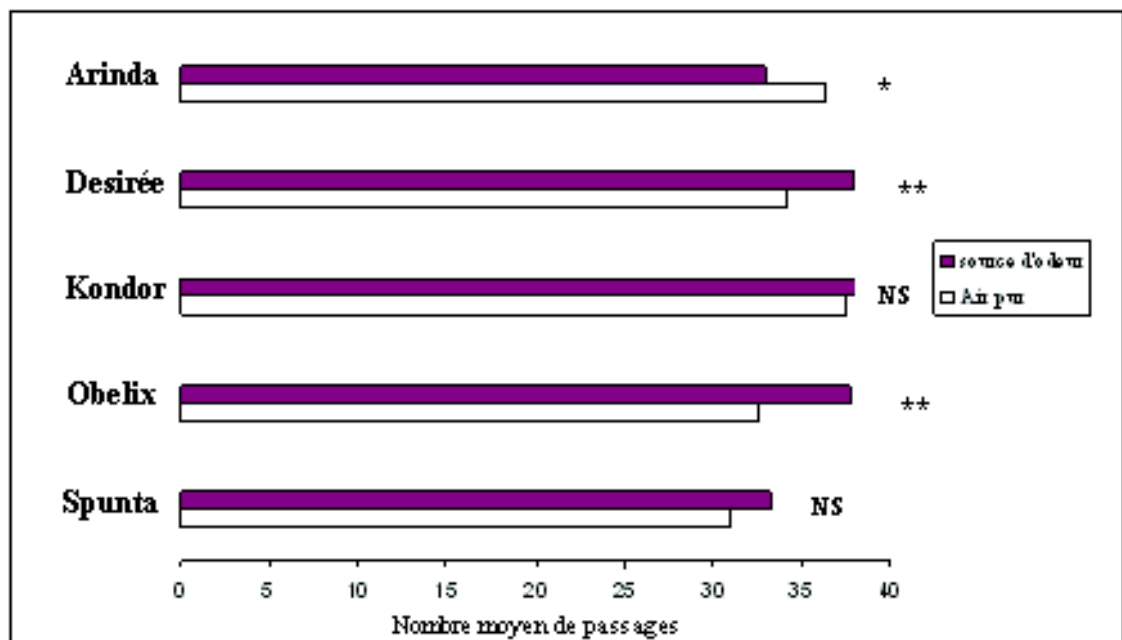


Figure 28 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines d'un plant de pomme de terre sain. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

3.2.1.2- Feuilles infestées issues de plantes infestées

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

Il ressort des résultats représentés dans le tableau 15 et la figure 29 que les femelles de *L. testaceipes* passent significativement plus de temps dans la 6^{ème} case quand elles perçoivent les odeurs des feuilles infestées des variétés **Obelix**, **Désirée**, **Kondor** et **Spunta** infestées ($P < 0,05$). Seul le flux d'air contenant l'odeur des feuilles infestées de la variété **Arinda** à l'état infesté, n'induit pas une présence plus longue des femelles dans cette partie de l'olfactomètre ($P > 0,05$) (Tableau 16 et figure 29).

variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6^{ème} case (Sec)	A.P	111,85±7,10	103,65±3,27	87,90±2,94	98,75±4,09	108,75±4,75
	S.O	114,10±6,49	114,30±3,09	104,70±2,27	128,40±3,73	137,30±4,54
Nombre moyen de passage	A.P	40,35±1,98	47,70±2,17	50,75±1,09	40,50±2,14	45,45±1,20
	S.O	42,45±1,42	42,40±1,46	40,75±1,12	37,80±1,55	40,15±1,40

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P : Air pur, S.O : Source d'odeur.

Tableau 16 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles infestées de plante infestée.

Lorsque les femelles du parasitoïde sont placées en présence d'odeurs émanant des feuilles infestées des deux variétés **Kondor** et **Spunta** infestées, leur activité locomotrice est plus importante comparativement à la situation de l'air pur ($P < 0,001$). Dans le cas des femelles soumises à l'odeur des feuilles infestées de la variété **Arinda** infestée, le nombre moyen de passages n'est pas significativement différent du témoin ($P < 0,001$). Enfin pour les variétés **Désirée** et **Obelix**, les résultats obtenus montrent que l'activité locomotrice des femelles est moins importante par rapport à la situation de l'air inodore (Tableau 16 et figure 30).

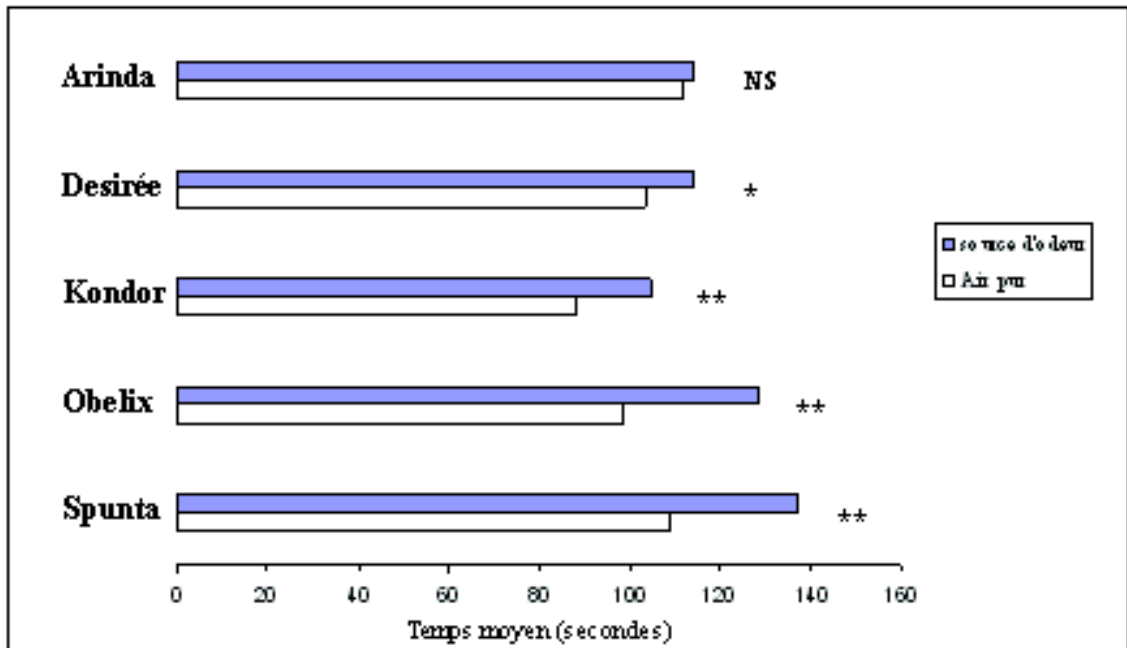


Figure 29 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles infestées d'un plant de pomme de terre infesté. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

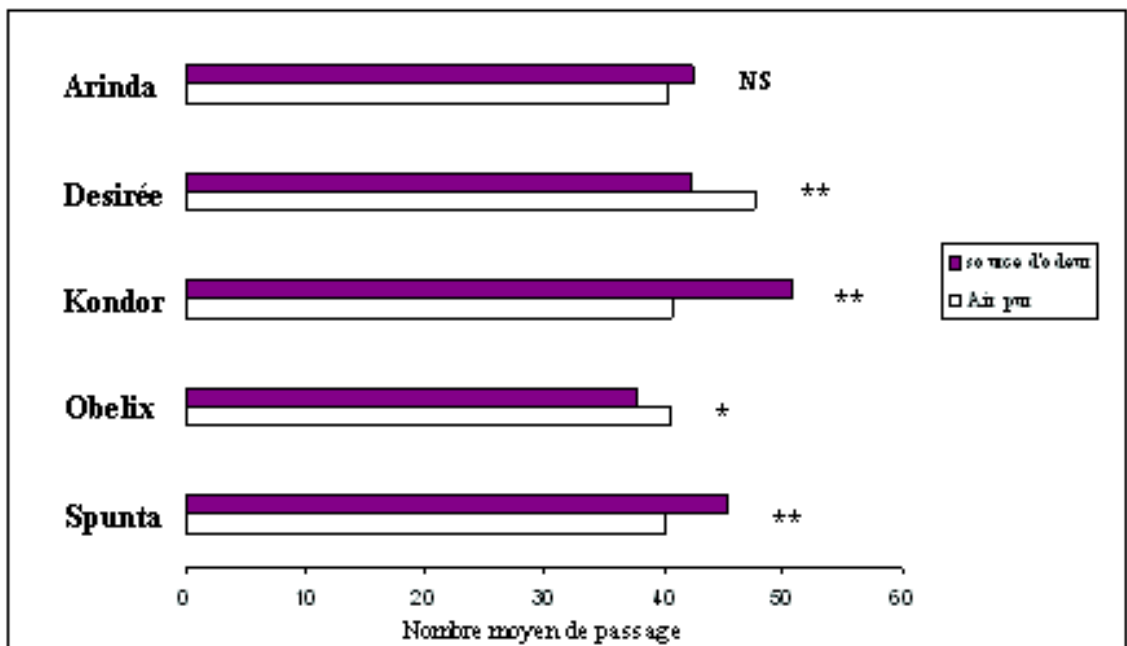


Figure 30 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles infestées d'un plant de pomme de terre infesté. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

3.2.1.3- Feuilles saines issues de plantes infestées

Seuls les flux d'air chargés d'odeurs des feuilles saines des variétés **Arinda**, **Désirée** et **Kondor** infestées ont provoqué, chez les femelles de *L. testaceipes*, un passage de temps significativement plus important dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par rapport à la situation de flux d'air pur ($P < 0,05$) (Tableau 17 et Figure 31). Le temps moyen passé dans cette dernière case de l'olfactomètre n'est pas significativement différent entre les expériences avec flux d'air inodore ou chargé d'odeur dans le cas des deux autres variétés ($P > 0,05$) (Tableau 17 et figure 31).

variétés	Arinda	Désirée	Kondor	Obelix	Spunta	
Temps passé dans la 6 ^{ème} case (Sec)	A.P	96,65±7,18	93,70±4,73	90,05±6,03	107,65±2,49	107,65±3,08
	S.O	114,40±5,22	102,15±3,28	130,50±3,49	107,95±4,48	111,50±1,67
Nombre moyen de passage	A.P	34,95±3,23	36,45±1,42	46,25±2,21	41,40±1,82	44,65±1,43
	S.O	42,60±1,66	41,10±1,17	46,25±2,43	41,75±2,05	53,45±1,46

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
A.P : Air pur, S.O : Source d'odeur.

Tableau 17 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case et nombre moyen de passages des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines de plante infestée.

En ce qui concerne les fréquences de passage dans les différentes cases de l'olfactomètre, les résultats obtenus ont mis en évidence que seules les odeurs des feuilles saines des trois variétés **Arinda**, **Désirée** et **Spunta** à l'état infesté, ont induit une différence significative dans l'activité locomotrice des femelles parasitoïdes par rapport au flux d'air inodore. Cette différence s'est traduite dans tous les cas par une augmentation de l'activité locomotrice ($P < 0,05$) (Tableau 17 et figure 32).

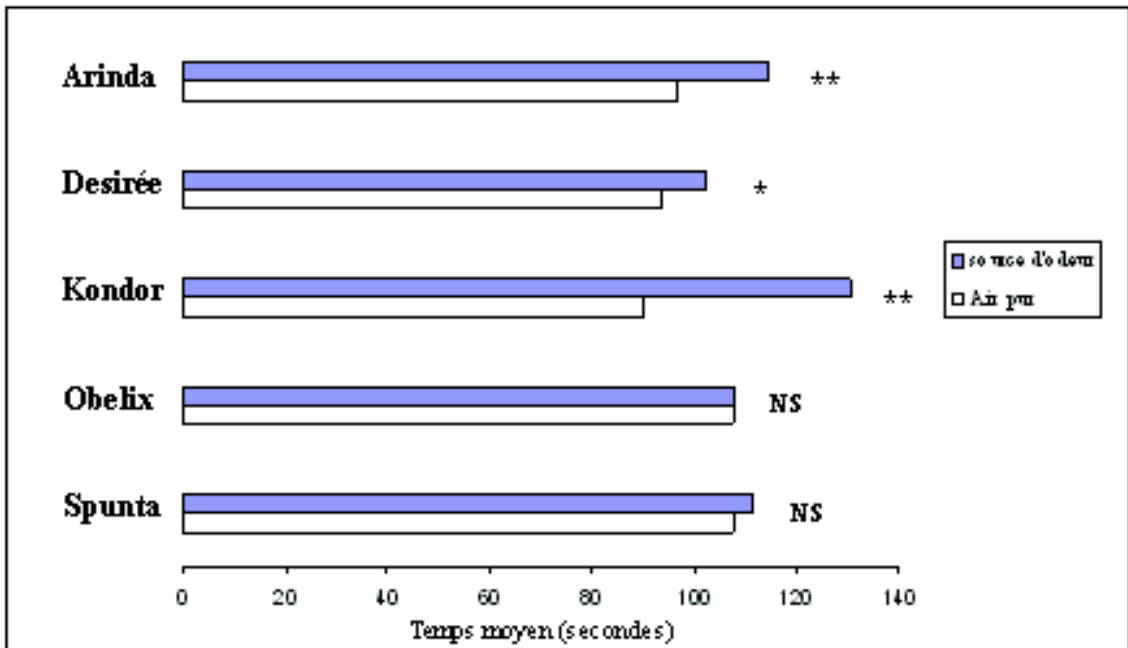


Figure 31 : Temps moyen passé par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines d'un plant de pomme de terre infesté. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

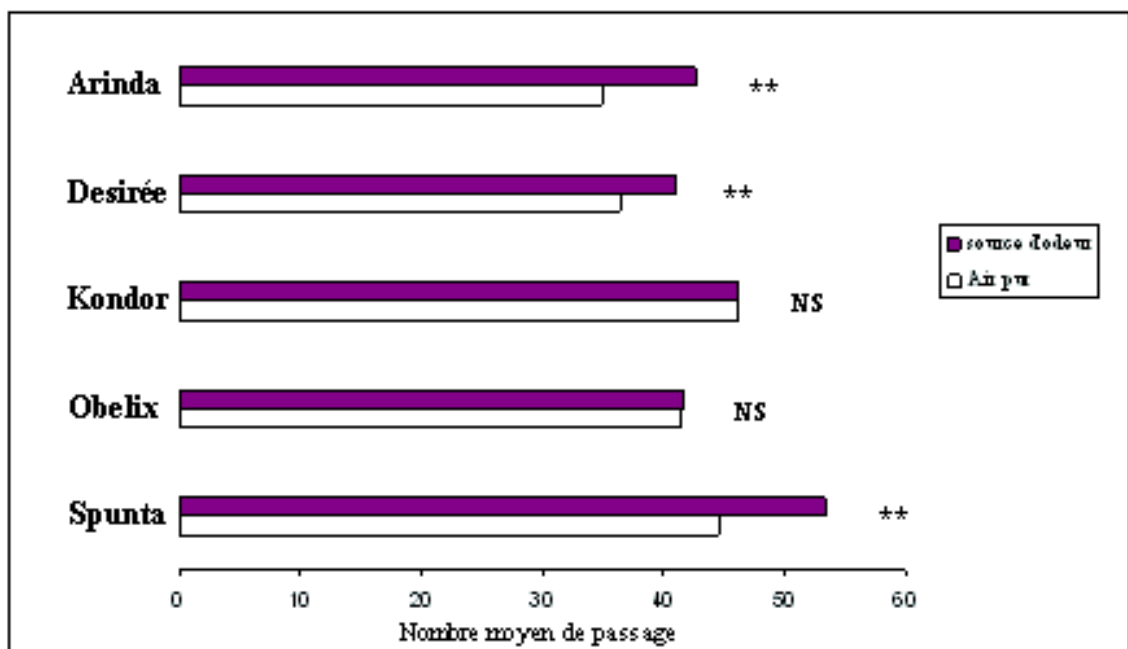


Figure 32 : Nombre moyen de passages effectués par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes cases de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines d'un plant de pomme de terre infesté. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

3.2.2- Evolution dans le temps des émissions en volatils par les cinq variétés

Il ressort des résultats obtenus que quelque soit la source d'odeur testées (variétés), l'attraction des femelles parasitoïdes est caractérisée par une progression croissante au fil du temps (Tableau 18 et figures 33, 35, 37, 39 et 41). Alors que le séjour de ces femelles dans la dernière case de l'olfactomètre est court en début d'essai (24 heures après l'infestation), sa durée a tendance à atteindre un pallier en fin de suivi. Cette durée est de 137,50 secondes pour **Arinda**, 146,45 pour **Désirée**, 137,75 pour **Kondor**, 147,95 pour **Obelix** et enfin 147,95 pour **Spunta**).

		Temps passé dans la 6 ^{ème} case (Sec)					
		Après 24 h	Après 48 h	Après 72 h	Après 96 h	Après 120 h	
Variétés	Arinda	AP	112,40±3,12	82,75±3,63	102,45±2,97	87,90±2,52	96,85±4,43
		SO	108,70±3,39	105,40±1,70	116,15±2,00	122,85±6,79	137,50±2,07
	Désirée	AP	127,65±3,53	114,90±3,13	109,80±5,07	108,35±2,96	117,20±4,57
		SO	123,75±3,84	117,35±6,16	131,35±3,32	129,55±3,11	146,45±2,39
	Kondor	AP	103,70±1,78	117,85±2,20	97,60±4,38	101,95±4,30	101,90±1,80
		SO	116,25±1,87	121,05±1,85	114,55±2,30	116,70±6,70	137,75±4,66
	Obelix	AP	108,90±4,72	114,15±2,57	96,95±3,72	118,40±4,05	104,85±1,72
		SO	112,65±6,92	130,55±4,78	122,10±5,47	137,90±4,69	147,95±3,06
	Spunta	AP	113,65±2,87	107,40±2,69	117,05±1,90	109,15±2,03	110,85±2,38
		SO	125,35±3,67	136,85±2,45	132,85±4,04	144,46±3,16	147,95±3,48

Les valeurs indiquées représentent : moyenne ± erreur type
 AP : Air pur, SO : Source d'odeur.

Tableau 18 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes infestées.

Les variétés **Désirée**, **Obelix** et **Spunta** sont les sources d'odeurs les plus attractives aux femelles de *L. testaceipes*. En effet, en comparaison avec les deux autres variétés, il est à signaler qu'après un court passage dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en début d'essai, les femelles ayant été soumises à l'odeur de ces 3 variétés ont passé beaucoup plus de temps dans cette dernière partie de l'olfactomètre en fin de suivi (Tableau 18).

Les expériences effectuées pour mettre en évidence l'évolution dans le temps des émissions en volatils ont permis de démontrer que la réponse à l'infestation par les femelles de *L. testaceipes* placées en présence d'odeurs émanant des variétés **Arinda**, **Désirée** et **Obelix** ne se manifeste qu'après 48 heures. Après 24 heures d'infestation, le flux d'air chargé d'odeurs de ces 3 variétés n'a exercé aucune influence attractive sur les femelles du parasitoïde. En effet, le temps passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre n'est pas significativement différent entre les expériences avec des flux d'air inodore ou chargés d'odeurs dans le cas de ces 3 variétés ($P > 0,05$) (Figures 34, 36, 40).

