



HAL
open science

Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pêcher-puceron vert

Jordan Noret

► **To cite this version:**

Jordan Noret. Compétition trophique chez les interactions plante-puceron - Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple pêcher-puceron vert. Sciences du Vivant [q-bio]. 2016. hal-02796114

HAL Id: hal-02796114

<https://hal.inrae.fr/hal-02796114>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Compétition trophique chez les interactions plante-puceron

*Effet de la charge en fruits, de la disponibilité en eau et en azote chez le couple
pêcher-puceron vert*

Rapport de stage – Césure Ecole d'Ingénieur Agronomie de Nancy

Mars – Août 2016



Jordan NORET

Etudiant césurien ENSAIA

Spécialisation : Protection des cultures

Tuteurs de stage :

Marie Odile JORDAN

Marie Hélène SAUGE



Sommaire

Partie I : Présentation de la structure d'accueil	5
I. Présentation de l'INRA : Institut National de Recherche Agronomique	5
II. Unité d'accueil : Plante et Système de Cultures Horticoles	5
A. EPI : Equipe Ecologie de la Production Intégrée	6
B. EPH : Equipe Ecophysiologie des Plantes Horticoles	6
Partie II : Synthèse bibliographique	8
Quelles pratiques culturales employer afin d'augmenter la résistance des pêchers <i>Prunus persica</i> face aux pucerons ?.....	8
I. Présentation du continuum Sol – Plante – Insecte piqueur-suceur.....	8
A. Du sol à la plante	8
B. De la plante à l'insecte piqueur – suceur.....	9
II. Variables d'intérêt dans l'interaction plante - puceron.....	12
A. La croissance et le développement des apex.....	12
B. Qualité nutritionnelle de la sève et alimentation des pucerons	12
III. Influences des pratiques agricoles sur l'interaction plante – puceron.....	15
A. Effets de la fertilisation sur l'interaction plante – puceron	15
B. Effets de l'irrigation ou du stress hydrique sur l'interaction plante – puceron.....	17
Partie III : Déroulement du stage.....	19
I. Contexte du stage et missions attendues	19
A. Contexte international	19
B. Contexte et mission du projet.....	19
II. Protocole expérimental	20
A. Matériel et méthodes du projet RegPuc	20
B. Réadaptation du projet	25
III. Exploitation des résultats	25
A. Suivi cinétique des variables de la photosynthèse	25
B. Etude de la propagation du puceron cendré sur le pommier	34
IV. Les apports du stage.....	37
A. Bilan professionnel.....	37

Remerciements

Je tiens à remercier une nouvelle fois mes deux maitres de stage Marie-Odile JORDAN et Marie-Hélène SAUGE¹ de m'avoir laissé l'opportunité de réaliser ce stage fortement intéressant et de m'avoir encadré durant ces six mois. De même, je porte mes remerciements à Juliette GOUSSOPULOS pour son dynamisme et sa bonne humeur, c'était un vrai plaisir de travailler en équipe. Je remercie également Aurélie ROUSSELIN de m'avoir fourni de la bibliographie, Fred BOUVERY et Guillaume GARCIA pour les installations techniques dans la bonne humeur, Valérie SERRA pour les installations et récupérations de données sur le terrain, François LECOMPTE pour son soutien au projet, Gilles VERCAMBRE de nous avoir accordé du temps pour répondre à nos questions, puis à Rémy et Estelle avec qui j'ai partagé ce projet. Un remerciement à toutes les personnes qui sont intervenues de près ou de loin à ce projet.

Je remercie aussi Sandrine, Guy, Sylvie, Christine, Cécile, Clarisse, Lorraine, Lucile, Céline, Aurélien, Blanche, Coffi, Camille, Aurélie, et toutes les autres personnes que j'ai rencontrées avec lesquelles j'ai partagé d'agréables moments à l'INRA et dans la région.

Un grand merci à ma famille et à ma compagne Paloma d'avoir fait le trajet pour venir profiter de la région ensemble.

¹ Une forte pensée pour Marie-Hélène SAUGE qui nous a malheureusement quittés le 11 avril 2016.

Introduction

La production agricole nécessite d'être réajustée aussi bien à l'échelle régionale que mondiale du fait de l'évolution des contextes économiques, écologiques, agronomiques et du changement climatique qui affecte directement les cultures. En effet, la plupart des scénarios climatiques prévoient une augmentation de la sécheresse sur les terres cultivables dans le monde, d'ici une poignée d'années (Handmer *et al.*, 2012). Par ailleurs, les effets attendus du changement climatique varient considérablement selon les régions, y compris sur de petites distances. L'irrégularité des saisons de croissance, l'excès de chaleur ou le manque d'eau perturbent profondément les cycles des cultures et favorisent le développement des bio-agresseurs tels que les insectes phytophages. Parallèlement, le plan Ecophyto 2018 lancé en 2008 à la suite du Grenelle Environnement contraint les agriculteurs à réduire l'utilisation des produits phytosanitaires de 50% d'ici 2018. Les pratiques culturales incluant les choix des variétés ou d'associations de cultures vont devoir être adaptées à cet objectif, aux changements et à la variabilité des conditions climatiques locales. Dans ce contexte, il est nécessaire de réévaluer les impacts des pratiques agricoles usuelles aussi bien sur la productivité des cultures que sur l'environnement à court et à long termes de façon à pouvoir les utiliser pour optimiser la résistance de la plante aux bio-agresseurs sans induire de perte de production. Ainsi, l'ajustement de la fertilisation et de l'irrigation pourrait permettre de limiter le recours aux pesticides sans induire de coûts supplémentaires pour l'arboriculteur.

Mon stage s'insère dans le 1^{er} volet du projet RegPuc financé par le Ministère de l'écologie, du Développement Durable et de l'Energie dans le cadre du pan Ecophyto 2018 visant à réduire l'usage des produits phytosanitaires tout en maintenant une agriculture économiquement performante.

L'objectif du projet RegPuc est de comprendre l'effet des pratiques d'irrigation et de fertilisation sur le développement des populations de pucerons verts en vergers de pêchers, afin d'élaborer des stratégies qui optimisent la résistance sans limiter la production. Il s'appuie sur des résultats obtenus sur de jeunes arbres en pots (projet APMed – *Apple and Peach in Mediterranean orchards*, programme ARIMNET de l'ANR), qui doivent maintenant être validés en conditions de production, c'est-à-dire sur des arbres adultes portant des fruits. Le volet 1 du projet RegPuc se propose ainsi, d'évaluer en verger expérimental l'impact de la fructification sur la résistance aux pucerons et l'effet de l'infestation sur la qualité de la production, sur des arbres soumis à différents régimes de fertilisation et d'irrigation. Le second volet est une expérimentation en verger de producteur pour tester les effets à long terme (3 ans) d'une privation modérée en eau et en azote sur la résistance des arbres aux pucerons et sur la production fruitière. Les connaissances qui auront émergé de ces deux premiers volets seront enfin intégrées dans un modèle structure fonction (QualiTree) développé au sein de l'UR PSH. Ce modèle pourra ensuite être utilisé pour tester *in silico* différentes combinaisons d'itinéraires techniques incluant la taille, l'irrigation et la fertilisation et d'évaluer leurs effets à long terme sur différents aspects du fonctionnement de l'arbre dont la production fruitière, la croissance végétative et la résistance aux pucerons.

Partie I : Présentation de la structure d'accueil

I. Présentation de l'INRA : Institut National de Recherche Agronomique

L'INRA, Institut National de Recherche Agronomique est le plus grand centre de recherche agronomique en Europe et occupe la deuxième place mondiale pour ses publications scientifiques. Fondé en 1946 sous la tutelle du ministère chargé de la Recherche et du ministère chargé de l'Agriculture, ce grand organisme public français célèbre cette année ses 70 ans de recherche et d'innovation dans les domaines de l'alimentation, de l'agriculture et de l'environnement au service de la société. Ses axes de recherches restent orientés autour des grands enjeux planétaires de l'agronomie. En effet, ses objectifs restent tournés sur le maintien de la compétitivité, sur la valorisation des territoires, sur la préservation de la santé humaine, sur le développement durable de l'agriculture sur la bioéconomie.