L'effet de l'infestation est beaucoup plus marqué dès les premières heures de l'interaction entre les larves de *M. persicae* et les deux variétés **Kondor** et **Spunta**. Ainsi, après 24 heures d'infestation, le temps passé par les femelles de *L. testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre est plus important dans le cas du flux d'air chargé d'odeurs de ces deux variétés que dans le cas du flux d'air pur ($P < 0,05$) (Figures 38 et 42). Ce temps est de 116,25 secondes en présence de la source d'odeur et de 103,70 secondes en situation d'air pur pour les cas de la variété **Kondor** et de 125,35 secondes lorsque les femelles parasitoïdes sont soumises à l'odeur de la variété **Spunta** après 24 heures d'infestation contre 113,25 secondes en situation d'air pur.

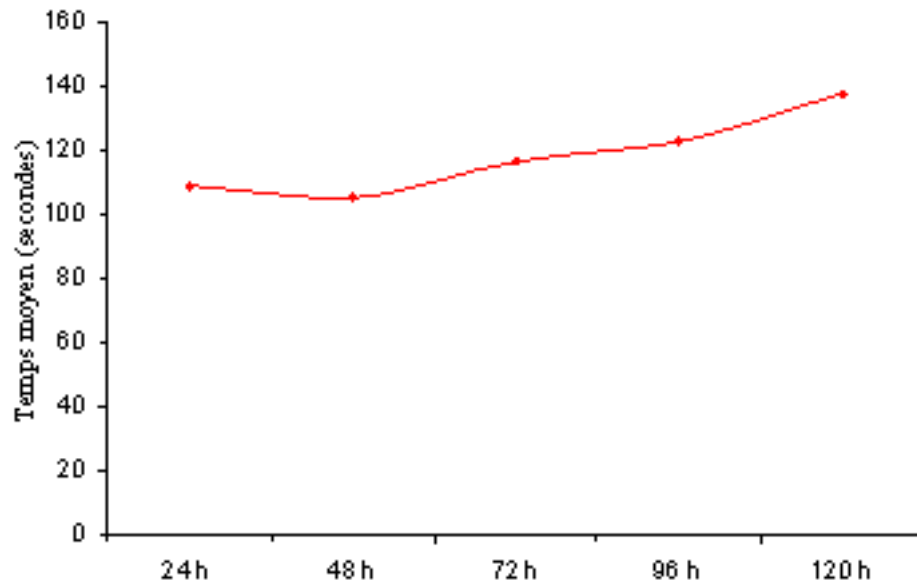


Figure 33 : Evolution du temps moyen passé par *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Arinda** à l'état infestée.

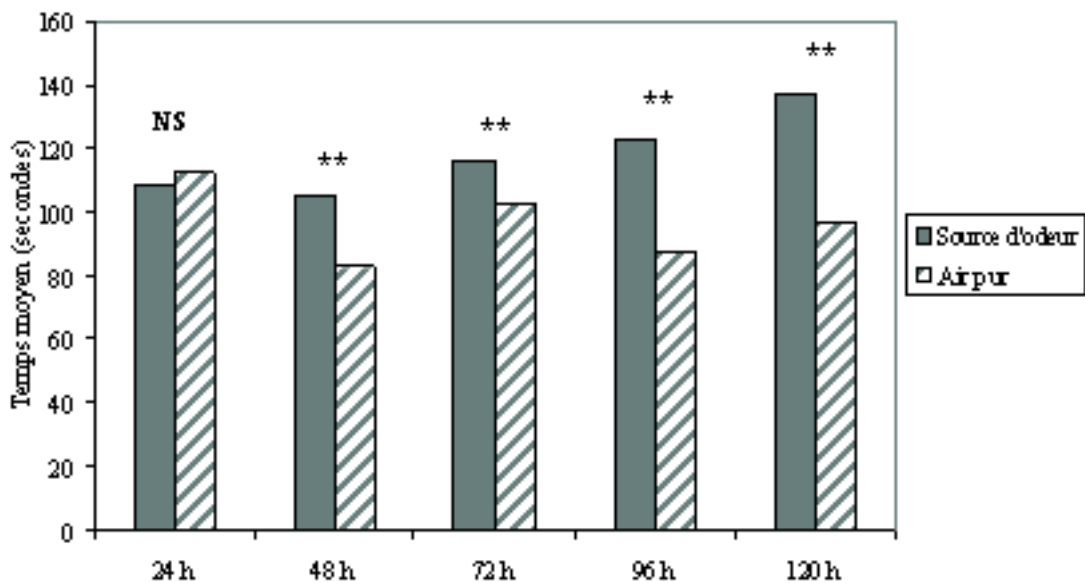


Figure 34 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Arinda** après 24, 48, 72, 96 et enfin 120 heures d'infestation. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

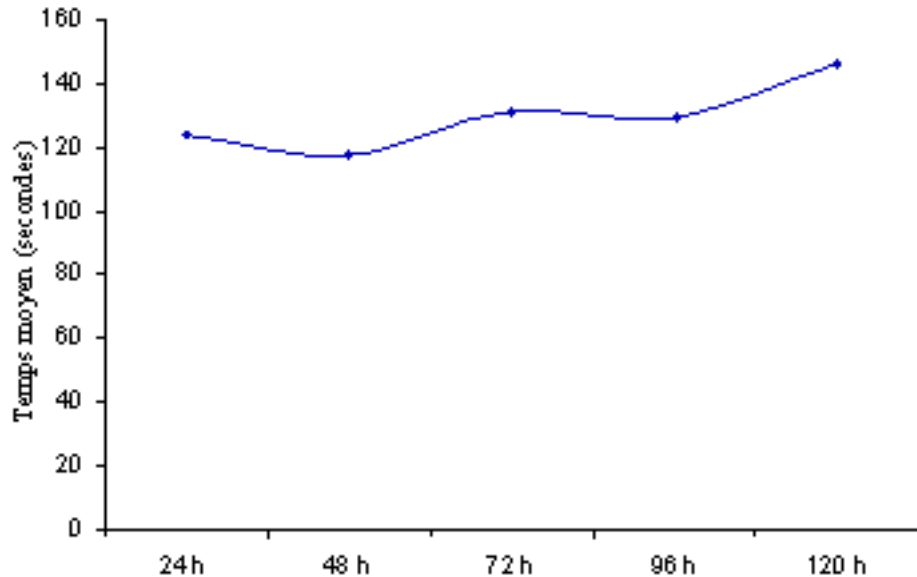


Figure 35 : Evolution du temps moyen passé par *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Désirée** à l'état infestée.

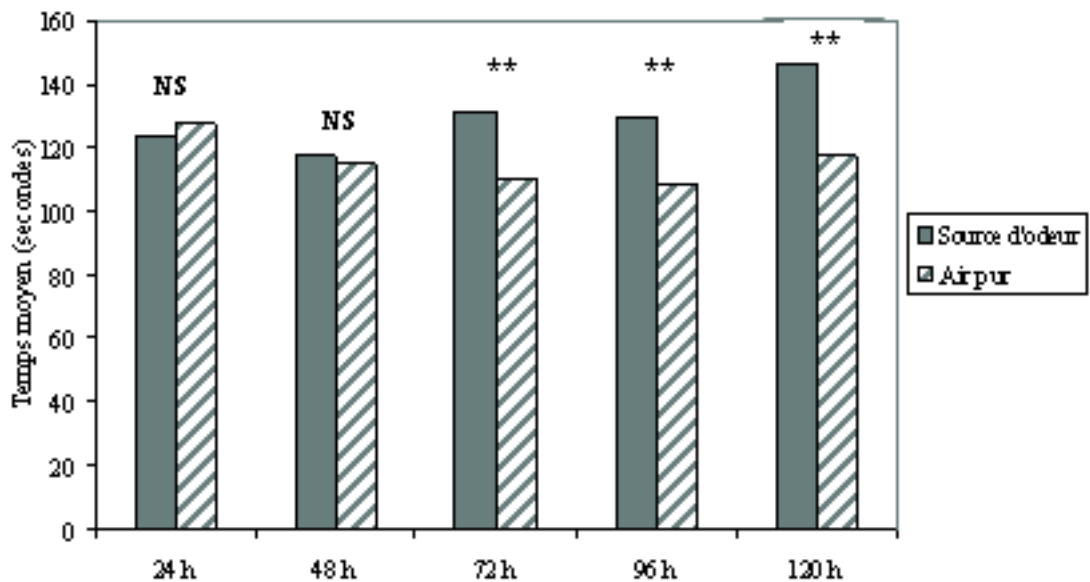


Figure 36 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Désirée** après 24, 48, 72, 96 et enfin 120 heures d'infestation. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

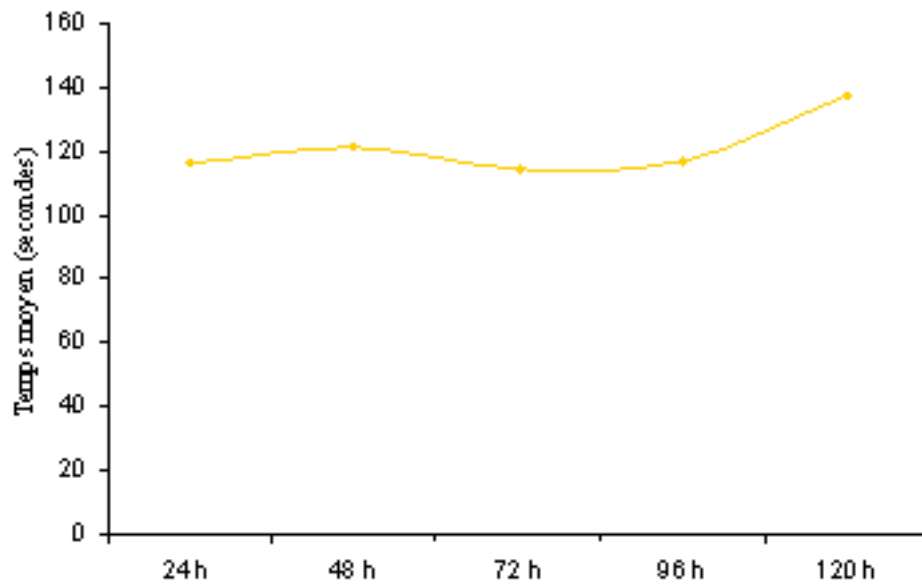


Figure 37 : Evolution du temps moyen passé par *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Kondor** à l'état infestée.

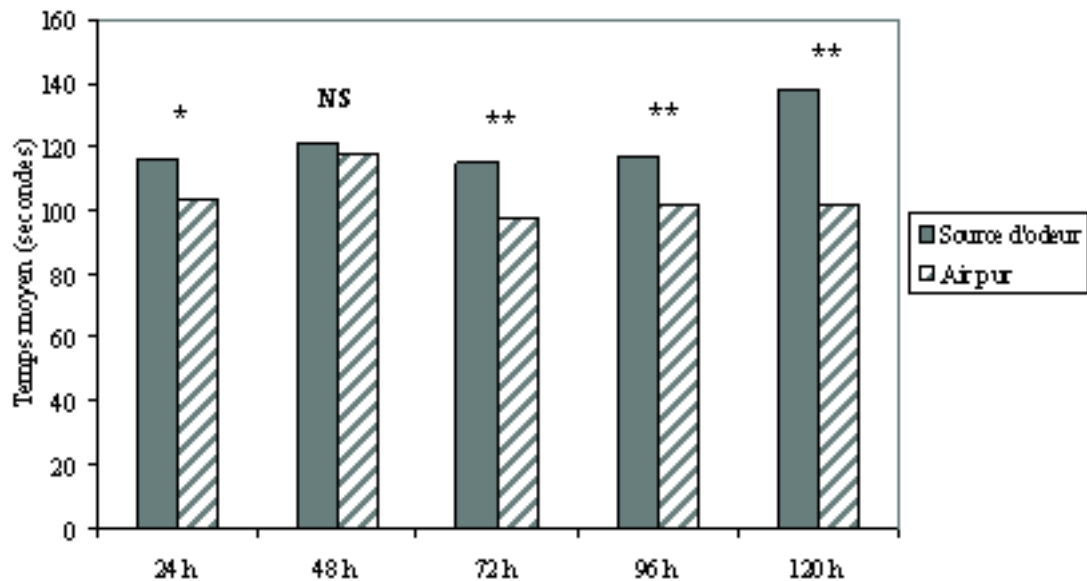


Figure 38 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Kondor** après 24, 48, 72, 96 et enfin 120 heures d'infestation. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

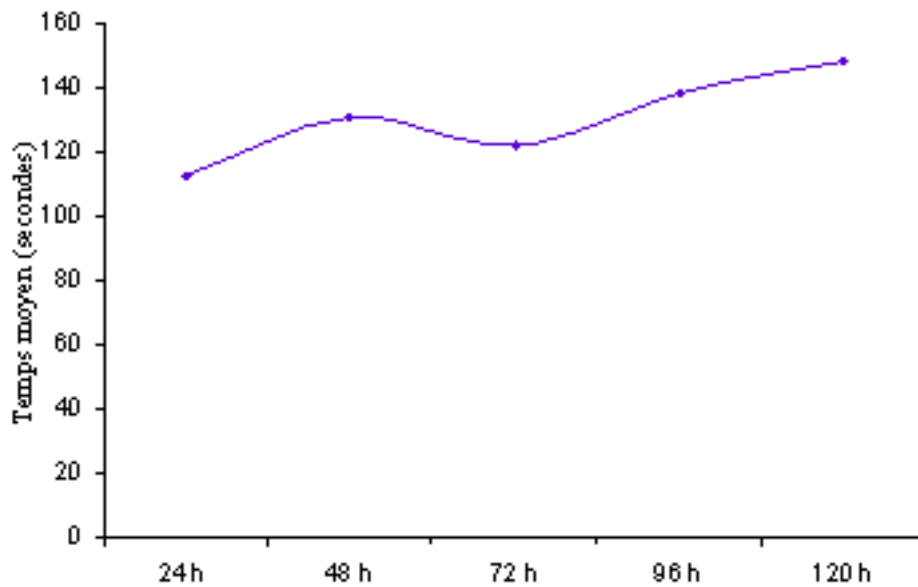


Figure 39 : Evolution du temps moyen passé par *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Obelix** à l'état infestée.

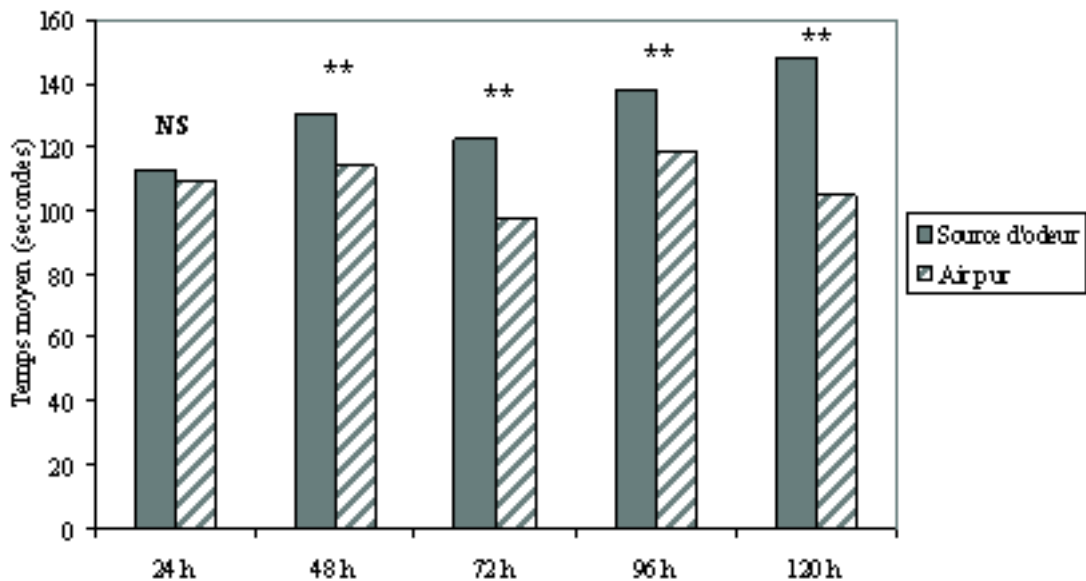


Figure 40 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Obelix** après 24, 48, 72, 96 et enfin 120 heures d'infestation. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

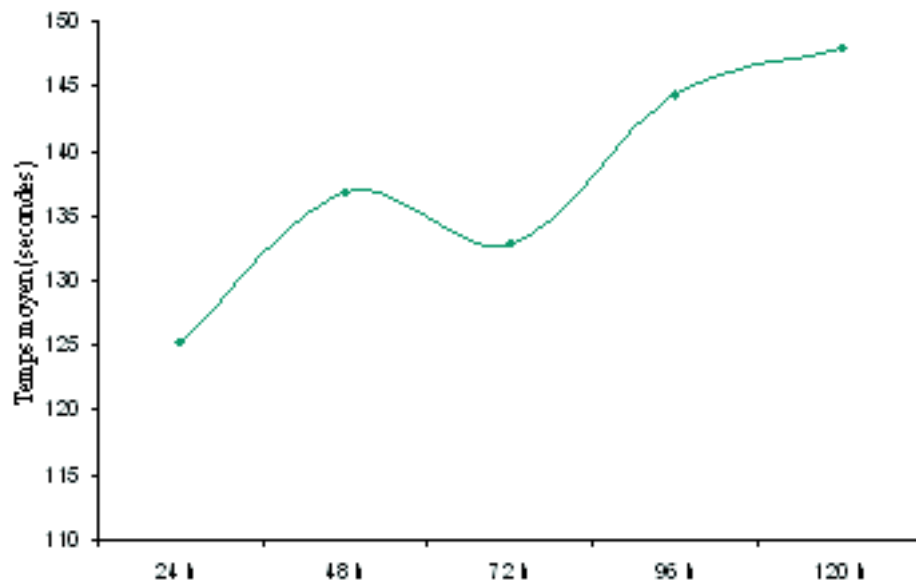


Figure 41 : Evolution du temps moyen passé par *Lysiphlebus testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Spunta** à l'état infestée.

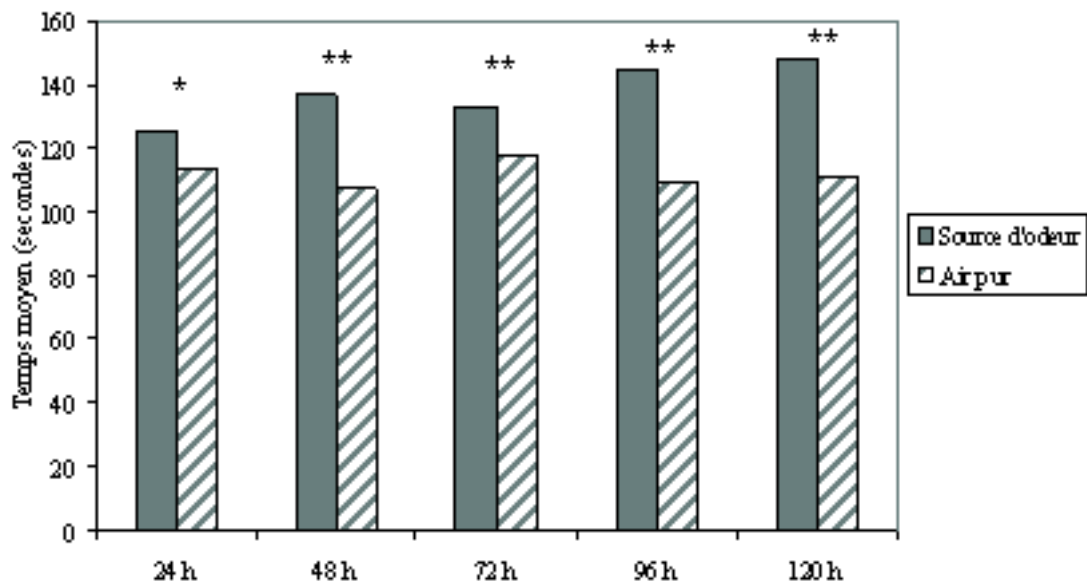


Figure 42 : Temps moyen passé dans la 6^{ème} case par les femelles de *Lysiphlebus testaceipes* en présence d'un flux d'air pur et d'un flux d'air contenant l'odeur de la variété **Spunta** après 24, 48, 72, 96 et enfin 120 heures d'infestation. *, **, NS; respectivement différence significative à $P = 0,05$, $0,001$ et non significative.

Chapitre IV- Discussions

4.1- Influence de la plante sur le comportement de recherche de l'hôte par *L. testaceipes*

Lorsqu'elles sont soumises au flux d'air pur, en dehors de tous stimulus, les femelles du parasitoïde réagissent en se déplaçant dans le tube olfactométrique. Mais l'air chargé par l'une des sources d'odeurs testées augmente leur activité locomotrice.

Après une période d'adaptation, la majorité des femelles de *L. testaceipes* testées réagissent positivement au flux d'air pur. Leur comportement locomoteur se compose de phases de marche lente et sinueuse pendant lesquelles les antennes explorent toute la surface du tube olfactométrique. Ces phases d'activité sont entrecoupées irrégulièrement de phases d'immobilisation de durées variables, généralement très courtes. Durant ces phases d'immobilité, les antennes sont soit au repos (immobiles), soit dressées et frémissantes.

Durant les 10 minutes d'observation réservées à chaque test, il est remarqué que les femelles du parasitoïde parcourent plusieurs fois toute la longueur du tube et changent fréquemment de direction mais ne montrent pas une préférence pour l'une des cases de l'olfactomètre. D'après van Baaren (1994), ce comportement permet une recherche active de l'hôte en favorisant la rencontre et la perception des courants d'air chargés d'informations et qui peuvent être utiles pour la découverte de l'hôte.

Après leur introduction dans le tube olfactométrique, certaines femelles marchent en frappant d'une façon intermittente la paroi de ce dernier par leurs antennes et s'immobilisent assez rapidement, elles peuvent demeurer immobiles durant presque toute la durée du test. Leurs antennes restent au repos, mais se relèvent et frémissent régulièrement, sans pour autant induire la mobilité. Ces longues phases de repos sont parfois entrecoupées d'une nouvelle phase de marche sur seulement quelques cases.

En générale, les femelles de *L. testaceipes* soumises à un stimulus odorant commencent tout d'abord par être attirées mais elles ont ensuite tendance à parcourir le tube sur toute sa longueur. Quelques secondes après la modification du flux d'air, ces femelles manifestent une intense activité : elles dressent les antennes et les maintiennent frémissantes, puis elles se dirigent vers la source d'odeur avec une marche très sinueuse. Elles parcourent le tube en explorant toute sa surface de leurs antennes et en revenant fréquemment en arrière sur une ou deux cases seulement. Au fur et à mesure que les dix minutes s'écoulent, les changements de directions se font plus fréquents, surtout au centre du tube. C'est pourquoi le diagramme de nombre moyen de passages par case (Annexe 01, 02, 03, 04, 05, 06, 07 et 08) a une forme en cloche avec un maximum de passages dans les cases centrales (C3 et C4).

Bien qu'il y ait des variations entre les femelles testées, le temps passé dans les premières cases de l'olfactomètre (C1 et C2) se situe surtout au début des 10 minutes du test et presque toutes les femelles terminent leur parcours plutôt dans les dernières cases (C5 et C6). Ce parcours est particulièrement net pour l'odeur de la variété **Obelix** infestées où 13 femelles sur les vingt testées parviennent à l'extrémité (C6), les 07 autres étant dans les autres parties du tube olfactométrique. Dans le cas de l'odeur des pucerons non

stressés prélevés de cette même variété, 11 femelles sur 20 ont terminé leur parcours dans la dernière case de l'olfactomètre.

4.1.1- Plantes saines

Vinson et Williams (1991) notent que pendant la recherche de l'habitat de l'hôte, les insectes parasitoïdes peuvent être sensibles à des produits volatils provenant des plantes à l'état sain. Dans cette étude, seuls les flux d'air chargés d'odeurs des variétés **Arinda** et **Spunta** ont provoqué chez les femelles de *L. testaceipes*, un passage de temps significativement plus important dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par rapport à la situation de flux d'air pur. Les odeurs des 3 autres variétés n'ont pas attiré les femelles mais elles ont stimulé leur activité locomotrice. *L. testaceipes* a montré des déplacements orientés vers la source odorante mais le temps que les femelles de ce parasitoïde ont passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre n'était pas significativement plus long que celui passé dans le cas de l'air pur. Ces résultats confirment très clairement ceux obtenus précédemment par Bahadoorsingh et Khan (2006).

La faible réponse des femelles aux odeurs émanant des variétés **Désirée**, **Kondor** et **Obelix** à l'état sain, indique que ces dernières ont un effet limité sur le comportement de recherche de l'habitat de l'hôte par *L. testaceipes*. Ce résultat est soutenu par ceux d'Obata (1986) qui a montré que *Harmonia axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae) est plus attirée par les plantes infestées par rapport à celles saines lorsque celles-ci sont placées dans des sacs en polyéthylène, transparents et ouverts. Par contre, cet auteur n'a pas remarqué de différence significative entre l'attractivité exercée sur le prédateur par des plantes infestées et des plantes non infestées lorsque celles-ci sont placées dans des sacs fermés. Obata a conclu que les odeurs émises par les plantes infestées sont les stimuli responsables de l'attraction du prédateur et non pas l'aspect morphologique de la plante.

Beaucoup d'autres auteurs ont remarqué que les plantes non infestées ne sont pas une source d'allélochimiques utiles pour les insectes carnivores dans leur comportement de recherche d'hôte ou de proie. En effet, Reed *et al.* (1995) ont démontré que le parasitoïde des pucerons *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera : Aphidiidae), n'est pas attiré par les odeurs des feuilles de Brassicaceae non infestées. De leur part Ninkovic *et al.* (2001), ont noté la réponse négative de *C. septempunctata* aux composés volatils émis par les plants d'orge non infestées. Ce prédateur a cependant réagi aux substances volatiles du puceron *R. padi* et à celles d'orge infestée.

La réponse positive des femelles de *L. testaceipes* aux odeurs des variétés **Arinda** et **Spunta** non infestées est difficile à interpréter. Il se peut que des blessures d'ordre mécanique lors des manipulations aient provoqué une émission de certains signaux chimiques par ces variétés. Il est à noter que la pomme de terre est revêtue par deux types de poils glandulaires. Ceux de type 'A' sont assez court et se terminent par une tête quadrilobée qui se casse facilement en laissant s'écouler certaines sécrétions (Bonierbale *et al.*, 1994). Le stress de la plante par le changement brusque d'environnement peut aussi avoir des répercussions importantes sur la réaction défensive de la plante.

A l'exception de la variété **Arinda**, les odeurs des autres variétés de pomme de terre à l'état sain ont stimulé l'activité locomotrice des femelles parasitoïdes. Elles augmentent ainsi leur probabilité de rencontre avec l'hôte (van Baaren et Nénon, 1996). Cependant comme il a été souligné par Vet et Dicke (1992), la pertinence d'un stimulus olfactif dépend de sa valeur indicatrice, de la présence de l'hôte et de son identité. Dans le présent

travail, les informations chimiques issues des plantes saines n'ont donc qu'une très faible valeur indicatrice. Cela suggère que la défense extrinsèque exprimée par les variétés testées à l'état sain, par le biais de la production des substances chimiques attractives est relativement faible. En outre, son niveau varie selon les 5 variétés testées et c'est ainsi que vient la variété **Obelix** en premier, suivie d'**Arinda**, ensuite les variétés **Spunta**, **Kondor** et **Désirée** (Figure 14).

4.1.2- Plantes infestées

En comparaison avec celles des plantes saines, les odeurs des plantes infestées augmentent d'une façon significative l'attractivité et l'activité locomotrice de *L. testaceipes*. Ce résultat confirme très clairement ceux obtenus précédemment par Salto (1989). En effet, cet auteur a démontré que les femelles de *L. testaceipes* ne réagissent pas aux odeurs des plants de sorgo à l'état sain et réagissent aux odeurs des plants de sorgo infestés par les larves du puceron *Schizaphis graminum* Rondani. Cet auteur a donc conclu que l'interaction entre le puceron et la plante est nécessaire pour déclencher le comportement de recherche du parasitoïde.

Les femelles parasitoïdes testées remontent et d'une façon dirigée le courant d'air chargé d'odeur jusqu'à la 6^{ème} case de l'olfactomètre où elles passent significativement plus de temps par rapport à la situation de l'air pur. De tels déplacements orientés vers une source odorante ont été rapportés chez d'autres parasitoïdes dans un olfactomètre similaire (van Baaren, 1994) ou bien différents (Turlings *et al.*, 1990 ; Reed *et al.*, 1995 ; Francis *et al.*, 2005 ; Bahadoorsingh et Khan, 2006).

Les résultats de van Baaren (1994) ont montré que seules les odeurs des plantes infestées sont attractives pour les femelles du parasitoïde *E. lopezi*. Les odeurs des plantes saines ainsi que celles des cochenilles seules n'ont pas été attractives.

De même Turlings *et al.* (1990 et 1995) ont démontré en olfactomètre à quatre voies que le parasitoïde *C. glomerata* n'est pas attiré aux odeurs des larves de *S. exigua* eux-mêmes, mais aux volatils émis par les plants des maïs infestés par ces larves. Les mêmes résultats ont été obtenus par Reed *et al.*, (1995).

En utilisant le même type d'olfactomètre (à quatre voie) pour étudier l'effet de trois espèces végétales (*Vicia fabae*, *Brassicae napus* et *Sinapis alba*) infestées par trois espèces de pucerons (*Myzus persicae*, *Acyrtosiphm pisum* et *Brevicoryne brassicae*) sur le comportement de recherche d'*Adalia bipunctata* (Coleoptera : Coccinellidae), Francis *et al.*, (2005) ont remarqué que quelque soit la combinaison plante-puceron testées, *A. bipunctata* est attirée par les odeurs des plantes infestées.

Dans un autre travail qui a traité le rôle des terpènes émis par la pomme de terre infestée par *M. persicae* sur le comportement de recherche d'*Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae), Francis *et al.* (2005) ont montré que ce prédateur est plus attiré par les odeurs des plantes infestées que par celles des plantes non infestées. En moyenne, 48,9 œufs sont pondus par ce prédateur sur les plants de pomme de terre infestés, alors que sur les plants sains aucune ponte n'a été décelée.

Beaucoup d'autres exemples ont révélé que les plantes à l'état infesté sont une source importante des signaux chimiques bénéfiques pour les insectes carnivores, dans leur comportement de recherche de l'hôte ou de la proie. Guerrieri *et al.* (1999) ont remarqué que le comportement de recherche d'*Aphidius ervi* (Hymenoptera : Aphidiidae) est influencé par les allélochimiques émis par les plantes infestées par les pucerons. Les mêmes auteurs

ont ajouté que l'émission de ces volatils dépend du seuil d'infestation et de la durée de l'activité nutritionnelle des pucerons. Dans le présent travail, Les plantes infestées avec 40 larves de *M. persicae*, 3 jours avant l'expérience, ont certainement augmenté leur production en substances volatiles en réponse à cette infestation, ce qui s'est traduit par une forte attraction des femelles de *L. testaceipes*. Les résultats obtenus indiquent également que ces plantes infestées sont significativement plus attractives que les plantes saines ou même les pucerons non stressés. Ce résultat montre que la principale source d'attraction de *L. testaceipes* provient de l'association pomme de terre – *M. persicae*. Un résultat comparable a été rapporté à plusieurs reprises dans le cadre des interactions tritrophiques. Ainsi, les 6 espèces de parasitoïdes du genre *Aphidius* testées par Wickremasinghe et van Emden (1992) ont montré une préférence pour l'odeur du complexe plante hôte infestée de pucerons.

Dans une étude sur la médiation olfactive entre *Citrus aurantium*, *Toxoptera citricida* et *Lysiphlebus testaceipes*, Bahadoorsingh et Khan (2006) ont remarqué que les composés organiques émis par le complexe citronnier - puceron agissent comme des sémiouchimiques dans cette interaction tritrophique. Ces auteurs ont suggéré que l'émission de ces substances est incitée par l'effet nutritionnel des pucerons.

De même, Geervliet *et al.* (1994) ont noté que le parasitoïde spécialiste *Cotesia rubecula* Marshall (Hymenoptera : Braconidae) est guidé vers l'habitat de son hôte essentiellement par des composés chimiques émanant de la plante hôte infestée par les chenilles de *Pieris rapae* L. (Lepidoptera : Pieridae). Les mêmes résultats ont été obtenus par Ninkovic *et al.* (2001) dans leur étude de l'interaction orge – *Rhopalosiphum padi* – *Coccinella septempunctata*. Les expérimentations olfactométriques menées par ces auteurs ont montré que la coccinelle est plus attirée par les volatils émis par des plantes infestées par des pucerons que par ceux émis par des plantes saines, des plantes préalablement infestées ou encore par les volatils émis par les pucerons.

En utilisant des tests de choix simples et doubles dans un tunnel de vol, Turlings *et al.* (1991a) ont remarqué que les plants de maïs infestés par les larves de *Spodoptera exigua* (Lepidoptera : Noctuidae), sont la principale source d'allélochimiques attractifs pour les femelles de *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera : Braconidae). Ils ont aussi souligné que *C. marginiventris* vole vers et atterrit sur des plantes saines. Mais, la moindre blessure augmenterait la réponse, et le parasitoïde volerait directement vers les sites endommagés. Ils ont conclu que les plantes sont la principale source des volatils synomones qui, non seulement dirigent le parasitoïde vers l'habitat de son hôte, mais aussi vers l'emplacement exacte de ce dernier. Turlings *et al.* (1991b) ont isolé et identifié ces allélochimiques qui ont attiré *C. marginiventris* au microhabitat de son hôte. L'analyse a révélé la présence consistante de 11 composés : (Z)-3-hexanal, (E)-2-hexanal, (Z)-3-hexen-1-ol, (Z)-3-hexen-1-yl acetate, linalool, (3E)-4,8-dimethyl-1,3,7 nonatriene, indol, à-trans-bergamotene, (E)-farnesene, (E)-nerolidol et (3E,7E)-4,8,12-trimethyl-1,3,7,11-tridecatetraene. D'après Turlings et ses coéquipiers, la plupart de ces composés sont émis par des feuilles endommagées et qu'aucun d'eux n'est produit par les larves du ravageur. Ils ont donc conclu que les plantes endommagées sont significativement plus attractives au parasitoïde que l'hôte lui-même.

Comparativement aux autres sources d'odeurs testées, la forte attraction des femelles de *L. testaceipes* aux signaux émanant des plantes infestées est très probablement liée aux effets antixénotiques de la résistance.

D'après Petterson *et al.* (1996), la plante, subissant un stress peut développer des propriétés antixénotiques qui l'aident à se défendre contre les attaques des ravageurs,

y compris les pathogènes. La production de substances volatiles attractives pour le parasitoïde, ennemi naturel du ravageur, constitue un des mécanismes de défense antixénotique de la plante suite à l'attaque du phytophage (Storer et van Emden, 1995).

De même, Sauge (1999), note que les facteurs de résistance chez les plantes ne sont pas tous constitutifs. Un certain nombre de réactions de défenses sont inductibles. Dans cette étude, l'effet d'une infestation par des larves de *M. persicae* sur l'expression de la résistance chez la pomme de terre est nettement marqué chez les 5 variétés testées. En effet, les flux d'air chargés d'odeurs de ces 5 variétés à l'état infesté ont provoqué chez les femelles de *L. testaceipes*, un passage de temps significativement plus important dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par rapport à la situation de flux d'air pur.

D'après Dicke *et al.* (1990) ; Turlings *et al.* (1990) ; Takabayashi *et al.* (1994) ; Paré et Tumlinson (1999) ; Turlings et Wäkers (2004), les dommages causés par l'insecte phytophage augmentent énormément l'émission des substances allélochimiques par les plantes. Dans cette étude, l'émission des composés volatils par les 5 variétés de pomme de terre testées semble augmenter avec l'activité nutritionnelle des larves de *M. persicae*. Ainsi, l'infestation par les pucerons a renforcé les défenses extrinsèques de ces variétés. Par conséquence, ces dernières sont devenues plus attractives aux femelles de *L. testaceipes*.

Dans ce sens, Storer et van Emden (1995) ; Petterson *et al.* (1996); Saljoqi *et al.* (2003) ont signalé que le niveau de résistance antixénotique de la plante peut influencer la qualité et la quantité des synomones émises. De leur part, Saljoqi *et al.*, (2003) ont signalé que des volatils répulsifs émis par des cultivars résistants et sensibles de pomme de terre influence le comportement de *M. persicae*. De même, Gibson (1971) ; Gibson (1976) ; Russel (1978) ont confirmé le rôle des trichomes glandulaires comme agent de la non préférence. Ces trichomes caractéristiques de la pomme de terre sont la source de plusieurs composés volatils impliqués dans la résistance variétale de cette plante aux insectes. En effet, Gibson et Pickett (1983) ont mis en évidence le rôle des trichomes de type 'B' dans l'émission de la (*E*)- β -farnesene, le composé clé de la phéromone d'alarme des pucerons et dont l'effet attractif pour les insectes parasitoïdes et prédateurs a été démontré par plusieurs auteurs (Du *et al.*, 1998 ; Francis *et al.*, 2004).