Avec près de 1800 chercheurs, 2800 ingénieur et cadres, 4400² personnels techniques et administratifs, l'INRA fixe ses objectifs depuis l'échelle des molécules à l'échelle de la parcelle. Chaque année, ce sont près de 500 nouveaux thésards qui rejoignent l'institut tous rémunérés sur contrat et plusieurs centaines de stagiaires qui sont accueillis au sein de ses unités, pour une durée pouvant aller de quelques semaines à plusieurs mois. Au total ce sont 17 centres de recherche régionaux engagés dans une vingtaine de pôles thématiques prioritaires qui traduisent l'implication de cette structure au cœur des dynamiques régionales et qui portent son engagement dans l'Espace européen de la recherche et les relations internationales.

II. Unité d'accueil : Plante et Système de Cultures Horticoles

➤ Mission

L'unité PSH est située au cœur de la zone de production horticole de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, à l'INRA d'Avignon. Ses travaux sur les productions horticoles portent essentiellement sur les fruits et légumes consommés en frais tels que la tomate, la pêche, la pomme, etc. ayant pour objectifs de contribuer à la mise au point de scénarios techniques et paysagers en zone méditerranéenne tout en préservant la qualité de l'environnement et celle des fruits. Pour cela ses objectifs reposent sur des études de l'interaction de la dynamique des plantes avec celle de leurs bioagresseurs afin de mieux les comprendre et de modaliser leurs réponses à l'environnement et les relations trophiques.

² Chiffres 2015

➤ Objectifs

L'unité PSH se fixe plusieurs objectifs afin de répondre aux attentes de l'INRA. Elle cherche à comprendre et quantifier l'impact des pratiques agricoles, de l'organisation du paysage et des facteurs de l'environnement sur le fonctionnement de la plante et de ses organes, ainsi que sur les populations de bioagresseurs et d'auxiliaires des cultures. Ensuite, elle développe des modèles écophysio-écologiques qui permettent d'analyser la complexité des systèmes étudiés et d'évaluer leurs performances à différentes échelles. Puis à l'équipe d'Ecophysio-écologie de la Production Intégrée de l'unité conçoit sur ces bases, des scénarios techniques et paysagers adaptés à la production intégrée. Enfin, elle s'engage à accompagner cette transition au travers des collaborations avec les partenaires régionaux, institutionnels et privés.

➤ Approches

Les travaux combinent des approches expérimentales et de modélisation aux interfaces de l'agronomie, l'écophysio-écologie, la génétique, la physiologie, l'écologie des populations et communautés, l'écologie chimique et l'écotoxicologie. Les échelles d'étude vont de la cellule à l'organe (racine, feuille, fruit), la plante, la parcelle et le paysage. L'unité est divisée en deux équipes.

A. EPI : Equipe Ecologie de la Production Intégrée

Les travaux de cette équipe sont orientés autour de deux objectifs. Le premier est de comprendre la chaîne de causalité qui relie les pratiques culturales et les caractères du paysage agricole, au fonctionnement des systèmes horticoles définis par leurs composants (plantes, sol, bioagresseurs, auxiliaires), puis aux performances de ces systèmes tels que la production, la santé des plantes et les atteintes environnementales. Le second objectif consiste à réaliser des itinéraires techniques et paysagers adaptés à la production intégrée. Les objets d'étude de cette équipe sont les cultures fruitières et les cultures légumières sous abri froid. Ses activités sont organisées en 3 thématiques liées les unes aux autres : la caractérisation des pratiques des agriculteurs et de leurs impacts sur la production, les interactions tri-trophiques plantes-bioagresseurs-auxiliaires et la compréhension des mécanismes de régulation des bioagresseurs, enfin de la conception et de l'évaluation de systèmes de production intégrée.

B. EPH : Equipe Ecophysio-écologie des Plantes Horticoles

Les travaux réalisés par l'EPH visent à comprendre et à prévoir les réponses des plantes horticoles (qualité, production et architecture) sous des contraintes biotiques avec des insectes phytophages par exemple et sous des contraintes abiotiques telles que les carences nutritives, le manque d'eau et le rayonnement solaire. Cela permet d'évaluer les possibilités et les risques de réduction des intrants sur les génotypes cultivés. Les objets d'études sont la tomate dans le domaine maraîcher, le pêcher et le pommier dans le verger. Les recherches sont réalisées en parcelles expérimentales, en serres et en phytotrons. Ses thématiques de recherche s'étalent de l'échelle de la cellule à celle de la plante organisées autour de deux axes prioritaires. Le premier consiste à l'étude de la qualité du fruit sous le contrôle du génome et de la plante, en relation avec les pratiques culturales et les conditions biotique et abiotique.

Ces travaux ont pour but l'intégration quantitative de fonctions physiologiques clés dans des modèles simplifiés expliquant le développement et l'élaboration de la qualité du fruit. Le second axe consiste à l'analyse et la modélisation des interactions entre les ressources (eau, carbone, azote, matières minérales) et les fonctions essentielles de la plante (absorption, gestion et utilisation des nutriments) modulées par l'environnement (biotique et abiotique) et les pratiques culturales.

Partie II : Synthèse bibliographique

Quelles pratiques culturales employer afin d'augmenter la résistance des pêchers *Prunus persica* face aux pucerons ?

Les pucerons de la famille Aphididae se nourrissent de la sève phloémienne des plantes tout au long de leur vie impliquant une compétition trophique entre les organes puits de la plante, notamment entre les fruits et les pucerons. Le sujet de stage porte sur le suivi hebdomadaire de la floraison, de la croissance des fruits, de la photosynthèse, du potentiel hydrique et du comptage de pucerons verts *Myzus persicae* sur une variété sensible du pêcher *Prunus persica*. Ce suivi se réalise sous différentes modalités d'irrigation et de fertilisation auxquelles sont soumis les arbres.

Compte tenu du sujet de mon stage, l'étude bibliographique portera sur les effets des pratiques d'irrigation et de fertilisation sur la résistance des arbres aux pucerons foliaires. Par conséquent, nous n'aborderons pas les « top-down », c'est-à-dire la régulation des pucerons par la prédation, ni les effets d'autres facteurs exogènes tels que le climat et l'environnement. Dans ce chapitre, nous présenterons dans un premier temps les interactions de la plante avec le sol et avec les insectes piqueurs-suceurs. Dans un second temps, nous essayerons de comprendre comment se structure la résistance de la plante, i.e. d'identifier les variables du fonctionnement de la plante qui affecte sa résistance, et de décrire leurs effets sur les interactions plante – pucerons. Enfin, nous expliquerons en quoi les pratiques culturales, en particulier l'irrigation et la fertilisation, permettent d'optimiser la résistance au travers de leurs effets sur les variables de fonctionnement que nous aurons identifiées.

I. Présentation du continuum Sol – Plante – Insecte piqueur-suceur

Dans le cadre de notre étude, nous allons nous intéresser à l'irrigation et la fertilisation, deux pratiques culturales qui modifient le statut hydrique et nutritionnel du sol. C'est pourquoi nous présenterons dans cette première partie les interactions entre la plante et le sol, puis les interactions entre la plante et les insectes phytophages.

A. Du sol à la plante

1) Description synthétique du sol

Le sol est un support essentiel pour le développement des plantes. Il est constitué de quatre éléments principaux : la matière organique, les constituants minéraux, l'eau et l'air en proportion variable suivant le type de sol : naturel (forêt, prairie) ou artificiel (pot, serre, etc.). L'eau qui s'infiltre dans le sol se charge en sels minéraux, gaz carbonique et en oxygène. Cette solution chargée en éléments minéraux peut être absorbée par les racines pour subvenir aux besoins de la plante (pertes transpiratoires et eau constitutive des tissus). Ce qui n'est pas prélevé par la plante constitue soit la réserve utile du sol soit est perdu par évaporation ou drainage entraînant des pertes d'éléments minéraux.