Storer et van Emden (1995) ont quantifié l'effet d'antixénose exprimé par différents cultivars de Chrysanthème vis-à-vis du puceron *Aphis gossypii* Glover. Ils ont pu démontrer que cet effet varie en fonction des cultivars testés et que l'aphide répond différemment aux odeurs provenant des différents cultivars. Les cinq variétés de pomme de terre testées dans le présent travail et qui sont caractérisées par différents degrés de résistance vis-à-vis de *M. persicae* (Rouabah, 2003), ont probablement un spectre d'odeurs différent tant d'un point de vue qualitatif que quantitatif. Ainsi, les femelles de *L. testaceipes* semblent utiliser ces différences entre les odeurs émises par les différentes variétés infestées et se dirige d'avantage vers les variétés **Arinda**, **Obélix** et **Désirée** ensuite vers la variété **Kondor** et enfin **Spunta** (Figure 17).

La différence de concentration d'un même composé peut, en effet, induire des réponses différentes chez le même organisme (Geervliet *et al.*, 1994). De telles différences du spectre d'odeurs émis par des espèces et des variétés de plantes attaquées par le même herbivore ont été rapportées dans plusieurs systèmes tritrophiques. C'est le cas par exemple des cultivars d'Asclépias infestés par la même espèce de puceron *Aphis nerii* et le parasitoïde *L. testaceipes* (Helms *et al.*, 2004), des espèces d'Ombellifères (*Pastinaca sativa*, *Heracleum sphondylium* et *H. mantegazzianum*) attaquées par *Depressaria pastinacella* (Lepidoptera : Oecophoridae) et le parasitoïde polyembryonique *Copidosoma sosares* (Ode *et al.*, 2004)

et des deux Brassicaceae (*Brassicae napus* et *Sinapis alba*) infestées par *M. persicae* et la coccinelle prédatrice *Adalia bipunctata* (Francis *et al.*, 2000).

L'émission de composés organiques volatils par les plantes infestées peut être spécifique à l'interaction plante hôte / herbivore (Turlings *et al.*, 1993 ; Dicke, 1994 ; Takabayashi *et al.*, 1995). *L. testaceipes* parasitoïde du puceron vert du pêcher, lui même ravageur de la pomme de terre a montré une préférence pour les variétés **Arinda**, **Désirée** et **Kondor** (Figure 17). Il est possible que les spectres d'odeurs de ces trois variétés soient proches ou comportent en communs certains composés actifs. Des analyses chimiques en chromatographie pourraient permettre de préciser certaines de ces hypothèses.

4.1.3- Plantes préalablement infestées

A l'exception de la variété **Spunta**, toutes les autres variétés ont maintenu leur effet attractif vis-à-vis des femelles parasitoïdes et cela malgré l'élimination des pucerons et le lavage des feuilles avec de l'eau distillée. A travers ces résultats, il est clair que le comportement de recherche de *L. testaceipes* est influencé par les substances volatiles émises par la plante infestée et non pas par celles des pucerons. Des résultats similaires ont été obtenu par Steinberg *et al.*, (1993), qui ont constaté que les plants de chou infestés par les larves de *Pieris brassicae* commencent à produire des allélochimiques volatils dont le rôle est très important dans la localisation de l'hôte à distance plus ou moins longue par *C. glomerata*. Ces auteurs ont démontré que les plantes infestées demeurent attractives pour ce parasitoïde, pour au moins plusieurs heures après que les larves de *P. brassicae* ont été éliminées. Steinberg et ses coéquipiers ont conclu pour *C. glomerata*, les substances allélochimiques du deuxième niveau trophique (*P. brassicae*) sont moins importantes dans la localisation de l'hôte à longue distance, par rapport à celles du premier niveau trophique (le chou).

De même Ninkovic *et al.* (2001) et Ninkovic (2002) ont souligné dans leurs études que le comportement de recherche de *C. septempunctata* est influencé par les composés volatils émis par les plants d'orge infestés et non pas par ceux émis par le puceron *Rhopalosiphum padi*, du fait que l'attractivité de ces plantes reste significative même après que les pucerons ont été retirés et que les feuilles des plantes ont été lavées.

L'analyse de la variance a fait ressortir une différence entre les degrés d'attractivités des 5 variétés préalablement infestées. Les résultats de cette analyse ont permis de classer les variétés en 4 groupes (Tableau 10). Les variétés **Kondor** et **Arinda** sont les plus attractives pour les femelles de *L. testaceipes*. Dans le cas des odeurs de la variété **Spunta** et d'un degré moindre la variété **Désirée**, il est enregistré le plus faible degré d'attraction à l'égard des femelles parasitoïdes. La variété **Obelix** préalablement infestée semble être moyennement attractive vis-à-vis des femelles de *L. testaceipes* (Figure 20).

4.1.4- Pucerons non stressés

Une fois l'habitat de l'hôte localisé, les femelles parasitoïdes doivent y trouver l'hôte lui-même. Pour cela, elles peuvent percevoir des substances allélochimiques que ce dernier produit : fèces, phéromones, sécrétions de défense ou sécrétions liées à leur alimentation (Vinson, 1998). Les résultats du présent travail montrent qu'à l'exception des pucerons élevés sur la variété **Kondor**, les odeurs des pucerons élevés sur les 4 autres variétés attirent les femelles du parasitoïde et engendrent chez elles un passage de temps plus long près de la source d'odeurs (C6) comparativement à la situation de l'air pur. De même, le

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

comportement locomoteur de ces femelles est fortement stimulé par rapport à la situation de l'air pur. Ce résultat est en concordance avec celui de Bahadoorsingh et Khan (2006). Ces derniers ont démontré en utilisant un olfactomètre en Y que *L. testaceipes* répond positivement aux odeurs émanant de son hôte, le puceron *Toxoptera citricidae* élevé sur *Citrus aurantium*. Bahadoorsingh et Khan ont également souligné qu'en situation de choix, bien que le parasitoïde préfère l'odeur des plantes infestées par rapport à celles des pucerons, la différence d'attractivité n'était pas significative. Ils ont conclu, que *L. testaceipes* est attiré aussi bien aux volatils émanant des plantes infestées qu'à ceux émanant des pucerons.

Par ailleurs, Zhang et al. (1998) cités Bahadoorsingh et Khan (2006) ont remarqué que les odeurs émanant de l'hôte seul ne sont pas attractives à l'égard de *Lysiphlebus fabarum*. De même, Du et al. (1996) ont remarqué le même comportement chez *A. ervi*. Ce dernier est peu attiré par les odeurs produites par les pucerons hôtes en absence de la plante.

Turlings et al., (1990) ont démontré en utilisant un olfactomètre à quatre voies que le parasitoïde *C. glomerata* n'est pas attiré aux odeurs des larves de *S. exigua* seules. Les mêmes résultats ont été obtenus par Reed et al., (1995).

En évaluant l'effet des volatils émanant des pucerons seuls sur le comportement de recherche d'*A. bipunctata*, Francis et al. (2004) signale que ce prédateur polyphage de pucerons, ne répond pas d'une façon systémique aux volatils émis par plusieurs de ses proies potentielles.

D'après Ninkovic et al., (2001), il est probable que les pucerons émettent des substances kairomonales seulement en s'alimentant. Dans leur étude sur l'influence des volatils émis par le complexe « orge-pucerons » sur le comportement de recherche de *C. septumpunctata*, ces auteurs ont démontré que les adultes de ce prédateur ne répondent pas aux odeurs des pucerons seuls. Leur interprétation à ce résultat était : soit les adultes de *C. septumpunctata* ne sont pas réceptifs aux volatils émis par les pucerons ou bien, ils sont réceptifs à ces volatils seulement à une distance plus courte par rapport à d'autres stimuli. Ninkovic et les autres ont appuyé leur interprétation par les résultats obtenus par Nakamuta (1984) ; Stubbs (1980) cités par Ninkovic et al., (2001) qui ont suggéré que *C. septumpunctata* peut détecter les pucerons à courte distance visuellement.

Deux hypothèses pourraient expliquer la réponse positive de *L. testaceipes* aux odeurs émanant de *M. persicae* : il se peut que les substances émis par les pucerons présentent effectivement un effet informatif pour *L. testaceipes*. Selon Fauvergue cité par Lombaert (2001), *L. testaceipes* pourrait bien utiliser les informations issues de son hôte. Le miellat, par exemple constitue une source d'informations qui présente de nombreux avantages (fiabilité, contact physique direct avec le parasitoïde, etc.). Grasswitz et Paine (1993) ont en effet, démontré que le miellat provoque une forte réponse innée chez *L. testaceipes*. Cependant, bien que, les volatils émis par le miellat des pucerons peuvent agir comme attractants, cela peut toujours être insuffisant pour éliciter une réponse de *L. testaceipes* puisque les odeurs de l'herbivore seul sont trop faibles (Scascighini et al., 2005 cités par Bahadoorsingh et Khan, 2006). L'hypothèse alternative est que la réponse positive de *L. testaceipes* aux stimuli olfactifs émanant des pucerons pourrait être due à des substances volatiles produites par la plante-hôte infestées et non pas par les pucerons seules. En effet, les pucerons sont prélevés sur le plant infesté, seulement 20 minutes avant le début de l'expérience. Cette durée de 20 mn n'est peut être pas suffisante pour permettre aux composés provenant de la plante infestée de se dissiper et les pucerons continuent à émettre des odeurs de la plante infestée. Read et al., (1970) cités par Girling et al., (2006) rapportent un résultat similaire ; ils ont démontré que les femelles de *Diaretiella rapae*

répondent à l'odeur des pucerons du chou *Brevicoryne brassicae* récemment prélevés sur les plantes (15 mn avant l'expérience) mais ne réagissent pas à l'odeur des pucerons prélevés sur la plante infestée 24 h avant l'expérience. Les kairomones issues des pucerons semblent être utilisées essentiellement à courte distance après que le parasitoïde ait localisé l'habitat de l'hôte. van den Meiracker et al., (1990) ont démontré en effet, que *Diomus* sp. et *Exochomus* sp. réagissent aux kairomones provenant de leur proie, la cochenille *P. manihoti* et passent significativement plus de temps à chercher sur des feuilles de manioc portant des sécrétions cireuses de la cochenille que sur des feuilles saines.

D'après Takabayashi *et al.*, (1994), la qualité et la quantité des kairomones émanant des sécrétions de l'hôte et de son miellat sont variables selon l'espèce de la plante-hôte et au sein d'une même espèce végétale selon la variété. Les résultats obtenus dans ce travail montrent que les femelles de *L. Testaceipes* ont présenté le même niveau d'attractivité à l'égard des odeurs émanant de pucerons élevés sur les variétés **Arinda**, **Désirée**, **Obelix** et **Spunta** (Figure 23). Les femelles du parasitoïde n'ont pas montré de préférences significatives pour l'un ou l'autre des pucerons élevés sur ces quatre variétés. Ainsi, il est possible que l'effet de ces variétés-hôtes sur les spectres d'odeurs émises par les pucerons soit insignifiant. L'odeur des pucerons élevés sur la variété **Kondor** demeure la plus attractive pour les femelles de *L. testaceipes*. Ces dernières ont passé 139,55 secondes dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre (Tableau 12).

4.1.5- Pucerons stressés

Lorsqu'elles sont soumises aux odeurs émanant des individus de *M. persicae* en état de stress, les femelles du *L. testaceipes* réagissent positivement. Leur activité locomotrice s'accroît fortement, ce qui se traduit par un déplacement à contre courant jusqu'à l'extrémité en amont du tube olfactométrique où elles passent beaucoup plus de temps par rapport à la situation de l'air pur. Des résultats similaires ont été obtenus par Francis *et al.* (2004). Ces auteurs ont constaté qu'*A. bipunctata* est attiré par les odeurs de *M. persicae* et d'*A. pisum* écrasés, alors que les odeurs de ces deux pucerons à l'état normal n'ont exercé aucun effet sur les adultes de la coccinelle. Il a été suggéré que les pucerons écrasés émis beaucoup plus de volatils. Ainsi, la quantité des substances émises était suffisante pour être perçues par le prédateur. Dans cette étude, la forte attraction des femelles de *L. testaceipes* à l'égard des odeurs émanant des larves de *M. persicae* stressées comparativement à celles des pucerons non stressés semble être liée à une différence d'ordre quantitative.

D'après Dixon (1958) ; Foldi-Hope (1990) cités par Dixon (1998), les pucerons sont capables de se défendre eux-mêmes contre leurs ennemis naturels. En fonction de la taille du parasitoïde ou du prédateur, le puceron essaiera de s'éloigner, quittera la plante ou enduira son agresseur par une sécrétion visqueuse spéciale qu'il exsudera de ses cornicules. La neutralisation de l'attaque du bio-agresseur par les pucerons est souvent accompagnée par l'émission d'une phéromone d'alarme pour avertir les autres individus de la colonie. Les aphides secrètent plusieurs phéromones d'alarmes. Cependant, la plus répandue est la (E)- β -farnesene (Pickett et Griffiths, 1980 cités par Dixon, 1998).

La composition chimique des volatils émis par 23 espèces de pucerons (dont le comportement et l'habitat écologique sont de nature différente) prélevés sur leurs plantes-hôtes naturelles, a été investigué par Francis *et al.*, (2005). L'analyse par spectrophotométrie à phase gazeuse a révélé la présence de 22 composés volatils. Sur ces 22 composés, la (E)- β -farnesene a été identifié comme étant la principale substance (soit seule ou associé à d'autres molécules) chez 16 espèces. Les volatils émis par cinq autres espèces contiennent

également la EBF, mais à de faibles quantités alors que les volatils émis par les deux espèces restantes ne contiennent pas d'EBF.

Le rôle de ces composés, en particulier, la (E)- β -farnesene, comme étant des sémiochimiques a été démontré dans plusieurs études. Les essais effectués par Du *et al.* (1998) dans un tunnel de vol ont fait ressortir l'effet attractif de la (E)- β -farnesene sur le parasitoïde *A. ervi*. De même, Grasswitz et Paine (1992) ont soulevé le rôle des Kairomones secrétés par les cornicules des pucerons dans la stimulation de l'oviposition par les deux braconides, *L. testaceipes* et *A. ervi*.

Le comportement de recherche d'une proie par des prédateurs polyphages appartenant à la famille des Carabidae, était stimulé par l'émission de la (E)- β -farnesene par *Sitobion avenae* (Kirkland *et al.*, 1998 cités par Francis *et al.*, 2004). Les espèces *Pterostichus melanarius* et *Harpalus rufipes* (Carabidae) montrent également une forte sensibilité à ce monoterpène (Kielty *et al.*, 1996).

Francis *et al.* (2004) ont signalé l'effet attractif de la (E)- β -farnesene émise seule par *M. persicae* et *A. pisum* à l'égard *A. bipunctata* et cela quelque soit la plante-hôte sur laquelle, ces pucerons ont été prélevés. Cependant, cette phéromone d'alarme était attractive seulement à une concentration suffisante (plus de 2 μ g). D'après ces auteurs, l'absence d'un effet sémiochimique des odeurs émanant de ces pucerons dans leur état normal semble être due à la faible libération de la (E)- β -farnesene. De plus, l'effet Kairomone de cette phéromone n'était pas systémique.

Les résultats de l'analyse de la variance présentés dans le tableau 14 révèlent que les femelles de *L. testaceipes* présentent une préférence significative pour les odeurs de *M. persicae* stressé et élevé sur la variété **Arinda** (Figure 26). Cependant, les odeurs émanant des pucerons stressés élevés sur la variété **Obelix** ne présentent qu'une faible attractivité à l'égard des femelles de *L. testaceipes*. Le degré d'attraction du parasitoïde par les odeurs des larves de *M. persicae*, prélevées sur les variétés **Désirée** et **Kondor** et stressées est pratiquement le même. L'effet de la variété-hôte sur les spectres d'odeurs émises par les larves de *M. persicae* est dans ce cas significatif.

4.2- Stabilité spatio-temporelle des émissions en volatils par les cinq variétés testées

4.2.1- Régulation spatiale

D'après Turlings et Tumlinson (1992) ; Rose *et al.*, (1996), les composés volatils produits par la plante en réponse aux attaques d'un insecte ravageur ou à toute autre forme de stress sont émis de la partie attaquée, aussi bien que systémiquement par les autres parties saines de la plante. Cette évidence a été obtenue après la comparaison des volatils émis par des feuilles prélevées de plants de maïs sains avec ceux des feuilles saines prélevées de plants infestés.

Dans le présent travail, il est remarqué que les femelles de *L. testaceipes* ne sont pas attirées par les volatils émis par les feuilles de pomme de terre non infestée. En effet, lorsque les femelles parasitoïdes sont placées en présence d'odeurs émanant des feuilles saines des cinq variétés à l'état sain, le temps passé dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre n'était

pas significativement différent de celui observé dans le cas de l'air inodore. Cette réponse négative aux odeurs des feuilles non infestées a été observé également chez d'autres espèces de parasitoïdes (Turlings *et al.*, 1990 ; Turlings et Tumlinson, 1992 ; Guerrieri *et al.*, 1993 ; Potting *et al.*, 1995 ; Du *et al.*, 1996 ; Steidle et Schöller, 1997 ; Neuveu *et al.*, 2002).

Par ailleurs, les résultats obtenus montrent qu'à l'exception de la variété **Arinda**, les odeurs des feuilles infestées, prélevées des plants infestés sont attractives aux femelles de *L. testaceipes*. En comparaison avec le cas de l'air pur, les femelles parasitoïdes ont passé significativement plus de temps dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre en présence d'air chargé d'odeurs des feuilles infestées. Ces dernières ont également induit une différence significative dans l'activité locomotrice des femelles parasitoïdes par rapport au flux d'air inodore.

Il a été remarqué également que les volatils émis par les parties saines des plants infestés sont plus attractifs que ceux émis par les feuilles saines des plants sains. En effet, les odeurs des feuilles saines des variétés **Arinda**, **Désirée** et **Kondor** infestées ont induit une présence plus longue des femelles de *L. testaceipes* dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre par rapport au flux d'air inodore. Les odeurs des feuilles saines des variétés **Obelix** et **Spunta** soumises à une infestation ne montrent aucun effet significatif sur le temps passé par les femelles de *L. testaceipes* dans la dernière case de l'olfactomètre. Ces odeurs sont donc moins attractives aux femelles de *L. testaceipes*. Cette variation de résultats peut être due à la faible masse végétative utilisée dans les essais. Il est probable qu'une masse végétative plus importante produit d'avantage des substances volatiles que les deux feuilles utilisées.

La préférence manifestée par *L. testaceipes* à l'égard des odeurs émises par les feuilles saines des deux variétés **Arinda** et **Kondor** et avec un degré moins important à celle de la variété **Désirée** démontre que l'émission des substances volatiles attractives pour les femelles de *L. testaceipes* n'est pas limitée à seule, la partie infestée du végétale. Ainsi, on peut conclure que les substances volatiles attractives pour ces femelles parasitoïdes sont émises systématiquement par les plants de pomme de terre infestés de *M. persicae*.

L'émission systémique des substances volatiles sous l'effet de l'attaque d'un insecte ravageur a été démontrée pour plusieurs autres espèces végétales : le haricot (*Phaseolus lunatus*) (Dick *et al.*, 1990 ; Heil et Bueno, 2007), le maïs (*Zea mays*) (Turlings et Tumlinson, 1992 ; Potting *et al.*, 1995), le coton (*Gossypium hirsutum*) (Rose *et al.*, 1996 ; Cortesero *et al.*, 1997), la fève (*Vicia faba*) (Guerrieri *et al.*, 1999) et le Navet (*Brassica campestris* L.) (Neuveu *et al.*, 2002).

Dans leur travail sur l'importance des substances allélochimiques dans la localisation de l'hôte par le parasitoïde *Cotesia flavipes* (Hymenoptera : Braconidae), Potting *et al.* (1995) ont signalé que les attaques des insectes ravageurs induisent chez la plante une production systémique des synomones.

Après avoir comparé la composition chimique des signaux volatils émis par des feuilles saines prélevées de plants de maïs sains, des feuilles saines prélevées de plants infestés et des feuilles infestées prélevées de plants infestés, Turlings et Tumlinson (1992) ont pu remarquer l'émission systémique de ces volatils. De même, en étudiant l'émission de ces mêmes composés à partir des feuilles saines prélevées de plants de coton endommagés, Rose *et al.* (1996) sont arrivés aux mêmes constatations. Autrement dit, dès que quelques feuilles de la plante sont endommagées, elles incitent la plante entière à une réaction systémique en réponse à cela.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

L'émission systémique des synomones par les plantes infestées a également été mise en évidence par Neuveu *et al.* (2002). Ces auteurs qui ont travaillé sur *Delia radicum* (Diptera : Anthomyiidae), dont les larves s'attaquent au système racinaire de plusieurs espèces de moutarde et son parasitoïde *Trybliographa rapae* Westwood (Hymenoptera : Figitidae), ont constaté que l'émission des substances volatiles attractives aux femelles de ce parasitoïde n'est pas restreinte aux seules parties endommagées de la plante.

Les résultats obtenus dans le présent travail montrent que la réponse de la pomme de terre infestée par *M. persicae* est systémique chez les variétés, **Arinda**, **Désirée** et **Kondor**. Ce résultat suggère qu'une ou plusieurs substances sont, soient injectées par les pucerons (sécrétions buccales et / ou enzymes salivaires) soit, produites par la plante elle-même localement sur le site d'infestation et qu'elles se sont propagées avec la sève vers toutes les autres parties de la plante qui se sont alors mises à libérer des substances volatiles attractives aux femelles de *L. testaceipes*.

Plusieurs auteurs ont mis en évidence le rôle des substances injectées par les insectes dans les tissus végétaux, comme déclencheurs de la réaction systémique des plantes.

D'après Mattiacci *et al.* (1995), l'émission systémique des substances volatiles en réponse aux attaques des insectes ravageurs est due au contact des tissus végétaux avec une ou plusieurs substances injectées par l'insecte ravageur. Ces auteurs ont impliqué la β -glucosidase dans l'incitation de la réponse du chou aux attaques de *P. brassicae*. De même, Alborn *et al.* (1997), ont isolé et identifié la Volcitine [N-(17-hydroxylinolenoyl)-L-glutamine] comme étant un éliciteur de la réponse systémique des plantes endommagées par *Spodoptera exigua*. La Volcitine est le composé le plus actif parmi ceux que contient la salive des insectes ravageurs. elle est responsable de l'émission par le maïs, de substances attractives aux parasitoïdes du genre *Cotesia* et *Microplitis* (Turlings *et al.*, 2000). Des études ont démontré également que la Volcitine est présente dans la salive de plus de 10 espèces de Lépidoptères (Pohnert *et al.*, 1999 ; Halitscheke *et al.*, 2001 ; Mori *et al.*, 2001).

La réponse systémique des plantes peut aussi être le résultat d'un signal aéroporté émanant des parties endommagées de la plante (Baldwin *et al.*, 2006 ; Gershenson, 2007 ; Heil et Bueno, 2007).

D'après Orians (2005), à cause des particularités architecturales du système vasculaire des plantes (les feuilles adjacentes ne sont parfois, pas directement connectées), le signal aéroporté peut être une voie plus rapide et plus précise pour transmettre l'information aux feuilles voisines.

Des résultats confirmant cette théorie ont été obtenus par Heil et Bueno, 2007. En effet, ces auteurs ont voulu confirmer si, les volatils produits par la plante en réponse aux agressions des ravageurs ont un impact sur les autres parties de la même plante. Ils ont induit l'émission de volatils à partir de deux feuilles d'un plant d'haricot à l'aide de blessures mécaniques et application de l'acide jasmonique. Après un jour d'infestation, Heil et ses collègues ont remarqué que l'effet de l'infestation est systémique et que c'est toute la plante qui a vu sa production en nectar extrafloral augmentée. Cependant, lorsque les feuilles endommagées ont été placées dans des sacs en plastique, l'effet a complètement disparu. Ainsi, ces auteurs sont arrivés à confirmer que la production du nectar extrafloral augmente, sous l'effet d'un signal aéroporté émanant des feuilles endommagées plutôt que par un signal se déplaçant à l'intérieur de la plante.

4.2.2- Evolution dans le temps des émissions en volatils par les cinq variétés

D'après Loughrin *et al.*, (1994), les substances volatiles produites par les plantes en réponse aux attaques des insectes ravageurs sont secrétées seulement pendant l'attaque. Leur sécrétion décline lentement après l'attaque. De même, Turlings *et al.* (1995), ont suggéré qu'il est souhaitable pour la plante d'émettre ces signaux aussitôt que, ou au moins peu de temps après avoir été attaquée.

Pour mettre en évidence l'évolution dans le temps des émissions en volatils par les cinq variétés de pomme de terre utilisées dans le présent travail, l'attractivité de ces dernières vis-à-vis des femelles de *L. testaceipes* a été mesuré pendant une durée de 5 jours. Les résultats obtenus montrent que quelque soit la variété testée, l'attraction des femelles parasitoïdes est caractérisée par une progression croissante au fil des jours. Alors que le séjour de ces femelles dans la dernière case de l'olfactomètre est court en début d'essai (24 heures après l'infestation), sa durée dans cette même partie de l'olfactomètre est beaucoup plus longue en fin de suivi (après 5 jours d'infestation). Ces résultats montrent que l'émission des substances volatiles par les plants de pomme de terre infestés par les larves de *M. persicae* a tendance à augmenter en fonction du temps.

Beaucoup d'auteurs sont arrivés aux mêmes constatations. Loughrin *et al.*, (1994), qui ont étudié le cycle diurne des émissions en volatils chez le maïs, ont constaté que cette espèce augmente considérablement sa production en composés après infestation par les chenilles de *S. exigua*. Rose *et al.*, (1996) ont également noté qu'après infestation par les chenilles de la même espèce, le coton commence à émettre des synomones en faibles quantités. Ces émissions deviendront de plus en plus importante avec le temps. Les résultats obtenus par Turlings *et al.*, (1995) ont néanmoins révélé que la sécrétion des synomones par les deux espèces précitées est instantanée. La quantité de ces composés volatils diminue lentement après que les dégâts cessent.

En comparant la composition chimique des signaux volatils émis par des plants de coton sains avec celles des plants fraîchement endommagés et d'autres précédemment endommagés, Mc Call *et al.*, (1994) ont constaté que des différences significatives existent entre les volatils émis par les trois catégories de plantes. Autrement dit, il y a certains composés qui sont émis seulement par les plantes précédemment endommagées. Ces auteurs ont conclu que la production de ces composés pourrait être déclenché par quelques stimuli spéciaux produits par l'insecte.

De même, Turlings et Tumlinson (1992), soulignent que la composition chimique des volatils émis par les parties endommagées de la plante est différente de celle des volatils émis à partir des parties saines. Ces derniers sont émis plusieurs heures après l'infestation. A l'exception du (Z)-3-hexenyl acétate, les produits issues de la voie lipoxygénase, entre autres les hexanales et hexanols émis à partir des parties saines, ne sont pas détectés parmi les composés émanant des parties endommagées de la plante. L'explication donnée par Paré et Tumlinson (1998) à ce résultat est que ces composés peuvent être émis seulement à partir des parties saines de la plante après avoir été convertis en acétates.

En se référant aux résultats obtenus par certains auteurs, il se peut que la progression croissante de l'attraction des femelles de *L. testaceipes* par l'odeur des 5 variétés de pomme de terre infestées par les larves de *M. persicae* est le résultat d'une variation quantitative et qualitative des composés volatils émis. La quantité de synomones dégagée a connu certainement une augmentation dans le temps.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

D'après Paré et Tumlinson (1998), le bouquet des composés volatils émis par les plantes au début de l'infestation se renforce au fur et à mesure que le temps passe par plusieurs autres composés qui sont secrétés systématiquement par les tissus sains de la plante.

En expliquant comment que la quantité et la qualité des composés organiques volatils émis par la plante infestée, varient en fonction du temps, Loughrin *et al.* (1994) ont mis en cause le comportement alimentaire du ravageur. Dans ce travail, l'attraction des femelles de *L. testaceipes* qui est certainement due à l'augmentation des émissions en volatils par les plants de pomme de terre infestés, semble augmenter avec l'intensification de l'activité nutritionnelle des larves de *M. persicae*.

D'après Takabayashi *et al.* (1995), c'est dans l'intérêt de la plante attaquée de produire les synomones aussi tôt que possible. Car laissons les larves du ravageur se développer, augmentera le degré d'infestation. C'est aussi dans l'intérêt de l'insecte parasitoïde de répondre tôt au signal de détresse émis par la plante afin d'éviter la concurrence avec d'autres espèces parasitoïdes.

Seules les deux variétés **Kondor** et **Spunta**, qui se sont montrées attractives dès le premier jour de l'infestation. Dans le cas des variétés **Arinda**, **Désirée** et **Obelix**, l'effet attractif ne s'est manifesté qu'après 48 heures d'interaction entre ces variétés et les larves de *M. persicae*. En effet, après 24 heures de l'infestation, les flux d'air chargés d'odeurs de ces trois variétés n'ont pas provoqué chez les femelles de *L. testaceipes* un passage de temps significativement plus important dans la 6^{ème} case de l'olfactomètre, et cela par rapport à la situation de flux d'air pur. Les mêmes résultats ont été rapportés par Turlings *et al.*, (1995), qui ont remarqué qu'après un retard de plusieurs heures, l'émission par les plants de maïs infestés, de certains terpenoïdes augmente considérablement. Ces composés restent détectables 3 jours après l'infestation.

Dans leurs essais olfactométriques, Gianoli et Niemeyer (1997) ; Ninkovic *et al.* (2001) ; Remèn (2005), ont testé des plantes infestées pendant 72 heures, certainement par ce que les plantes fraîchement endommagées tardent à sécréter ou sécrètent peu de synomones.

Le retard d'attraction enregistré dans le cas des variétés **Arinda**, **Désirée** et **Obelix**, est peut être due au fait que les réactions défensives de ces cultivars n'ont pas été mises en place tôt. En effet, le processus d'alimentation des pucerons repose, en règle générale sur une stratégie d'évitement de ces réactions défensives, cela, grâce à la prédominance de la progression intercellulaire du stylet d'une part, et la formation de la gaine sétale d'autre part. L'élicitation des réactions défensives dans le cas de ces trois variétés a donc certainement eu lieu pendant les dernières étapes du comportement d'alimentation du puceron, probablement lors de l'échantillonnage du contenu cellulaire ou après contact des enzymes salivaires avec les tissus végétaux.

Conclusion générale

Le présent travail a permis d'examiner l'influence de cinq variétés de pomme de terre *S. tuberosum* sur le comportement de recherche de *L. testaceipes* parasitoïde du puceron vert du pêcher *M. persicae*.

Les résultats obtenus montrent que les volatils émis par les 5 variétés de pomme de terre infestées par des larves de *M. persicae*, agissent directement sur le comportement des femelles de *L. testaceipes*. En effet, les tests olfactométriques montrent que d'une manière générale, les femelles de ce parasitoïde sont significativement attirées par les odeurs émanant des plants de pomme de terre infestés. Les cinq variétés sont restées attractives même après élimination des pucerons. Il a été noté que les substances produites par des pucerons stressés ou non sont également exploitées par le parasitoïde pour la localisation de son hôte. A l'exception des variétés **Arinda** et **Spunta**, les trois autres variétés n'exercent aucun effet lorsqu'elles se trouvent à l'état sain.

Parmi les 5 sources d'odeurs testées, les plantes infestées par les pucerons constituent la principale source de volatils, qui attirent de loin les femelles de *L. testaceipes*. Il semble par conséquent, que l'émission de ces substances volatiles attractives pour *L. testaceipes* est induite par l'attaque du puceron. De même, le degré d'attractivité de ce parasitoïde par l'odeur de la pomme de terre infestée, varie en fonction de la variété testée. C'est ainsi que viennent les odeurs des variétés **Arinda**, **Obélix**, **Désirée**, ensuite celles de la variété **Kondor** et enfin l'odeur de la variété **Spunta**.

La réponse positive de *L. testaceipes* aux stimuli olfactifs émanant des pucerons peut être due à des substances volatiles produites par la plante-hôte infestée et non pas par les pucerons seuls. En effet, en milieu naturel les signaux chimiques du puceron ne sont émis qu'en petite quantité par rapport à ceux produits par la plante. Ces derniers sont plus faciles à détecter du fait de la grande biomasse de la plante. Cela dépend de la prédictibilité de l'infestation par l'herbivore.

Comparativement aux pucerons non stressés, les femelles de *L. testaceipes* sont fortement attirées par les odeurs émanant des pucerons stressés. Cette ascension de la réponse du parasitoïde est peut-être due à une différence en terme de quantité entre les kairomones émis par les pucerons en état normal et ceux émis par les pucerons stressés.

Les résultats de cette étude montrent également que l'émission par les variétés **Arinda**, **Kondor** et **Spunta** de substances volatiles attractives pour le parasitoïde n'est pas limitée à la seule partie infestée de la plante, mais intervient à l'échelle de la plante entière. Par ailleurs, il est remarqué que quelque soit la variété de pomme de terre testée, l'émission des composés volatils attractifs à l'égard des femelles de *L. testaceipes* est caractérisée par une progression croissante durant toute la période d'infestation.

Les contradictions enregistrées pour certains résultats, surtout ceux concernant les plantes saines et les feuilles saines des plantes infestées, et qui sont peut être dues à des problèmes de manipulations met en lumière la nécessité de maîtriser chaque paramètre d'une expérience de la meilleure manière qui soit. Le stress de la plante par le changement brusque d'environnement peut ainsi avoir des répercussions importantes dans le cadre d'expérimentations faisant intervenir l'aspect « utilisation d'un signal de la

plante ». Le développement d'une plante devra dorénavant être intégralement réalisé dans un environnement homogène pour ce type d'expérience. Il est de même pour le matériel animal.

L'état des femelles parasitoïdes utilisées (expérimentées ou non) peut aussi avoir un effet sur leur comportement de recherche. De nombreuses études ont testé des femelles expérimentées alors que dans cette étude, les femelles utilisées sont naïves.

Deux autres points doivent être également soulignés. D'abord, l'effet répulsif et attractif d'une source d'odeur dépend en grande partie de la concentration des molécules aéroportées qui déclenchent les réponses. Dans des conditions expérimentales, cette concentration change facilement en changeant la quantité du matériel (source) ou en changeant le débit d'air. Dans cette étude, seulement une concentration d'odeur et un débit ont été employés. Ainsi, d'autres travaux doivent être réalisés dans ce sens.

Deuxièmement, l'olfactomètre employé est un système simple, avec des sources d'odeurs presque pures (l'utilisation d'une seule source à la fois) comparativement aux odeurs plus complexes des différents écosystèmes agricoles et naturels. Ces écosystèmes renferment une grande variété de produits chimiques comme sources d'odeurs, qui pourraient servir pour augmenter l'information totale qu'un parasitoïde reçoit et ainsi, augmenter ou diminuer la probabilité de réponse de l'insecte. De ce fait, l'utilisation d'autres types d'olfactomètre permettant de tester plusieurs sources odorantes à la fois est recommandée.

Les résultats de cette étude sont obtenus en conditions expérimentales de laboratoire. Par ailleurs, plusieurs auteurs soulignent que la résistance qui est l'expression d'une interaction entre la physiologie et l'anatomie de la plante et la physiologie et le comportement du ravageur, varie selon les conditions environnementales. Il apparaît donc souhaitable avant de recommander telles ou telles variétés, d'apprécier leurs effets sur le comportement de *L. testaceipes* en conditions expérimentales de terrain. Il conviendrait également de réaliser d'autres études sur l'influence de la résistance antibiotique de ces variétés sur l'évolution des caractéristiques biologiques de *L. testaceipes* (fécondité, durée de développement, taille, longévité, la sex-ratio...). En effet, la sélection de la variété qui présente une forte résistance antibiotique vis-à-vis de *M. persicae*, risque d'agir en même temps sur les paramètres biotiques du *L. testaceipes*. Ainsi, l'intégration dans un programme de lutte intégrée d'une variété de forte résistance par antibiose est susceptible d'affecter la reproduction et la survie de ce parasitoïde.

Il est également souhaitable, d'élargir ce même travail sur d'autres variétés et d'autres espèces parasitoïdes spécialistes de *M. persicae*. Ces travaux permettront certainement, de sélectionner parmi les variétés de pomme de terre cultivées en Algérie, celles les moins favorables au développement de ce ravageur et les plus attractives pour ces ennemis naturels.

Enfin, une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques et biochimiques responsables de ces phénomènes, ainsi que des études écologiques sur de telles interactions tritrophiques, peuvent aider à comprendre parfaitement la vraie signification des signaux chimiques émis par les plantes en réponse aux attaques des insectes ravageurs. Ainsi, pour des futures études sur les interactions tritrophiques, il est recommandé de tenir compte des modèles théoriques de ces interactions, des mécanismes physiologiques et biochimiques de la plante contraignant l'acquisition d'information, et des facteurs qui affectent vraiment le comportement des insectes parasitoïdes sur le terrain.