2) Circulation des sèves dans la plante

➤ Sève brute

Les plantes absorbent l'eau et les éléments majeurs présents dans le sol (azote, phosphore, potassium) par les poils absorbants des racines. Ces éléments sont transportés dans la sève xylémienne sous forme minérale ou sous forme réduite (Asparagine et Glutamine pour l'azote chez les rosacées fruitières) jusqu'aux parties aériennes (feuilles, bourgeons, fruits). Pour transporter la sève brute les plantes utilisent deux mécanismes : l'effet aspirant et la pression racinaire. L'effet aspirant est lié à la transpiration de la plante qui libère la vapeur d'eau au niveau des stomates dans les feuilles créant ainsi un gradient de pression qui aspire la colonne d'eau dans le xylème. Ensuite, si le taux d'humidité du sol est très élevé, le potentiel hydrique des racines est plus faible que celui du sol provoquant ainsi la diffusion de l'eau dans la plante par les racines où elle s'accumule et exerce une légère pression. L'excès d'eau absorbée est éliminé par guttation au niveau des feuilles. Dans les arbres, la sève brute circule dans le xylème localisé dans l'aubier (ou bois) formé de cellules allongées. Au niveau des feuilles cette sève est à disposition de toutes les cellules. Elle fournit le substrat nécessaire à la photosynthèse, l'eau.

➤ Sève élaborée

Les feuilles synthétisent les sucres solubles grâce à la photosynthèse consommatrice de carbone et d'eau. Chez les rosacées fruitières, les principaux sucres circulants sont le glucose et le sorbitol. Le saccharose et le fructose sont présents en moindre quantité. Le transport se fait via le phloème à destination de tous les organes pour leur permettre d'assurer leurs dépenses énergétiques (maintenance, croissance et autres dépenses métaboliques comme l'absorption et la réduction des nitrates). Dans les arbres, la sève élaborée circule dans les vaisseaux du phloème (ou liber) situés juste sous l'écorce.

B. De la plante à l'insecte piqueur – suceur

Les plantes de par leurs fleurs, leurs feuilles ou leurs fruits, constituent une source de nourriture à ciel ouvert pour les insectes phytophages. Elles disposent différents mécanismes de défense dont les mécanismes dépendent en partie de leur état de vigueur et donc indirectement de la qualité du sol.

1) Les modes de résistance des plantes aux insectes phytophages

Les plantes peuvent utiliser trois mécanismes de défense contre les insectes phytophages : antixénose, antibiose, et la tolérance (Beck, 1965 ; Horber, 1980).

- **L'antixénose** : la plante se comporte comme un hôte médiocre, la pilosité ou des composés chimiques agissent comme répulsifs. L'insecte choisit alors une autre plante pour se nourrir.
- **L'antibiose** : la plante agit sur la biologie de l'insecte, sur sa reproduction. Des composés toxiques ou inhibiteurs peuvent par exemple perturber le métabolisme de l'insecte et provoquer sa mort.

- **La tolérance** : la plante supporte l'attaque de l'insecte, montre sa capacité de croître, de se reproduire ou de réparer mais les dégâts provoqués sur le rendement ou la qualité sont limités.

Ces trois mécanismes de résistance, dont les déterminismes génétiques sont différents, sont interconnectés. Les différentes variétés ou populations d'une même espèce ont des capacités de résistances différentes. Plusieurs de ces mécanismes peuvent coexister et s'exprimer plus ou moins chez une même plante. Les variétés les plus sensibles n'en possèdent aucun (Ripusudan, L. *et al.*, 2002).

La résistance des plantes aux pucerons peut être associée avec une mort cellulaire localisée sur le site de la colonie (Boyko *et al.*, 2006 ; Lyth, 1985).

2) Fiche d'identité de *Myzus persicae*

a) Description

Les adultes ailés présentent une tâche noire sur l'abdomen vert, un thorax noir et deux longues paires d'ailes translucides. Les aptères quant à eux sont plus petits, verts clairs, avec des cornicules (tubes pairs sécrétant des substances cireuses agissant comme phéromone d'alarme ou de matériaux de couverture) et une cauda assez courte.

b) Biologie

En climat tempérée, le puceron vert est une espèce holocyclique, c'est-à-dire qu'elle dispose de deux modes de reproduction : une voie asexuée (parthénogénèse) et une voie sexuée. Il s'agit également d'une espèce diécique dont l'hôte primaire est le Pêcher (ou le Prunier) et les hôtes secondaires sont surtout des plantes herbacées annuelles. A partir de la ponte, la longévité de la larve dure en moyenne 7 jours à 25°C, c'est-à-dire qu'elle passe au stade adulte. Un adulte puceron a une durée de vie moyenne de 10 jours à 25°C. Le taux de fécondité varie en fonction de l'âge du puceron mais correspond en moyenne à 2.5 larves / jour à 25°C.

c) Cycle de vie

Le cycle de vie de *Myzus persicae* dépend du climat, de la disponibilité de son hôte primaire *Prunus spp*, plus spécialement *P. persica* (Blackman, 1974). Dans les serres et dans les régions méridionales, *M. persicae* se perpétue par parthénogénèse, les virginipares hivernant sur les plantes-hôtes secondaires. Dans les régions tempérées, l'éclosion de l'œuf d'hiver se déroule en avril donnant naissance à la fondatrice, une femelle aptère parthénogénétique vivipare. Celle-ci engendre une quarantaine de larves, devenant des adultes ailés ou aptères. Après 3 générations, se déroule la production des formes ailées uniquement, qui émigrent sur des plantes-hôtes secondaires (sous l'influence de la compétition intra-spécifique et de l'état physiologique de la plante). Plusieurs générations de femelles parthénogénétiques vivipares (ailées et aptères) se succèdent sur les plantes-hôtes secondaires. Ensuite, il y a l'apparition des sexupares ailés en automne qui retournent sur la plante-hôte primaire et y engendrent des femelles sexuées. En même temps, s'observe l'apparition de mâles sur les plantes secondaires et qui vont s'accoupler avec les femelles vers la fin

d'octobre. Enfin, la ponte de l'œuf d'hiver à la base des bourgeons sera à l'origine d'un nouveau cycle l'année suivante.

d) Un ravageur important

Avec plus de 400 espèces plantes hôtes répartis dans 40 familles, *Myzus persicae* est une espèce extrêmement polyphage et cosmopolite. L'usage intensif et continu d'insecticides depuis plusieurs années a entraîné l'apparition d'une résistance à plusieurs catégories d'insecticides. Depuis 40 ans, plusieurs études ont mis en évidence la remarquable capacité de ce puceron à développer près de sept mécanismes indépendants lui permettant de contourner les effets toxiques des insecticides (Bass *et al.*, 2014). La première observation d'une résistance chez cette espèce remonte en 1955, mais au jour d'aujourd'hui, elle est résistante à de nombreuses classes d'insecticides tels que les organophosphorés, les carbamates, les pyréthrinoides, les cyclodiènes, les néonicotinoïdes faisant de *M. persicae* une espèce très résistante largement répandue dans le monde (www.pesticideresistance.com).

Ce puceron est un ravageur majeur des cultures dans le monde (Van Emden & Harrington, 2007). Il existe de nombreux facteurs qui ont renforcé le rôle nuisible de cet insecte tels que sa répartition, son cycle de vie, sa capacité de dispersion et à développer des résistances aux insecticides, l'étendu des plantes hôtes. Il cause des dégâts conséquents sur les plantes hôtes en leur transmettant des virus et en produisant du miellat qui peut entraîner l'apparition d'un champignon : la fumagine qui contrarie la photosynthèse. Cet insecte est en effet un véritable vecteur de virus contre lesquels on ne dispose d'aucun moyen curatif tels que la sharka du pêcher, mosaïque du concombre, près d'une centaine au total (Blackman & Eastop, 2000).