Références bibliographiques

- Agelopoulos N. A. and Keller M. A., 1994.** Plant–natural enemy association in the tritrophic system *Cotesia rubecula*–*Pieris rapae*–Brassicaceae (Cruciferae). III: Collection and identification of plant and frass volatile. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1955–1967.
- Akkal, Y. 1999.** Contribution à l'étude des pucerons rencontrés sur pomme de terre de saison et d'arrière saison et l'estimation du degré d'infestation par les virus au niveau de la société Agro-Développement de Guellal (SAGRODEV) (Setif). Mémoire Ing. Agro., Inst. Nati. agro, Batna, 97 p.
- Alborn H. T., Turlings T. C. J., Jones T. H., Stenhagen G., Loughrin J. H. and Tumlinson J. H., 1997.** An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276: 945–949.
- Alborn H. T., Jones T. H., Stenhagen G. S. and Tumlinson J. H., 2000.** Identification and synthesis of volicitin and related components from beet armyworm oral secretions. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 203–220.
- Alphen van J. J. M. and Jervis M. A., 1996.** Foraging behaviour. In *Insect Natural Enemies: Practical Approaches to Their Study and Evaluation*, eds. M. A. Jervis & N. A. C. Kidd, pp. 01–63. London: Chapman & Hall.
- Arimura G., Ozawa R., Shimoda T., Nishioka T., Boland W. and Takabayashi J., 2000.** Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406: 512–515.
- Baaren van J., 1994.** Capacité discriminatoire, installation et régulation du superparasitisme chez les hyménoptères parasitoïdes : analyse expérimentale. Thèse d'université Rennes 1. 308 p.
- Baaren van J. and Nénon J. P., 1996.** Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 61 – 69.
- Bahadoorsingh R. and Khan A., 2006.** Olfactory mediated interactions between *Citrus aurantium*, *Toxoptera citricida* and *Lysiphlebus testaceipes*. *Pesq. agropec. bras.*, 41(11) : 1587-1591.
- Balachowsky A. et Mensil L., 1935.** Les insectes nuisibles aux plantes cultivées : leurs mœurs, leur destruction. Tome I. ed. Busson, Paris, pp: 298-469.
- Baldwin, I. T. and Preston, C. A., 1999.** The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta*, 208: 137–145.
- Baldwin I. T., Halitschke R., Paschold A., von Dahl C. C. and Preston C. A., 2006.** Volatile Signaling in Plant-Plant Interactions: "Talking Trees" in the Genomics Era. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 311: 812–815.
- Bernasconi M. L., Turlings T. C. J., Ambrosetti L., Bassetti P. and Dorn S., 1998.** Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87: 133–142.

- Blackman R. L. and Eastop V. F., 1985.** Aphids on the world's crop: an identification guide. Chichester (USA): ed. John Wiley & Sons, 466p.
- Boiteau G., 1984.** The arthropod community of potato fields in New Brunswick 1979-1981. *Canadian Entomologist*, 115: 847-853.
- Boiteau G., 1987.** The significance of predators and cultural methods. In: *Potato Pest management in Canada* (ed. G. Boiteau, R. Singh and R. Parry), pp. 210-223. Agriculture and Agri-Food Canada. Fredericton, NB, Canada.
- Bouchard Y. and Cloutier C., 1984.** Honeydew as a source of host-searching kairomones for the aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Zoology*, 62: 1513-1520.
- Bouffard M-G., 1996.** Etude de quelques critères de résistance par Antibiose à *Myzus persicae* (Sulz.) et à *Aulacorthum solani* (Kltb.) chez trois plantes-hôtes (pomme de terre, févrole et choux chinois). Thèse d'études approfondies (protection des cultures). ENSA de Montpellier, 27 p.
- Boussaad K., 2000.** Effets des degrés de résistance de cinq variétés de pomme de terre sur le potentiel biotique du puceron vert du pêcher : *Myzus persicae* (Homoptera-Aphididae) en conditions contrôlées. Mémoire Ing. Agro., Inst. Nati. agro, Batna, 122 p.
- Carver M., 1984.** The potential host ranges in Australia of some imported aphid parasites (Hym. : Ichneumonoidea : Aphidiidae). *Entomophaga*, 29 (4) : 351 – 359.
- Carver M. and Franzmann B., 2001.** *Lysiphlebus* Förster (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae) in Australia. *Australian Journal of Entomology*, 40 : 198–201.
- Cloutier C. et Cloutier C., 1992.** Les solutions biologiques de lutte pour la répression des insectes et acariens ravageurs des cultures in : *La lutte biologique* (ed. Gaëtan Morin), pp. 19-88. Boucherville, Canada.
- Cloutier C., McNeil J. N. and Regnière J., 1981.** Fecundity, longevity, and sex ratio of *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitizing different stages of its host, *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). *Canadian Entomologist*, 113: 193-198.
- Comeau A., 1992.** La résistance aux pucerons : aspects théoriques et pratiques in: *La lutte biologique*. (ed. Gaëtan Morin), pp. 433-449. Boucherville, Canada.
- Cortesero A. M., Monge J. P. and Huignard J., 1995.** Influence of two successive learning processes on the response of *Eupelmus vuilleti* Crw (Hymenoptera : Eupelmidae) to volatile stimuli from hosts and host plants. *Journal of Insect Behaviour*, 8(6) : 751 – 762.
- De Moraes, C. M., Lewis, W. J., Pare, P. W., Alborn, H. T. and Tumlinson, J. H., 1998.** Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570–573.
- De Moraes, C. M., Mescher, M. C. and Tumlinson, J. H., 2001.** Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel nonspecific females. *Nature*, 410: 577–580.
- Den Meiracker van R. A. F., Hammond W. N. O. and van Alphen J. J. M., 1990.** The role of kairomones in prey finding by *Diomus* sp. and *Exochomus* sp., two coccinellid predators of the cassava mealybugs, *Phenacoccus manihoti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 56: 209–217.

- Descoins C., 1989.** Méthodes chimiques et biologiques d'identification, de séparation et de synthèse des médiateurs chimiques. In : *les médiateurs chimiques : leur incidence sur la bioécologie des animaux* (ed. G. Strebler,), pp. 89 – 113. Lavoisier, France.
- Dicke M., 1994.** Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: their role in plant–carnivore mutualism. *Journal of Plant Physiology*, 143: 465–472.
- Dicke M., 1999.** Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91: 131–142.
- Dicke M. and van Loon J. J. A., 2000.** Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97 : 237–249.
- Dicke M., Sabelis M. W., Takabayashi J., Bruin J. and Posthumus M. A., 1990.** Plant strategies of manipulating predator–prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest-control. *Journal of Chemical Ecology*, 16: 3091–3118.
- Dicke M., Vanbaaren P., Wessels R. and Dijkman H., 1993.** Herbivory induces systemic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore – extraction of endogenous elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 581–599.
- Dixon A. F. G., 1998.** Aphid Ecology. Second edition. Chapman & Hall, London. 300 p.
- Du Y. J., Poppy G. M., Powell W., Pickett J. A., Wadhams L. J. and Woodcock C. M., 1998.** Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 1355–1368.
- Du Y. J., Poppy G. M. and Powell W., 1996.** Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 22: 1591–1605.
- Dunez J., 1993.** Résistance à la sharka. I.N.R.A., 70: 4-5.
- Duvauchelle S., Trouve C., Delorme R., Dubois L. Chudzicki A. M. et Ducatillon C., 1997.** Problèmes récents posés par les pucerons de la pomme de terre dans le nord de la France et en Belgique. 4^{ème} conférence internationale sur les ravageurs en agriculture, Montpellier, 6-7-8 Janvier 1997 : 895-902.
- Emden van H. F., 1991.** The role of host plant resistance in Insect Pest Mis-Management. *Bulltin of Entomological Research*, 81: 123-126.
- Farmer, E. E., 2001.** Surface-to-air signals. *Nature*, 411: 854–856.
- Ferguson J. E. and Metcalf R. L., 1985.** Cucurbitacins : plant-derived defense compounds for the diabroticites (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Chemical Ecology*, 11: 311–318.
- Ferguson J. E., Metcalf R. L. and Fisher D. C., 1985.** Disposition and fate of cucurbitacin B in five species of diabroticites. *Journal of Chemical Ecology*, 11: 1307–1321.
- Francis F., Haubruge E. and Gaspar C., 2000.** Influence of host plants on specialist / generalist aphids and on the development of *Adalia bipunctata* (Coleoptera : Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 97: 481-485.

- Francis F., Lognay G. and Haubruge E., 2004.** Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases: (E)- β -farnesene an effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(4): 741 – 755.
- Francis F., Harmel N., Almohamad R. and Haubruge E., 2005.** Indirect Defence of aphid Infested Potato : Role of Terpenes on *Episyrphus balteatus* Behaviour. Insect, Nature and Humans, 5 th Asia-Pacific, Congress of Entomology, October 18-21, 2005, Jeju, Korea, 1p.
- Francis F., Vandermoten S., Verheggen F., Lognay G. and Haubruge E., 2005.** Is the (E)- β -farnesene only volatile terpenoid in aphids? *Journal of Applied Entomology*, 129: 6-11.
- Geervliet J. B. F., Vet L. E. M., and Dicke M., 1994.** Volatiles from damaged plants as major cues in long-range host-searching by the specialist parasitoid *Cotesia rubecula*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73: 289–297.
- Geervliet J. B. F., Vet L. E. M. and Dicke M., 1996.** Innate responses of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) to volatiles from different plant-herbivore complexes. *Journal of Insect Behavior*, 9: 525–538.
- Gershenson J., 2007.** Plant volatiles carry both public and private messages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104 (13): 5257–5258.
- Gianoli E. and Niemeyer H. M., 1997.** Lack of costs herbivory-induced defences in a wild wheat: integration of physiological and ecological approaches. *OIKOS*, 80: 269 – 275.
- Gibson R. W., 1971.** Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Ann. App. Biol.*, 88: 113-119.
- Gibson R. W., 1976.** Trapping of the spider mite *Tetranychus urticae* by glandular hairs on the wild potato *Solanum berthii*. *Potato Reserch*, 19: 179-182.
- Gibson R. W. and Pickett J. A., 1983.** Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature*, 302: 608-609.
- Girling R. D., Hassall M., Turner J. G. and Poppy G. M., 2006.** Behavioural responses of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to volatiles from *Arabidopsis thaliana* induced by *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120: 1–9.
- Godfray H. C. J., 1994.** Parasitoids : Behavioral and evolutionary ecology. (ed. J. R. Kerbes & T. Clutton-Brock). Princeton University Press, 473 p.
- Gouinguéné, S., 2000.** Specificity and variability in induced volatile signalling in maize plants, University of Neuchâtel, the Netherlands, 23p.
- Grasswitz T. R. and Paine T. D., 1992.** Kairomonal effect of an aphid cornicle secretion on *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Aphididae). *Journal of Insect Behavior*, 5: 447–457.
- Grasswitz T. R. and Paine T. D., 1993.** Effect of experiences on in-flight orientation to host-associated cues in the generalist parasitoid *Lysiphlebus testaceipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 68: 219–229.

- Guerrieri E., Poppy G. M., Powell W., Tremblay L. and Pennachto E., 1999.** Induction and systemic realisation of herbivore-induced plant volatiles mediating in flight orientation of *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 1247-1261.
- Halitschke R., Schittko U., Pohnert G., Boland W. and Baldwin I. T., 2001.** Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology*, 125: 711-717.
- Heil M. and Bueno J. C. S., 2007.** Within-plant signalling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104 (13): 5467–5472.
- Helms S. E., Connelly S. J. and Hunter M. D., 2004.** Effect of variation among plant species on the interaction between a herbivore and its parasitoid. *Ecological Entomology*, 29: 44 – 51.
- Hulspas-Jordaan P. M. and van Lenteren J. C., 1978.** The relationship between host plant leaf structure and parasitisation efficiency of the parasitic wasp *Encarsia Formosa* Gahan (Hymenoptera : Aphelinidae). *Medelingen van der Faculteit der Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit*, 43: 431-440.
- ITCMI, 1991.** Homologation des variétés de pomme de terre.
- Kahl J., Siemens D. H. and Aerts R. J., 2000.** Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. *Planta*, 210: 336–342.
- Kavallieratos N. G., Lykouressis D.P., Sarlis G. P., Stathas G. J., Sanchis Segovia A. and Athanassiou C.G., 2001.** The Aphidiinae (Hymenoptera : Ichneumonidae : Braconidae) of Greece. *Phytoparasitica*, 29(4):306-340.
- Kessler, A. and Baldwin, I. T., 2001.** Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291: 2141–2144.
- Kielty J. P., Allen-Williams L. J., Underwood N. and Eastwood E. A., 1996.** Behavioral responses of three species of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) to olfactory cues associated with prey and habitat. *Journal of Insect Behavior*, 9: 237–250.
- Kumar A., Tripathi C. P. M., Singh R. and Pandey R. K., 1983.** Bionomics of *Trioxys (Binodoxys) indicus*, an aphidiid parasitoid of *Aphis craccivora*. Effect of host plants on the activities of the parasitoid. *Z. Angew. Entomol.*, 96: 304-307.
- Kuo H. L., 1986.** Resistance of oats to cereal aphids: effect on parasitism by *Aphelinus asychis* (Walker). In: *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects* (ed. D. J. Boethel & R. D. Eikenbary). Wiley & Sons, New York.
- Lecomte C. and Thibout E., 1983.** Analyse, en olfactomètre tubulaire, de l'influence de différents stimuli olfactifs dans la recherche de l'hôte par *Diadromus pulchellus* (Hym., Ichneumonidae). *Entomophaga*, 28(3) : 217 – 226.
- Lecomte C. and Thibout E., 1986.** Analyse dans deux types d'olfactomètre, du comportement de quête des femelles de *Diadromus pulchellus* en présence d'odeurs du phytophage-hôte et du végétal attaqué ou non. *Entomophaga*, 31(1): 69 – 78.

- Legrand A. and Barbosa P., 2000.** Pea aphid (Homoptera : Aphididae) fecundity, rate of increase, and within-plant distribution unaffected by plant morphology. *Environmental Entomology*, 29(5) : 987 – 993.
- Lombart E., 2001.** Exploitation des patches d'hôtes par les parasitoïdes : apprentissage des signaux émis par les plantes. Mémoire de stage. Institut National de la Recherche Agronomique d'Antibes, 29 p.
- Loughrin J. H., Manukian A., Heath R. R., Turlings T. C. J. and Tumlinson J. H., 1994.** Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids herbivore-injured cotton plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 11836–11840.
- Massonie G., Kfoury L. and Rahbe Y., 1994.** Sources et mécanismes de résistance du pêcher au puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* Sulz. 8 ème Colloque sur les recherches fruitières, Angers, France, 1p.
- Mattiacci L., Dicke M. and Posthumus M. A., 1994.** Induction of parasitoid attracting synomone in brussels-sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 2229–2247.
- Mattiacci L., Dicke M. and Posthumus M. A., 1995.** Beta-glucosidase: an elicitor of herbivore induced plant odour that attracts host-searching parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 92: 2036–2040.
- McCall P. J., Turlings T. C. J., Loughrin J., Proveaux A. T. and Tumlinson J. H., 1994.** Herbivore-induced volatile emissions from cotton (*Gossypium hirsutum* L) seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 3039–3050.
- Mori N., Alborn H. T., Teal P. E. A. and Tumlinson J. H., 2001.** Enzymatic decomposition of elicitors of plant volatiles in *Heliothis virescens* and *Helicoverpa zea*. *Journal of insect physiology*, 47: 749-757.
- Nadel H. and van Alphen J. J. M., 1987.** The role of host and host-plant odours in the attraction of a parasitoid, *Epidinocarsis lopezi*, to the habitat of its host, the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 45: 181-187.
- Nadjar W., 2005.** Contribution à l'étude bioécologique des pucerons de la pomme de terre de saison dans la station de l'I.T.C.M.I de Bir Rogaa (Oum El Bouaghi). Mémoire Ing. Agro., Inst. Nati. agro, Batna, 60 p.
- Nasrallah A. N., 1997.** Contribution à l'étude bioécologique des pucerons de la pomme de terre, blé tendre et jachère au niveau du Centre National de Developpement de la pomme de terre de Guellal (C. N. P. D.) (Sétif). Mémoire Ing. Agro., Inst. Nati. agro, Batna, 55p.
- Natarajan K., 1990.** Effect of leaf pubescence in cotton, *Gossypium hirsutum* on the parasitism of whitefly, *Bemesia tabaci* (Gennadius). *Journal of Biological Control*, 4: 57-58.
- Neuveu N., Grandgirard J., Nenon J. P. and Cortesero A. M., 2002.** Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by Turnips infested by concealed Root-feeding larvae *Delia radicum* L. *Journal of chemical ecology*, 28(9): 1717 – 1732.

- Ninkovic V., 2002.** *Plant volatiles mediated tritrophic interactions : Barley, aphids and ladybirds*. Thèse de Doctorat. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 32 p.
- Ninkovic V., Al Abassi S. and Petterson J., 2001.** The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biological Control*, 21: 191 – 195.
- Obata S., 1986.** Mechanisme of prey finding in the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae). *Entomophaga*, 31: 303 – 311.
- Ode P. J., Hopper K. R. and Coll M., 2004.** Oviposition vs. offspring fitness in *Aphidius colemani* parasitizing different aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115: 303–310.
- Paré P. W. and Tumlinson J. H., 1997.** De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology*, 114: 1161–1167.
- Paré P. W. and Tumlinson J. H., 1999.** Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology*, 121: 325–331.
- Paré P. W., Alborn H. T. and Tumlinson J. H., 1998.** Concerted biosynthesis of an insect elicitor of plant volatiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95: 13971–13975.
- Pemberton R. W. and Lee J. H., 1996.** The influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. *American Journal of Botany*, 83: 1187–1194.
- Persad A. B. and Hoy M. A., 2003.** Manipulation of female parasitoid age enhances laboratory culture of *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Aphidiidae) reared on *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae). *Florida Entomologist*, 86(4): 429 – 436.
- Petterson J., Quiroz A. and Fahad A. E., 1996.** Aphid antixenosis mediated by volatiles in cereals. *Acta Agr. Scand. Sect. B, Soil and Plant Science*, 49: 152 – 157.
- Pike K. S., Stary P., Miller T., Graf G., Allison D., Boydston L. and Miller R., 2000.** Aphid parasitoids (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae) of Northwest USA. *Proceedings of the Entomological society of Washington*, 102: 688 – 740.
- Pohnert G., Jung V., Haukioja E., Lempa K. and Boland W., 1999.** New fatty acid amides from regurgitant of lepidopteran (Noctuidae, Geometridae) caterpillars. *Tetrahedron*, 55: 11275-11280.
- Potting R. P. J., Vet L. E. M. and Dicke M., 1995.** Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: the role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 525-539.
- Preston C. A., Lewandowski C., Enyedi A. J. and Baldwin I. T., 1999.** Tobacco mosaic virus inoculation inhibits wounded-induced jasmonic acid-mediated responses within but not between plants. *Planta*, 209: 87-95.
- Price P. W., 1986.** Ecological aspects of host plant resistance and biological control: Interactions among three trophic levels. In: *Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects* (ed. D. J. Boethel & R. D. Eikenbary), pp. 11-30. Wiley & Sons, New York.
- Price P. W., Bouton C. E., Gross P., McPheron B. A., Thompson J. N. and Weis A. E., 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions

between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecological Systems*, 11: 41-65.

Quiroz A., Pettersson J., Pickett J. A., Wadhams L. J. and Niemeyer H. M., 1997. Semiochemicals mediating spacing behaviour of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* feeding on cereals. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 2599–2607.

Raman K. V., 1984. Monitoring aphid populations. International potato center, Lima, Peru, 12 p.

Reed D. K., Webster J. A., Jones B. G. and Burd J. D., 1991. Tritrophic relationships of russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae), a Hymenopterous parasitoid (*Diaretiella rapae* McIntosh), and resistance and susceptible small grains. *Biological Control*, 1: 35-41.