3) Prélèvement de la sève élaborée par les pucerons

Les pucerons ingèrent la sève du phloème de leur plante hôte grâce à leurs pièces buccales formées principalement de deux paires de stylets fins et souples. Les stylets sont accolés l'un à l'autre sur toute la longueur du rostre. Ils coulissent les uns par rapport aux autres en délimitant des canaux salivaires et alimentaires. Les stylets permettent aux pucerons d'effectuer des piqûres dans les plantes et d'atteindre les faisceaux criblo-vasculaires du phloème, transporteurs de sève élaborée. Lors de l'insertion des stylets puis de leur pénétration dans le phloème, les pucerons sécrètent plusieurs types de salive jouant un rôle fondamental dans l'acceptation de la plante hôte. Une salive gélifiante, déposée à la surface de la plante puis en continu lors du cheminement des stylets entre les cellules, forme une gaine qui isole ces derniers des tissus de la plante. Elle joue un rôle de barrière physique limitant les flux calciques transmembranaires (Will *et al.*, 2007) et réduit ainsi le blocage du flux de sève, et probablement aussi de barrière chimique en captant les dérivés réactifs de l'oxygène. La salive liquide constitue le deuxième type de salive produit par les pucerons. Lorsqu'un puceron effectue une ponction de sève élaborée, il injecte en premier lieu de la salive liquide dans les vaisseaux du phloème. Elle est constituée de plusieurs enzymes tels que des oxydases, des pectinases et des cellulases (Miles, 1999). Cette salive joue une part importante dans le contournement des défenses immédiates de la cellule végétale en inhibant,

directement ou indirectement, la coagulation des protéines phloémiennes et les dépôts de callose.

Les pucerons détournent alors le flux de la sève élaborée à leur profit, provoquant ainsi une compétition trophique avec les organes puits. Il est donc nécessaire de connaître les variables d'intérêt du puceron sur la plante hôte afin de pouvoir les moduler de façon à renforcer la résistance de la plante.

II. Variables d'intérêt dans l'interaction plante - puceron

Plusieurs variables du fonctionnement de la plante sont susceptibles de favoriser l'installation, le développement et l'alimentation des pucerons. Elles peuvent être manipulées par les pratiques culturales ce qui devrait nous permettre de comprendre comment seules ou en interaction elles structurent la résistance. Ces variables affectent la performance du puceron définie par sa capacité de croissance, de développement, de reproduction et sa longévité de l'espèce (Hale *et al.*, 2003).

A. La croissance et le développement des apex

➤ Croissance individuelle des rameaux

Le pêcher présente une croissance monopodiale, c'est-à-dire que c'est le bourgeon terminal axial qui se développe prioritairement. Les bourgeons axillaires latéraux donneront les branches. Dans certains cas (abricotier, châtaigner, cognassier, etc.) le bourgeon axial se développe peu ou avorte laissant alors le relai aux bourgeons axillaires : c'est la croissance sympodiale. Chez les arbres adultes et non taillés, la croissance et la feuillaison des rameaux végétatifs sont assez brèves lié à l'individualisation voir de l'abscission très précoce des bourgeons terminaux (Assaf, 1966).

Pour Lauri (1990 – 1991), la notion de vigueur reste ambiguë. Concernant le Pêcher, il considère « qu'un axe est d'autant plus vigoureux qu'il est caractérisé par un diamètre important, des entre-nœuds longs, des ramifications sylleptiques nombreuses et développées, et un plastochrone court (période qui s'écoule entre l'initiation d'une feuille et celle de la feuille suivante). En accord avec Champagnat, il conclut que « l'ensemble de ces caractères constitue ce que l'on devrait appeler le syndrome de vigueur ».

B. Qualité nutritionnelle de la sève et alimentation des pucerons

La qualité de la sève pour l'alimentation des pucerons est liée par sa composition chimique qui définit ses propriétés nutritionnelles et son absence de toxicité et ses propriétés physiques qui déterminent son accessibilité ou sa facilité de prélèvement. et physique. La sève élaborée est un mélange de substances organiques et inorganiques (Komor *et al.*, 1996).

1) La composition chimique

La sève est constituée d'eau, d'éléments primaires (sucres solubles et acides aminés solubles) et secondaires (principalement des phénols) qui interviennent dans la défense

chimique de la plante ou dans la résistance au stress hydrique (dans le cas des dehydrines). Le puceron prélève la sève de manière passive, ce qui implique qu'il doit réguler les déséquilibres nutritionnels ou les toxicités éventuelles.

➤ Les éléments primaires

La sève élaborée des plantes est riche en nutriments: elle contient une forte quantité de sucres mais également des acides aminés, des acides organiques, des vitamines et des ions inorganiques. Les sucres et les acides aminés sont les métabolites principaux de la sève (Dinant *et al.*, 2010). Le saccharose est le glucide le plus circulant dans la sève et sa concentration varie en fonction des espèces végétales. Or le saccharose pose deux problèmes physiologiques pour les pucerons : d'une part parce qu'il ne peut être assimilé directement et que sa valeur nutritionnel dépend de son hydrolyse en monosaccharides tels que le glucose et le fructose. D'autre part, du fait de sa concentration élevée dans la sève du phloème, sa pression osmotique est considérablement plus élevée que celle du puceron (Downing, 1978 ; Wilkinson *et al.*, 1997). Il en résulte un gradient osmotique qui pourrait générer un flux non contrôlable par le puceron jusqu'à ses tissus ou provoquer sa dessiccation. La sève est également composée d'autres glucides tels que les hexoses (e.g. glucose et fructose), le raffinose, les polyols (mannitol et sorbitol). En effet, elle contient de l'eau, des acides aminés, du saccharose, des vitamines et quelques hormones. De même, les acides aminés sont la principale forme réduite de l'azote qui circule dans la sève, et leurs proportions varient suivant les espèces (Dinant *et al.*, 2010).

La croissance et la fécondité des insectes phytophages sont généralement limités par la quantité d'azote disponible dans la sève ou de sa qualité nutritionnelle. Dans le règne animal, et donc celui des pucerons, on distingue deux types d'acides aminés : les acides aminés essentiels et les acides aminés non essentiels (Sandström et Moran, 2001 ; Nowak et Komor, 2010). Les acides aminés essentiels, au nombre de 9 parmi les 20 acides aminés existants, correspondent à ceux que les pucerons ne peuvent synthétiser et donc qui doivent être apportés par l'alimentation.

Les pucerons possèdent des bactéries endosymbiotiques, *Buchnera aphidicola*, capables de transformer les acides aminés non essentiels en acides aminés essentiels (Douglas, 1998) leur permettant ainsi de maintenir un taux de reproduction (Dixon, 1998) élevé malgré les faibles concentrations en azote dans la sève du phloème. En échange, les pucerons approvisionnent constamment les bactéries en sucres et en acides aminés non essentiels tels que le glutamate, la serine, l'aspartate, la glutamine, etc., nutriments présents en abondance dans la sève des plantes. *Bruchnera aphidicola* est une bactérie transmise à la descendance (Baumann, 2005). Par exemple le puceron du pois est capable d'obtenir près de 90% des acides aminés essentiels nécessaires pour leur croissance grâce à leurs bactéries symbiotiques (Douglas, 2006).

La population de pucerons serait plus importante lorsque les conditions sont favorables ; les femelles testent la qualité de la plante en prélevant un échantillon de feuille de celle-ci et décident ou non de rester, ce qui explique une forte population d'insectes sur les plantes

vigoureuses. (Xian *et al.*, 2007). Le puceron s'alimente tant que ses besoins ne sont pas satisfaits. Si la composition de la sève ne lui convient pas, il s'alimente longtemps ce qui nuit à ses performances.

Equilibre C/N => La production de miellat est liée à l'excrétion du carbone excédentaire.

➤ Les éléments secondaires

Les plantes synthétisent des composés secondaires de manière générique, en cas de stress trophique (hydrique notamment) ou pour lutter contre un bioagresseur permettant de limiter le développement des insectes phytophages en général. Certains de ces composés peuvent avoir une double fonction : ainsi certaines déhydrines permettent de lutter contre un stress hydrique et une herbivorie. Il existe quatre grands groupes chimiques de défense chez les plantes contre les ravageurs (Schoonhoven *et al.* 1998) : les composés azotés (tels que les alcaloïdes et des acides aminés non protéinogènes), les glycosides cyanogénétiques et les glucosinolates, les terpénoïdes (terpènes, cardénolides) et les composés phénoliques (tannins, lignines, polyacétates). Ces éléments altèrent ainsi la qualité de la sève du point de vue des pucerons qui vont décider ou non de rester sur l'hôte selon leur seuil de sensibilité ou de la concentration des composés de défense.

Plusieurs lectines (Banerjee *et al.*, 2004 ; Dutta *et al.*, 2005 ; Sylwia *et al.*, 2006) et inhibiteurs de protéases (Ribeiro *et al.*, 2006 ; Rahbe *et al.*, 2003) permettent de lutter contre les pucerons. Ces protéines véhiculées dans la sève élaborée, et agiraient comme un répulsif (antixénose) sur certaines espèces de pucerons en bloquant la circulation des nutriments vers les sites des pucerons (Girousse and Bournoville, 1994 ; Caillaud and Niemeyer, 1996). D'autres métabolites secondaires intervenant dans la résistance aux pucerons ont été identifiés tels que les acides hydroxamiques (Hansen, 2006) et les hexanaldéhydes (Vancanneyt *et al.*, 2001).

2) Les propriétés physiques

➤ Viscosité de la sève

La viscosité de la sève est un paramètre important pour les pucerons qui se nourrissent passivement de celle-ci. Ainsi, un puceron aura plus de difficultés à s'alimenter sur une plante dont la sève est visqueuse plutôt que sur celle où la sève l'est moins. La viscosité de la sève dépend principalement de la concentration en sucres : la viscosité de la sève augmente d'autant plus que la concentration en sucres augmente. Or la concentration en sucres dépend de la quantité de sucres produite lors de la photosynthèse dans les feuilles mais également de la quantité d'eau dans la sève, c'est-à-dire de l'état hydrique de la plante qui dépend lui-même de l'état hydrique du sol.

➤ Pression de turgescence

La pression de turgescence est liée à l'entrée d'un flux d'eau dans les cellules végétales et leurs vacuoles. Elle dépend alors directement de l'irrigation apportée. De ce fait, les plantes en stress hydrique auront des cellules en phase de plasmolyse, ce qui complexifie l'accès aux nutriments pour les pucerons. Cette pression détermine la disponibilité des nutriments, c'est-à-dire la facilité avec laquelle le puceron pourra ponctionner la sève.

Bien qu'il y ait de nombreuses études concernant les variables qui structurent la résistance de la plante vis-à-vis des pucerons, les résultats de la bibliographie restent confus voire contradictoires. Cette divergence peut s'expliquer par le fait que les interactions entre ces variables qui n'ont que rarement été prises en compte dans ces études. La résistance d'une plante découle de son équilibre fonctionnel, c'est-à-dire de l'équilibre qui s'instaure entre les métabolismes de croissance, de mise en réserve et de défense.

III. Influences des pratiques agricoles sur l'interaction plante – puceron

A. Effets de la fertilisation sur l'interaction plante – puceron

➤ Sur les plantes

En agriculture, la vigueur d'une plante est intensifiée principalement avec la fertilisation azotée afin de maximiser la production. Or l'emploi de fertilisants peut impacter le développement des insectes sur deux aspects : d'une part via le statut nutritionnel de la plante et d'autre part via les composés de défense de la plante. En effet, une meilleure qualité nutritionnelle peut favoriser la croissance de la population d'insectes (Awmack & Leather, 2002) puisque l'azote est un macronutriment essentiel à leur développement (Denno *et al.*, 2002 ; Behmer, 2009). En revanche, un usage abondant de fertilisants peut se montrer nocif pour les insectes phytophages (Zehnder & Hunter, 2009 ; Hosseini *et al.*, 2010 ; Sauge *et al.*, 2010) qui s'expliquerait par un déséquilibre des nutriments dans la sève (Zehnder & Hunter, 2009). L'application d'engrais azoté peut également modifier le ratio N / P, N / C ou avec d'autres macronutriments (Cisneros & Godfrey, 2001 ; Chau *et al.*, 2005 ; Tao & Hunter, 2012). La plupart des insectes possèdent un niveau optimal des macronutriments dans les tissus de la plante, ce qui justifierait le fait qu'un changement du ratio des macronutriments dans la plante puisse affecter l'alimentation et la performance des insectes phytophages (Sternner & Elser, 2002) et même leur nombre (Awmack & Leather, 2002 ; Denno *et al.*, 2002 ; Zehnder & Hunter, 2009).

Une expérience menée sur des pêchers de un an [*Prunus persica* (L.) Batsch] a conclu que la disponibilité en azote lors de la période de plus forte croissance des axes, influence les composants de la croissance et donc l'architecture de l'arbre. (Médiène, et al, 2002). En effet, la période d'application d'un engrais (Taylor *et al.*, 1975) influence en grande partie

l'efficacité de celui-ci (Stassen *et al.*, 1981). Des études réalisées à différentes périodes de l'année ont révélé que la fertilisation azotée favorisait la croissance végétative en été alors qu'à l'automne, elle alimentait les réserves de l'arbre en azote pour ensuite les mobiliser le printemps prochain (Millard 1996 ; Tagliavini *et al.*, 1997)

Une forte disponibilité en azote favorise la distribution de la sève vers les organes en croissance, plus particulièrement vers les feuilles (Delap, 1967 ; Taylor & May, 1967 ; Lee & Titus 1992 ; Ro & Park 2000). Cela peut également augmenter la concentration d'azote dans tous les organes de la plante (Hill-Cottingham and Williams 1967 ; Maust and Williamson 1994)

La croissance de la population des insectes phytophages dont les pucerons, est régulée par la qualité de la plante hôte (Kytö *et al.*, 1996; Sauge *et al.*, 2010). Il a été démontré que l'azote modifie la quantité et la qualité des composés de défense de la plante (Olson *et al.*, 2009 ; Sauge *et al.*, 2010).

➤ **Sur les insectes phytophages ou les pucerons**

Les insectes se nourrissant de la sève des plantes tels que les pucerons réagissent différemment en fonction des taux d'azote dans les plantes hôtes (Van Emden, 1996 ; Khan and Port, 2008) due à la rareté des composés azotés dans les tissus de la plante, plus précisément dans la sève élaborée du phloème (Mattson, 1980). Les insectes suceurs de sève tels que les pucerons sont influencés positivement par l'augmentation du taux d'azote dans la sève des plantes (Awmack & Leather, 2002 ; Behmer, 2009).

Bentz *et al.*, (1995), ont mis en évidence une corrélation linéaire positive entre le taux d'azote des protéines dans les feuilles et la quantité d'azote apportée aux plantes. Or, la fertilisation accroît la teneur en azote foliaire stimulant aussi l'appétence (effet positif de l'engrais chimique pour *Myzus p.*). La quantité d'azote foliaire, favorable aux performances des insectes, dépend de la dose d'engrais apportée.