Reed H. C., Tan S. H., Haapanen K., Killmon M., Rend D. K. and Elliot N. C., 1995. Olfactory responses of the parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to odor of plants, aphids, and plant-aphid complexes. *Journal of Chemical Ecology*, 21(4): 407 – 418.

Remèn C., 2005. Associated learning of odour and colour in the seven-spotted ladybird *Coccinella septempunctata* (L.) – an olfactometer experiment. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 33 p.

Reymond P. and Farmer E. E., 1998. Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. *Current Opinion in Plant Biology*, 1: 404–411.

Robert Y., 1982. Place de la lutte contre les pucerons de la pomme de terre dans la lutte intégrée. IV eme colloque Franco-Bulgare sur la lutte biologique et intégrée contre les ravageurs des grandes cultures. Kratmorie, Burgas 27 – 30 Sep : 85 – 100.

Robert Y., 1984. Résistances chez les pucerons. 4 eme colloque sur la réduction de l'efficacité des traitements insecticides et acaricides et problèmes de résistances. *Société française de phytologie et de phytopharmacie* : 35 – 41.

Robert Y., 1996. Ennemis animaux de la pomme de terre In : *la pomme de terre : production, amélioration, ennemis et maladies, utilisation*. (ed. P. Rousselle, Y. Robert et J. C. Crosnier), pp: 185-198. INRA, France.

Rose U. S. R., Manukian A., Heath R. R. and Tumlinson J. H., 1996. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves: a systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiology*, 111: 487–495.

Rouabah A., 2003. Evaluation de la résistance par Antibiose de quatre variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* vis-à-vis du puceron vert du pêcher *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera : Aphididae). Mémoire Ing. Agro., Inst. Nati. agro, Batna, 98 p.

Rouze-Jouane J., Terradot L., Pasquer F., Tanguy S. and Giblout D., 2001. The passage of potato leafroll virus through *Myzus persicae* gut membrane regulates transmission efficiency. *Journal of General Virology*, 82: 17 – 23.

Russel P., 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. ed. Btternorths. London, 456p.

- Ryan C. A., 1983.** Insect-induced chemical signals regulating natural plant protection responses. Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic press, Inc, 43 – 60.
- Salazar F. L., 1987.** La détection des virus dans la production des plants de pomme de terre. *Bull. Info. Tech.*, 2: 123-129.
- Saljoqi A. U. R., van Emden H. F. and Yu-rong H., 2003.** Antixenosis to the peach-potato Aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) in potato cultivars. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2(12) : 932 – 935.
- Salto C. E., 1989.** *Three trophic level interactions : cereal-greenbugs-natural enemies.* Doctor of Philosophy. The faculty of the graduate college of the Oklahoma State University, 72 p.
- Sauge, M-H., 1999.** Analyse des mécanismes de résistance du pêcher *Prunus persicae* (L.) Batsch au puceron vert *Myzus persicae* (Sulzer). Thèse de Doctorat de l'université de Paris 6, 188 p.
- Sekkat A., 1977.** *Acyrtosiphon pisum* Harris, le puceron du pois et son parasite *Aphidius ervi* Haliday ; Lutte biologique en laboratoire. Rapport de stage. Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 54 p.
- Shulaev V., Silverman P. and Raskin I., 1997.** Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 385: 718-721.
- Spiteller, D., Dettner, K. and Boland, W., (2000).** Gut bacteria may be involved in interactions between plants, herbivores and their predators: Microbial biosynthesis of N-acylglutamine surfactants as elicitors of plant volatiles. *Biological Chemistry*, 381:755–762.
- Stary P., Lyon J.P. and Leclant F., 1988.** Biological control of aphids by the introduced *Lysiphlebus testaceipes* Cresson. *Journal of applied entomology*, 105: 75-87.
- STAT-ITCF V4.0. 1997.** Institut Technique des Céréales et des Fourrages (France).
- STATISTICA 5.1. 1997.** StatSoft Institute , Tulsa, Oklahoma, USA.
- Steidle J. L. M. and schöller M., 1997.** Olfactory host location and learning in the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera : Pteromalidae). *Journal of insect physiology*, 10: 331-342.
- Steinberg S., Dicke M. and Vet L. E. M., 1993.** Relative importance of infochemicals from 1st and 2nd trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 47–59.
- Stoetzel N. B. and Miller G. L., 2001.** Aerial feeding aphids of corn in the United States with reference to the root-feeding *Aphis maidiradicis* (Homoptera : Aphididae). *Florida entomologist*, 84 (1) : 83 – 98.
- Storer J. R. and van Emden H. F., 1995.** Antibiosis and antixenosis of chrysanthemum cultivars to the aphid *Aphis gossypii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77: 307 – 314.
- Sylvester E. S., 1988.** Virus transmission studies. In: *Aphids, their biology, natural enemies and control.* (ed. A. K. Minks & P. Harrewijn), Vol. 2B, pp. 69-82. Elsevier, Amsterdam.

- Sylvester E. S., 1989.** Virus transmitted by aphids. In: *Aphids, their biology, natural enemies and control*. (ed. A. K. Minks & P. Harrewijn), Vol. 2C, pp. 65-88. Elsevier, Amsterdam.
- Takabayashi J., Dicke M. and Posthumus M. A., 1994.** Volatile herbivore-induced terpenoids in plant mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *Journal of Chemical Ecology*, 20: 1329–1354.
- Takabayashi J., Dicke M., Takahashi S. and Posthumus M. A., 1995.** Effect of the developmental stage of the herbivore on the production of herbivore-induced synomone. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 273–287.
- Takahide S., Leseley T., Graham C. and Angelika Z., 2000.** Aphid transmission studies using helper component proteins of potato virus Y expressed from a vector derived from potato virus X. *Journal of General Virology*, 82: 1115 – 1119.
- Thaler J. S., 1999.** Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399: 686–688.
- Thomas M. B. and Waage J. K., 1995.** Integration of biological control and host plant resistance breeding for control of insect pests. CTA-IAR-IIBC Sémin. 9-14 Octobre 1995, Addis Ababa, Ethiopie.
- Trayner R. M. M., 1967.** Effect of host plant odour on the behaviour of the adult cabbage root fly, *Erioischia brassicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 10: 321-328.
- Treacy M. F., Benedict J. H., Segers J. C., Morrison R. K. and Lopez J. D., 1986.** Role of cotton trichome density in bollworm (Lepidoptera, Noctuidae) egg parasitism. *Environmental Entomology*, 15: 365–368.
- Turlings T. C. J. and Tumlinson J. H., 1992.** Systemic release of chemical signals by herbivore injured corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 89: 8399–8402.
- Turlings T. C. J. and Wäckers F., 2004.** Recruitment of predators and parasitoids by herbivore-injured plants. In: *Advances in insect chemical ecology*. (ed. R. T. CARD and J G. MILLAR), pp. 21-75. Cambridge University Press, New York.
- Turlings T. C. J., Tumlinson J. H. and Lewis W. J., 1990.** Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251–1253.
- Turlings T. C. J., Tumlinson J. H., Eller F. J. and Lewis W. J., 1991a.** Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58: 75–82.
- Turlings T. C. J., Tumlinson J. H., Heath R. R., Proveaux A. T. and Doolittle R. E., 1991b.** Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. *Journal of Chemical Ecology*, 17: 2235–2251.
- Turlings T. C. J., McCall P. J., Alborn H. T. and Tumlinson J. H., 1993.** An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 411–425.

-
- Turlings T. C. J., Loughrin J. H., Mccall P. J., Rose U. S. R., Lewis W. J. and Tumlinson J. H., 1995.** How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 92: 4169–4174.
- Turlings T. C. J., Alborn H. T., Loughrin J. H. and Tumlinson J. H., 2000.** Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: isolation and bioactivity. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 189-202.
- Vet L. E. M. and Dicke M., 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37: 141–172.
- Vet L. M., van Lenteren J. C., Heymans M. and Meelis E., 1983.** An airflow olfactometer for measuring olfactory responses of hymenopterous parasitoids and other small insects. *Physiological Entomology*, 8: 97-106.
- Vinson S. B., 1998.** The General Host Selection Behavior of Parasitoid Hymenoptera and a Comparison of Initial Strategies Utilized by Larvaphagous and Oophagous Species. *Biological Control*, 11: 79–96.
- Vinson S. B. and Williams H. J., 1991.** Host selection behavior of *Campoletis sonorensis*: A model system. *Biological Control*, 1: 107–117.
- Walling L. L., 2000.** The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19: 195–216.
- Weisser W., 1994.** Age dependent foraging behaviour and host-instar preference of the aphid parasitoid *Lysiphlebus cardui*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 70: 1-10.
- Whitman D. W., 1988.** Allelochemical interaction among plants, herbivores, and their predators. In: *Novel aspects of insect-plant interactions* (P. Barbosa, eds). John Wiley & sons, Inc, pp. 11 – 64.
- Wickremasinghe M. G. V. and van Emden H. F., 1992.** Reaction of adulte female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphi*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiological Entomology*, 17: 297 – 304.
- Wood D. L., 1982.** The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behaviour of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27: 411-446.
- Woodford J. A.T., 1992.** Virus transmission by aphids in potato crops. *Netherland Journal of plant pathology*, 98(2): 47-54.

Les sites internet

Le plant de pomme de terre. *Les principales variétés produites en France*, «<http://www.plantdepommedeterre.org/pages/plan.htm>», Septembre 2007.

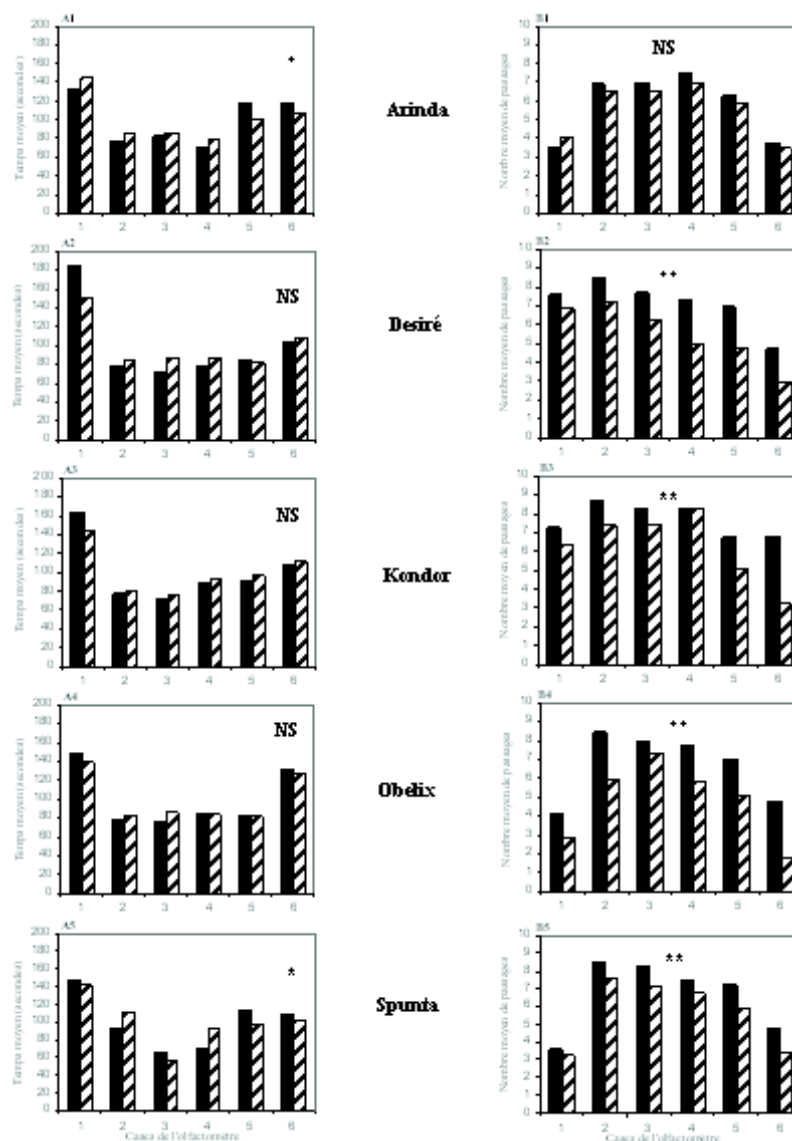
FAOSTAT, 2006. «<http://www.faostat.fao.org/>», Mai 2007.

ANNEXES

Annexe 01

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes saines (segment noir).

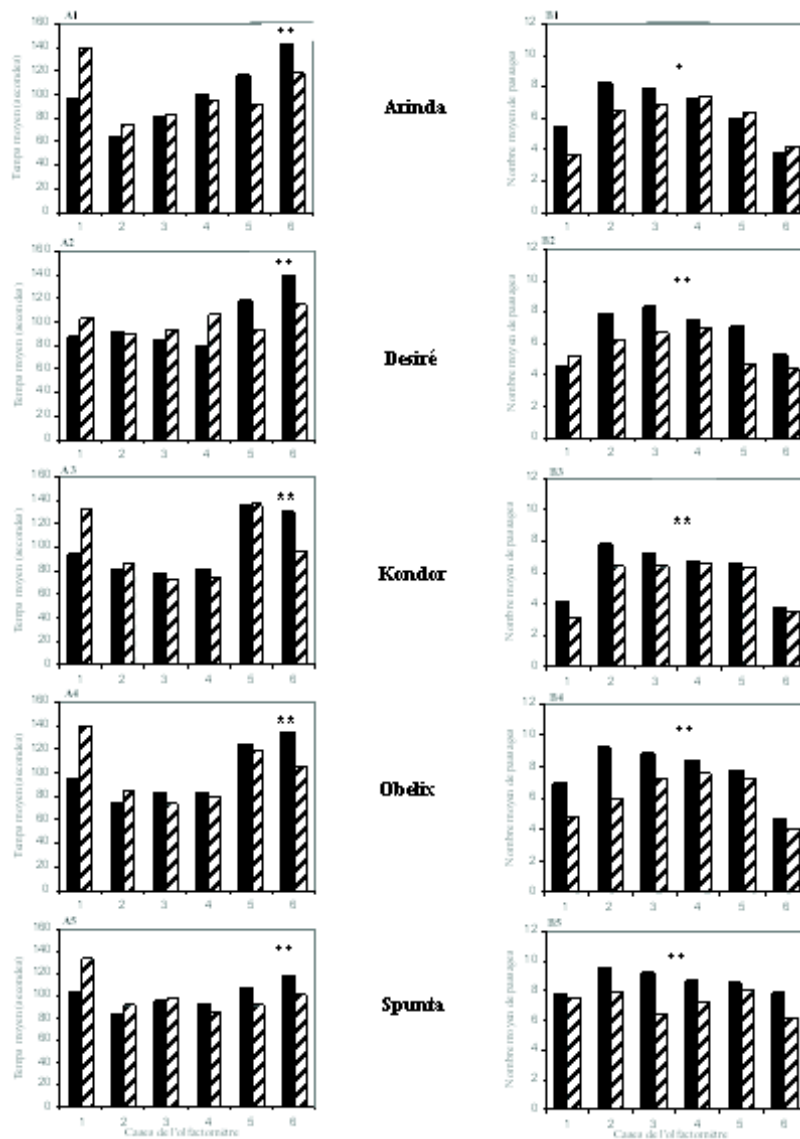
*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.



Annexe 02

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes infestées (segment noir).

*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative

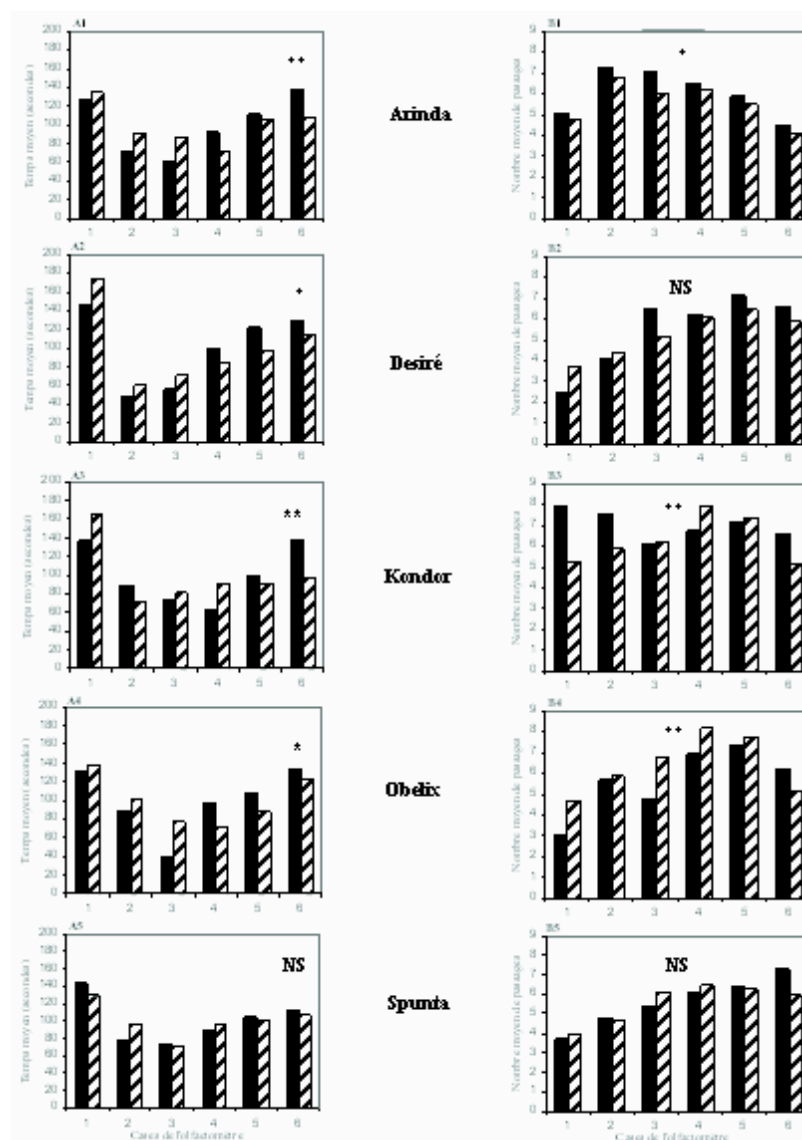


Annexe 03

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en

présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des plantes préalablement infestées (segment noir).

*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.