La grande différence de teneur en azote entre les animaux et les plantes expliquerait le fait que la plupart des herbivores soient attirés par les plantes ayant une concentration en Azote plus importante (Southwood, 1973). Certains scientifiques évoquent même le fait que dans le régime alimentaire des insectes phytophages, le taux d'azote est le facteur le plus important qui influe sur leur performance (Awmack & Leather, 2002). La performance de la reproduction de *Myzus persicae* par exemple, est corrélée à la concentration en protéines solubles dans les feuilles qui est la plus élevée à une fertilisation azotée intermédiaire, 160 mg/l N dans le cadre d'une étude (Van Emden 1966, Van Emden & Bashford 1969-1971). L'augmentation du taux d'azote dans les plantes hôtes favorise la survie, la fécondité et le développement de plusieurs insectes phytophages incluant les pucerons (Dixon, 1970, 1987 ; White, 1984 ; Jones & Coleman 1991 ; Thomas & Hodkinson 1991). Une étude illustre l'importance de l'azote sur la fécondité des insectes phytophages en analysant l'impact des variations de la qualité de la sève du phloème du sycamore (*Acer pseudoplatanus*) sur une espèce de puceron (*Drepanosiphum platanoidis*). Au printemps, la sève du phloème est plus riche en acides aminés et cela s'est caractérisé par une très forte fécondité chez cet insecte

alors qu'en période de maturité des feuilles, la reproduction avait cessé du fait d'une baisse de concentration en acides aminés dans la sève (Dixon, 1970).

Lorsqu'un insecte femelle est situé sur une plante de faible qualité pourrait modifier son comportement en réduisant le nombre d'œufs lors de la ponte, ou dans certains cas, en adaptant la taille et la composition nutritionnelle de chaque œuf (Leather et al, 1987)

La fertilisation des plantes augmente les taux de nitrate et d'acides aminés dans celles-ci (Mengel & Kirkby, 2001), et accroît alors la qualité nutritionnelle et l'attractivité des insectes phytophages (van Emden, 1966 ; Minkenberg and Fredrix, 1989 ; Bentz and Larew, 1992 ; Bentz *et al.*, 1995). De fortes concentrations en azote dans les feuilles favorisent la croissance et la reproduction de ces insectes (Dixon, 1970 ; Mattson, 1980 ; Larsson, 1989 ; Waring and Cobb, 1992 ; Douglas, 1993 ; Slosser *et al.*, 1998) et diminuerait leur sensibilité à certains insecticides (McKenzie *et al.*, 1995). D'autres études ont également mis en évidence qu'en plus de la valeur nutritionnelle de la plante, le ratio des nutriments influence le taux de croissance et le temps de développement des insectes phytophages (Busch and Phelan, 1999 ; Jansson and Ekblom, 2002). La fertilisation azotée n'affecte pas toute la famille des aphididés de la même façon. Van Emden, en 1966, démontre que la fertilisation azotée favorise le développement de *Myzus persicae* (Sulz.).

B. Effets de l'irrigation ou du stress hydrique sur l'interaction plante – puceron

➤ Sur les plantes

Face à la rareté de la ressource en eau et la sécurité alimentaire dans le monde, il est primordial de comprendre comment les plantes aux champs peuvent résister et s'adapter aux multiples stress qu'elles subissent tels que la sécheresse et les températures élevées. Il est en effet impératif d'améliorer la tolérance à la sécheresse de celles-ci face à ces changements environnementaux. L'irrigation, tout comme la fertilisation, affecte directement le métabolisme de la plante et donc indirectement celui de l'insecte phytophage.

La croissance des végétaux est associée à la division cellulaire, à l'élongation des cellules et à leur différenciation, tous contrôlés par l'interaction des facteurs génétiques, physiologiques, écologiques et morphologique. La qualité et quantification de cette croissance dépend donc de ces facteurs qui sont influencés par la disponibilité en eau. La croissance cellulaire est très affectée par les déficits en eau du fait d'une diminution de la pression de turgescence (Taiz & Zeiger, 2006). Lors d'une déficience excessif en eau, l'élongation des cellules végétales est inhibée par l'interruption du flux de la sève brute dans le xylème à proximité (Nonami, 1998).

Le développement des phytomères est sensible aux conditions environnementales telles que la disponibilité en eau (Hippis et al. 1995) qui peuvent influencer la ramification de l'arbre (Pagès et al. 1993 ; Génard et al. 1994).

Les conditions de stress sur les plantes telles que le stress hydrique ou les carences minérales dans le sol peuvent modifier leur résistance aux insectes nuisibles (Louda & Collinge, 1992). Cela peut s'expliquer par la modification des propriétés physiques de la sève. Le stress hydrique pourrait augmenter la qualité nutritionnelle de la sève du phloème du fait de l'augmentation de la pression osmotique et celle de la concentration en acides aminés essentiels. Cependant, cela affectera également la viscosité rendant la sève plus difficile à ponctionner augmentant alors la durée d'ingestion (Hale *et al.* 2003).

La recherche bibliographique montre les effets à la fois positifs et négatifs des modes d'irrigation et de fertilisation sur les cultures sensibles aux pucerons. Ces résultats contrastés peuvent s'expliquer par plusieurs hypothèses. Tout d'abord, toutes les études précédemment vues ne portent pas spécifiquement sur le puceron *Myzus persicae*, ni même sur le pêcher *Prunus persica*, pouvant alors expliquer une variation aussi bien sur le lieu de ponction et donc l'organe affecté que sur la réaction de l'arbre hôte. Ensuite, cette variabilité peut s'expliquer par la période, la durée, l'intensité, la quantité des traitements d'irrigation et de fertilisation. De même, les besoins en eau et en azote des arbres varient d'une saison à l'autre, d'un état physiologie à l'autre et des conditions climatiques. Enfin, nous pouvons supposer une combinaison possible entre les variables susceptibles de contrôler l'infestation des pucerons. En effet, l'eau disponible dans le sol influence la photosynthèse. Or l'assimilation de l'azote et du carbone (photosynthèse) sont interdépendantes. La photosynthèse est une source d'énergie, de pouvoir réducteur et de squelettes carbonés pour l'assimilation de l'azote. Et la photosynthèse a besoin de l'azote pour bien fonctionner (Deroche, 1983.)

Pour terminer, la résistance d'un arbre aux pucerons va dépendre des propriétés propres à chaque végétal : sa génétique, les propriétés physico-chimiques de son sol, de son exposition à la lumière, son architecture, etc. Les propriétés génétiques de l'arbre regroupent l'ensemble des caractéristiques internes telles que la synthèse de métabolites secondaires nuisibles aux pucerons ou la croissance. Nous avons pu constater qu'en modifiant les apports hydrominéreaux aux arbres, il était possible de moduler sur la qualité de la sève voire même de la synthèse de certains composés secondaires permettant de contrôler l'infestation de pucerons. Il semble alors possible d'utiliser cette pratique culturale (fertirrigation) afin de contrôler la population de puceron. Malgré plusieurs études cherchant la compréhension de l'influence de l'irrigation et/ou de la fertilisation sur ce ravageur, les résultats ont démontré de fortes divergences. Cela s'expliquerait par l'ensemble des variabilités des caractéristiques propres à chaque espèce étudiée.

Partie III : Déroulement du stage

I. Contexte du stage et missions attendues

A. Contexte international

Les scénarios d'évolution climatique convergent vers un réchauffement global de la surface de la Terre et des océans mais également vers une fréquence plus élevée des épisodes extrêmes tels que la canicule et la sécheresse. L'augmentation des températures favorise le développement des maladies ou la dissémination des insectes phytophages soit directement (variation de leur cycle de développement, réduction de leur habitat, créations de nouvelles conditions favorables en se rapprochant des pôles); soit indirectement en affectant le comportement des plantes via les stress abiotiques (hydrique, carence en minéraux) qu'elles subissent et qui modifient leur métabolisme de défense. En France, les agriculteurs sont ainsi confrontés à une grande problématique, celle de maintenir un système agricole économiquement viable, écologiquement plus sain dans un contexte saisonnier favorable au développement des bioagresseurs.

Avec une production supérieure à 13 millions de tonnes selon la FAO, le pêcher est cultivé sur l'ensemble des continents. L'Asie est le premier producteur mondial de pêches avec près de 50% du tonnage mondial, suivi de l'Europe avec une production de 4.2 millions de tonnes en 2013 puis de l'Amérique. Au sein de l'Europe, ce sont les pays autour de la Méditerranée les plus grands producteurs : l'Italie (38% de la production européenne), l'Espagne (36% de la production), la Grèce (16% de la production) puis la France (6% de la production)³. Sur le pourtour de la Méditerranée, les infestations de pucerons constituent un problème majeur en arboriculture fruitière. Le puceron vert, *Myzus persicae*, correspond à l'espèce la plus retrouvée sur pêcher. En outre le fait qu'il implique des dommages directs sur les arbres en déformant le feuillage, ce puceron est un vecteur de nombreux virus dont la sharka (*Plum pox virus*). Avec l'existence de résistances à plusieurs insecticides, il est très complexe d'assurer une protection totale pour ces cultures. Dans le sud de la France, en Espagne et en Italie, seul un nombre réduit d'insecticides restent efficaces imposant alors la recherche de nouvelles stratégies de lutte. La recherche bibliographique montre une sensibilité des insectes nuisibles aux pratiques agricoles telles que la taille, l'irrigation et la fertilisation, modifiant ainsi les interactions plante – bioagresseur. Ces pratiques peuvent alors être employées afin d'améliorer la résistance de la plante en limitant l'usage de produits phytosanitaires.

B. Contexte et mission du projet

L'objectif du projet RegPuc est de comprendre les effets des pratiques de l'irrigation et de la fertilisation sur le développement des populations du puceron vert du pêcher en verger.

³ Source : Eurostat / SSP

Cela permettra d'identifier des stratégies qui optimisent la résistance sans pénaliser la production. Ce projet s'appuie sur des résultats obtenus sur de jeunes arbres en pots du projet APMed - *Apple and Peach in Mediterranean orchards*, programme ARIMNET de l'ANR) qui doivent être désormais validés en conditions de production, c'est-à-dire avec des arbres adultes portant des fruits. Le projet RegPuc propose ainsi de trouver la meilleure combinaison irrigation / fertilisation assurant un bon rendement et une résistance aux pucerons.

II. Protocole expérimental

A. Matériel et méthodes du projet RegPuc

1) Les espèces étudiées

a) Pêcher *Prunus persica*

Le pêcher est un arbre fruitier de la famille des rosacées très répandu dans les régions tempérées du monde notamment du fait de sa rusticité et de sa capacité à supporter les températures négatives jusqu'à -15 °C. Cependant, du fait de sa floraison parfois très précoce, les gelées printanières peuvent être préjudiciables à la fructification. Il s'agit là d'une plante pérenne à feuilles caduques pouvant produire des fruits (plus précisément des drupes) pendant 15 à 20 ans. A ce jour, il existe plus d'une centaine de variétés de *Prunus persica*, à chair jaune ou blanche, au parfum plus ou moins prononcé, résistante plus ou moins aux maladies. Son cycle de développement est constitué de neuf stades successifs sur l'échelle BBCH résumé dans le *tableau 1* suivant (Meier *et al.*, 1994).

Stade phénologique	Descriptions	Période
Stade 0	Germination / Sortie de dormance	Novembre – Mi-mars
Stade 1	Développement des bourgeons	Mars
Stade 2	Développement des feuilles	Mars
Stade 3	Développement des tiges et pousses	Mars
Stade 4	Apparition de l'inflorescence	Février - Mars
Stade 5	Floraison	Fin février - Avril
Stade 6	Développement des fruits	Mars - Juin
Stade 7	Maturation des fruits et graines	Juin – Octobre
Stade 8	Sénescence, début de la phase de dormance	Octobre - Novembre

Tableau 1 : Stades de développement de Prunus persica et leur période dans une année

La variété de *Prunus persica* que nous allons étudier est Alexandra ®, une variété de pêche blanche précoce aux fruits colorés, de bon calibre et de bonne qualité gustative. Il s'agit là d'une variété sensible aux infestations de *Myzus persicae*.

b) Pucerons *Myzus persicae* et *Brachycaudus persicae*

➤ Caractéristiques de la famille

Ces pucerons sont des insectes phytophages de type piqueur-suceur. Ils appartiennent à la famille des Aphididés de l'ordre des Hémiptères.

Espèces	Hiver	Printemps	Eté	Automne
<i>Myzus persicae</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Hivernation à l'état d'œuf - Ecllosion des fondatrices en février 	<ul style="list-style-type: none"> - 4 à 5 générations de virginipares, pic des infestations en Mai. - Individus d'abord aptères, puis ailés (reproduction asexuée par parthénogénèse) 	<ul style="list-style-type: none"> - Migration fin juin sur les hôtes secondaires 	<ul style="list-style-type: none"> - Retour des adultes sur les pêchers pour s'accoupler et pondre (reproduction sexuée)
<i>Brachycaudus persicae</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Hivernation des femelles aptères sur les racines et parties basses des arbres et multiplication par parthénogénèse - Hivernation à l'état d'œuf 	<ul style="list-style-type: none"> - Ecllosion des fondatrices - Transport par les fourmis des fondatrices et des femelles aptères sur les jeunes rameaux - Multiplication des fondatrices 	<ul style="list-style-type: none"> - Retour sur les racines et les parties basses de l'arbre si les températures sont trop importantes 	<ul style="list-style-type: none"> - Retour seulement en automne sur les racines et les parties basses de l'arbre lorsque les températures de l'été sont favorables - Reproduction par parthénogénèse et reproduction sexuée

Tableau 2 : Cycles biologiques de *Myzus persicae* et de *Brachycaudus persicae* (Ondet S, 2003 et SudArbo, 2012)

2) Conditions de l'expérimentation

L'hiver de 2015-2016 a été classé comme l'hiver le plus chaud depuis 1900 en France du fait des douces températures liées à la prédominance des flux de sud-ouest à ouest. Durant près de trois mois, la France n'a pas connu de vague de froid ni même de véritables conditions hivernales. Ces conditions n'ont pas permis de répondre aux besoins de vernalisation des pêchers dont la floraison en a été fortement impactée. En effet, en mars on dénombrait seulement une quarantaine de bourgeons floraux par arbre en moyenne avec une grande variabilité entre les pêchers.

3) Les travaux effectués

a) Préparation dans le tunnel

➤ Préparation des pêchers

Les pêchers ont été plantés en 2009 dans des pots de 110 litres, chacun constitué de 33% de tourbe et de 67% de pouzzolane. Ce sont des arbres de la variété Alexandra greffé sur GF305. Alexandra est une pêche précoce à chair blanche sensible à la coulure si les besoins en froid ne sont pas satisfaits, ce qui est le cas en 2016. Afin d'améliorer la croissance des bourgeons, chaque pêcher a été taillé de sorte à limiter le nombre de pousses végétatives tout en préservant les bourgeons floraux et en enlevant un minimum de rameaux végétatifs dont les apex ont été brûlés par le froid et le soleil.

Deux semaines après la nouaison, nous avons sélectionné les cinq pousses ayant le plus de fruits sur chaque arbre. Les pousses sélectionnées devaient présenter également un apex ainsi qu'un ratio moyen d'un axe végétatif par fruit si possible. Chaque pousse sélectionnée est identifiée par une étiquette et un numéro. Les températures douces de l'hiver 2015-2016 n'ont pas permis de satisfaire la vernalisation des pêchers ce qui a entraîné une chute importante des bourgeons floraux. Il n'a donc pas été possible d'appliquer le traitement de charge initialement prévu, et nous avons donc adapté le protocole. Nous avons ensuite décortiqué la base de chaque rameau sélectionné avant infestation sur lesquels le rapport feuille / fruit sera contrôlé une fois par semaine. La décortication annulaire permet d'interrompre le flux de la sève phloémienne et donc d'isoler le rameau en termes d'apports de sucres tout en laissant circuler la sève brute dans le bois.

➤ Choix et préparation des rameaux d'étude

La position de l'entre-nœud de chaque axe végétatif et de chaque fruit sur les rameaux sélectionnés a été notée. Cette position est comptée à partir de la base de chaque rameau. De même, un comptage des feuilles de chaque axe est réalisé chaque semaine avec la mise en place d'une bague toutes les cinq feuilles afin de compter le nombre total de feuilles qui a été présentes sur le rameau (en cas de chute précoce des feuilles) et pour faciliter le comptage.