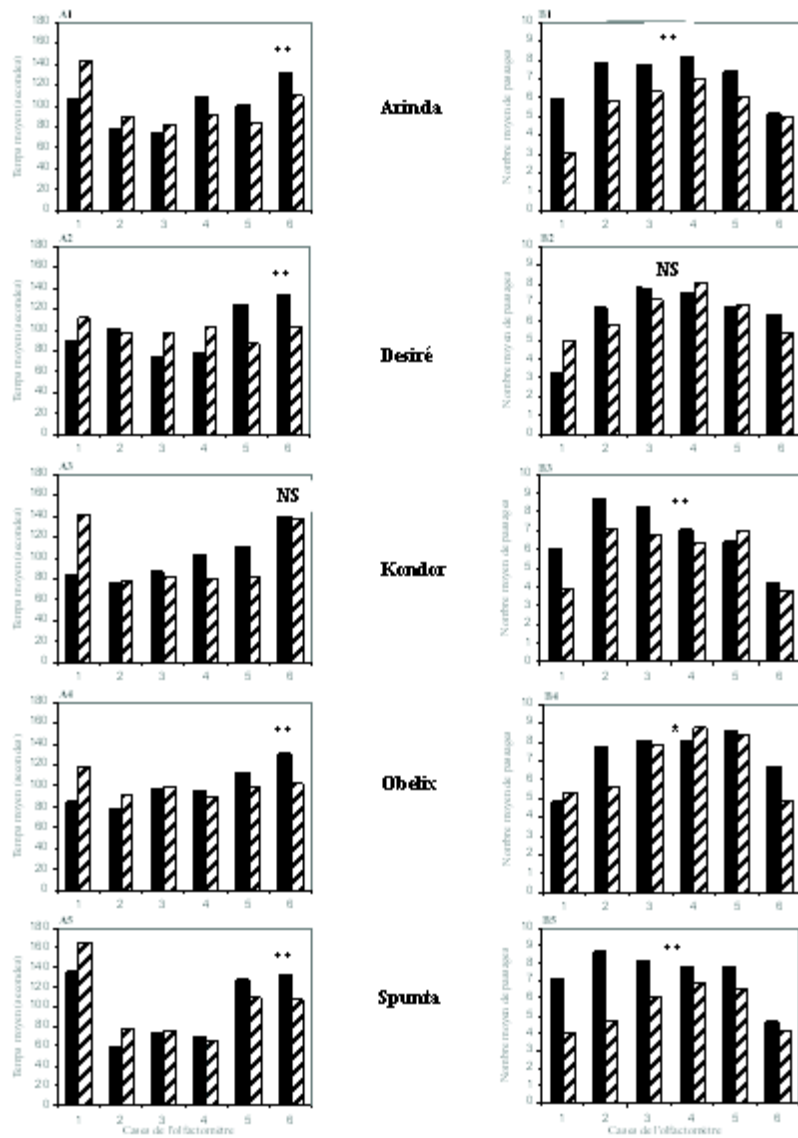


Annexe 04

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons non stressés (segment noir).

*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.

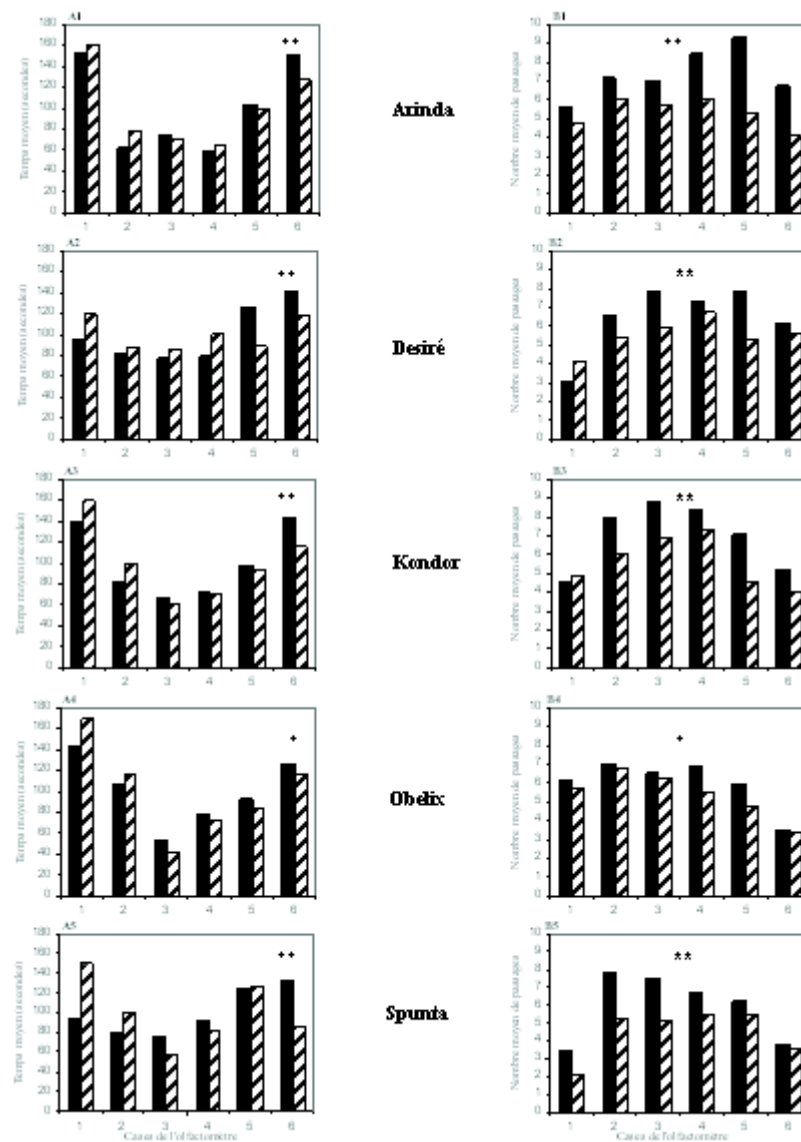
Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.



Annexe 05

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des pucerons stressés (segment noir).

*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.

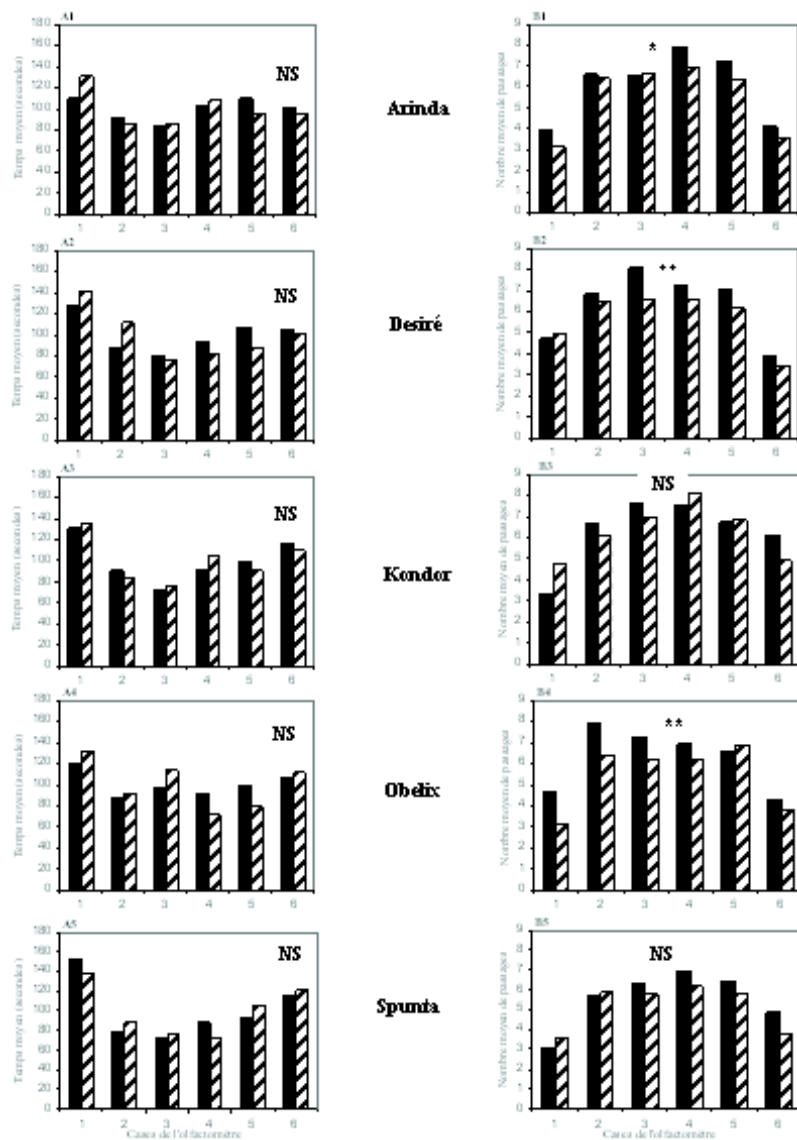


Annexe 06

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysipheblus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines de plante saine (segment noir).

*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.

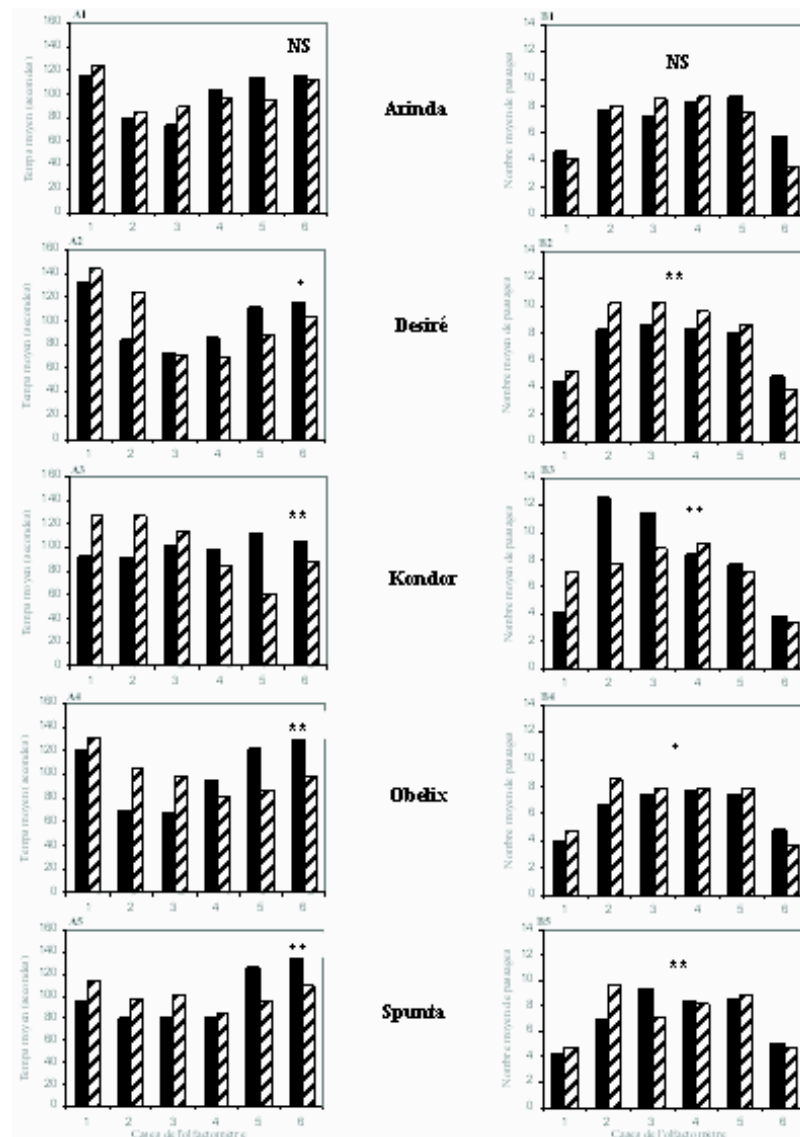
Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.



Annexe 07

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysiphlebus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles infestées de plante infestée (segment noir).

*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.

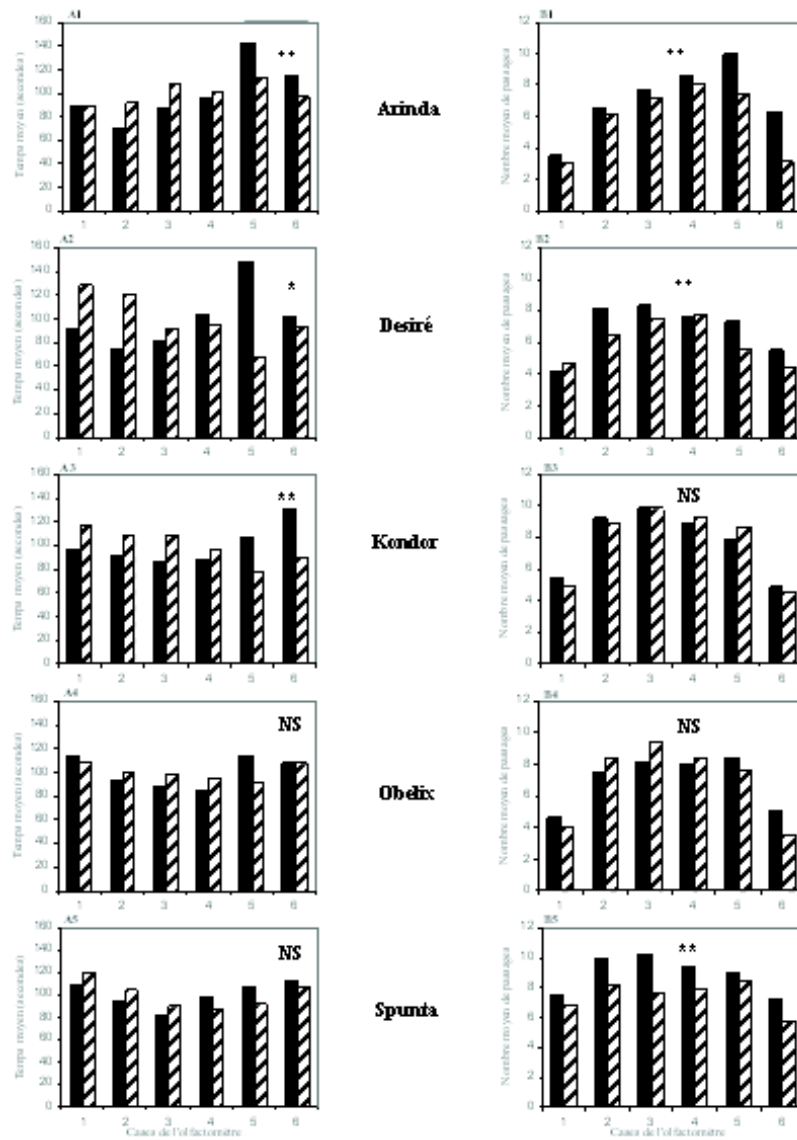


Annexe 08

Temps moyen en secondes (A1 à A5) et nombre moyen de passages (B1 à B5) des femelles de *Lysipheblus testaceipes* dans les différentes case de l'olfactomètre en présence d'un flux d'air pur (segment blanc hachuré) et en présence d'un flux d'air contenant les odeurs des feuilles saines de plante infestée (segment noir).

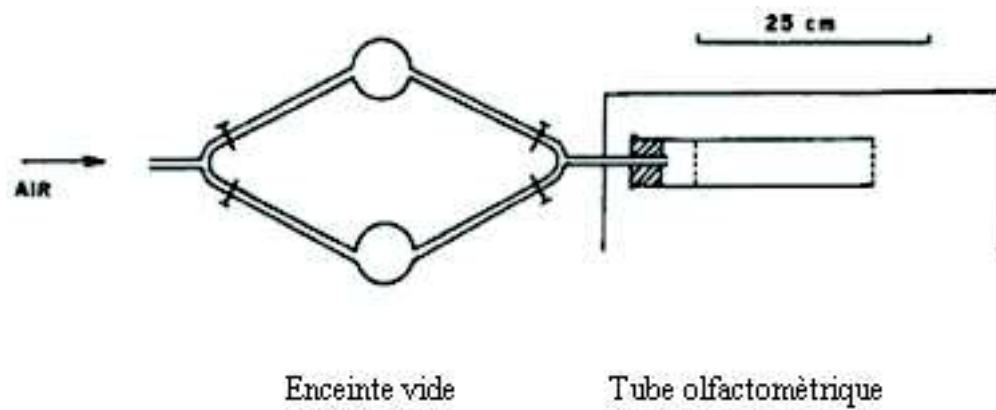
*, **, NS; respectivement différence significative à P = 0.05, 0.001 et non significative.

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.



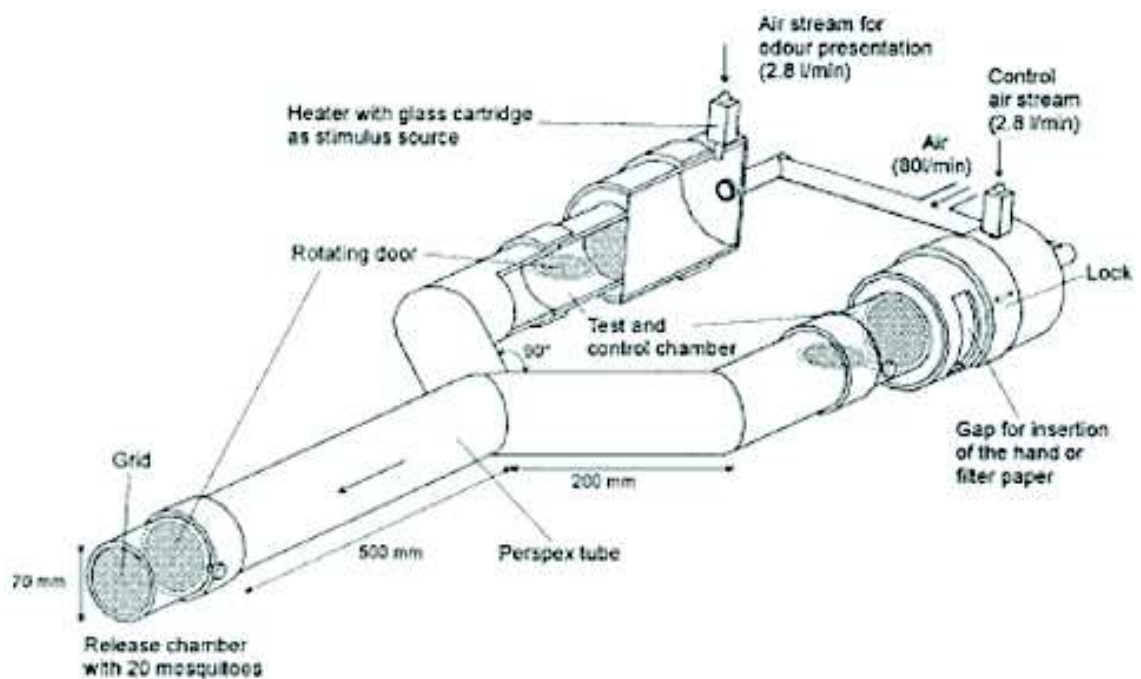
Annexe 09

Olfactomètre tubulaire à flux d'air continu utilisé par Trayner (1967)



Annexe 10

Olfactomètre en Y utilisé par Geier et Boeckh (1999).



Annexe 11

Olfactomètre à quatre bras conçu par Pettersson et utilisé par Vet *et al.*, (1983).

Comportement du parasitoïde *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson, 1880) (Hymenoptera : Aphidiidae) vis-à-vis de *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Homoptera : Aphididae) sur cinq variétés de pomme de terre *Solanum tuberosum* L.