Nous avons ensuite décortiqué l'écorce et plus précisément le cambium, à la base de chaque rameau sélectionné sur une longueur de deux centimètres, à l'aide d'un couteau. Le bois des rameaux devaient rester intacte. Le cambium est divisé en deux parties dont l'aubier comportant le xylème (canaux transportant la sève brute) et le liber comportant le phloème (canaux transportant la sève élaborée). Lorsque le cambium est enlevé à la base du rameau il n'y a plus de transport de sève dans le rameau. Cela permet donc d'isoler le rameau qui mobilisera toute la sève restante après la coupe du cambium pour le fruit qui est un puit prioritaire puisqu'il permet à la plante de se régénérer.

Le 2 mars 2016, 28 pêchers sur les 30 initialement prévus sont rentrés dans le tunnel couvert d'un filet insect-proof. Cette barrière physique est destinée à l'isolation des cultures pour empêcher l'entrée d'animaux et d'insectes et donc empêcher aussi la pollinisation des plantes par les insectes. Jusqu'au 29 avril, les pêchers sont irrigués et fertilisés de la même façon.

➤ Mise en place de l'irrigation et de la fertilisation

Le 2 mars 2016, 28 pêchers sur les 30 initialement prévus (les deux pêchers restants atteints de gommose sont laissés à l'extérieur du tunnel et ne feront pas l'objet de notre étude) sont rentrés dans le tunnel couvert d'un filet insect-proof et dont le sol a été bâché. Ces barrières physiques permettent l'isolement des cultures et limitent l'entrée des insectes ou des animaux qui pourraient venir perturber les mesures, ainsi que le développement d'adventices qui pourraient constituer des hôtes secondaires pour les pucerons. De plus, le tunnel a été désinfecté et désherbé chimiquement avant l'introduction des arbres. Les traitements envisagés consistent à croiser deux niveaux de fertilisation et d'irrigation pour obtenir des arbres différenciés par leur statut hydrique et azoté. Ainsi la moitié des arbres est placée en situation de confort hydrique (irrigation jusqu'à obtenir une très légère percolation sous les pots) et les apports sont réduits de moitié pour les arbres restants qui vont donc progressivement subir un stress hydrique sévère. La fertilisation azotée est pilotée par les résultats de dosages de feuilles effectués régulièrement entre le 1^{er} avril (apparition des premières feuilles) et fin juin. L'objectif est d'obtenir des arbres limités mais non carencés en azote, pour lesquels la croissance n'est que peu affectée par la fertilisation mais qui se différencient par leur niveau de réserve. Concrètement, les concentrations foliaires visées sont de l'ordre de 2 à 2.5% pour les arbres limités en azote et de 3 à 4% pour les arbres ayant une fertilisation deux fois plus importante. Pour cela, un double système d'irrigation a été mis en place le 25 mars, l'un dédié à la fertilisation et l'autre à l'irrigation, variables corrigées en fonction des apports de solution nutritive. Les solutions sont délivrées à chaque arbre par 8 goutteurs par circuit d'une capacité total de 8 l/heure.

Pour faciliter le débournement, chaque pêcher a été fertilisé manuellement avec 67g d'engrais de type 15.9.30 (correspondant à 3.8 g d'azote pur) dilué dans un litre d'eau les 7 et 25 mars. Une solution mère de 30 litres à 5 g/l d'azote pur, est diluée à 2% à l'aide d'une pompe doseuse. Dans un premier temps, 0.4 g d'azote pur sont apportés à chaque pêcher le 4 et 5 avril. Une fois les premiers résultats des dosages foliaires obtenus, le 6 avril, nous avons ajusté l'apport en azote pur à 0.2 g pour les arbres du traitement N1 et arrêté celui des arbres N0. Ensuite, à partir du 6 avril, 0.2 g d'azote pur sont apportés chaque jour aux pêchers sur les pêchers N1 (modalités 2 et 4) et les pêchers N0 ne sont pas fertilisés.

Jusqu'au 25 mars, les arbres étaient arrosés manuellement. A partir de cette date, chaque arbre reçoit 8 litres d'eau par jour distribuée entre 8h00 et 12h00, puis le 13 avril, les pots sont couverts d'une bâche imperméable afin d'éviter les pertes d'eau par évaporation et les infiltrations de l'eau de pluie. Enfin de la glue arboricole a été appliquée sur chaque tronc des pêchers avant l'infestation des pucerons afin d'empêcher l'intervention des fourmis et forficules.

Notre étude portera également sur le stress hydrique et le stress en azote du pêcher nous amenant ainsi à quatre modalités différentes :

Modalité	Conditions	
1	N+ ; H-	N+ : Pas de stress en Azote
2	N+ ; H+	N- : Stress en Azote
3	N- ; H+	H+ : Pas de stress hydrique
4	N- ; H-	H- : Stress hydrique

Tableau 3 : présentation des différentes modalités étudiées

Pour cela, nous avons à disposition deux systèmes d'irrigation programmables comportant chacun six sorties, des goutteurs ayant un débit de 8 litres / heures, des tuyaux d'irrigation de 2 cm de diamètre,

b) Elevage de puceron

L'élevage des pucerons s'est déroulé dans une salle de confinement maintenue à 20°C (+/- 1°C) avec une photopériode de 16h de jour et de 8h de nuit et une humidité de 60 à 70%. L'élevage se fait sur de jeunes pêchers de la variété GF 305 sensible aux pucerons, mesurant une quinzaine de centimètres ce qui facilite les manipulations. Ces jeunes pêchers ont été entretenus dans une serre à température constante (21°C) avec une irrigation automatique. Avant de les rentrer dans la salle d'élevage, une observation approfondie est réalisée pour retirer la présence d'insectes et les adventices. Des femelles adultes de *Myzus persicae* issues d'un même clone MP06, donc génétiquement homogènes, sont déposées sur des apex terminaux bien poussant à raison de cinq pucerons par apex. L'élevage se fait en cohortes de 48h. Les femelles adultes pondent leurs larves sur les apex terminaux pendant 48h puis seront enlevées. Les larves issues de cette ponte ont le même âge, ce qui permet de ne pas prendre en compte la variable de l'âge des pucerons dans notre expérimentation. En effet, les pucerons sont plus ou moins prolifiques selon leur âge. Les femelles issues de ces larves formeront une nouvelle cohorte d'élevage. L'objectif de cet élevage est de fournir suffisamment de femelles parthénogénétiques afin de pouvoir réaliser l'infestation de nos pêchers présents sous insect-proof. La quantité de pucerons à fournir pour l'infestation est de 5 pucerons/apex × 5 apex × 28 arbres soit 700 pucerons.

4) Echec de l'infestation artificielle de pucerons

Les pucerons que nous avons déposés le 10 Mai sur les pêcher Alexandra sous le tunnel ne se sont pas installés. Deux autres infestations ont ensuite été réalisées le 13 mai et le 18 mai, mais les pucerons ne se sont pas acclimatés non plus. Ne disposant plus assez de pucerons *Myzus persicae* à ce stade de l'expérimentation, nous avons tenté de rattraper l'infestation avec le puceron noir du pêcher, *Brachycaudus persicae*, élevé au préalable en insectarium avec des cohortes de 48 heures. Ce puceron noir était très présent sur les pêchers GF305 placés à l'extérieur et s'avérait plus résistant aux conditions environnementales de cette année.

Au final, aucune colonie de pucerons n'a été observée sur les pêchers du tunnel malgré les quatre tentatives d'infestation. Cet échec doit être lié aux conditions climatiques (vent, pluie), de leur prédation par une araignée *Héliophanus apiatus*. Nous avons également émis l'hypothèse d'une plus faible performance du clone MP06 qui se serait habitué à être élevé en condition contrôlée comparé à une espèce sauvage. Nous avons alors adapté le sujet de stage sur l'impact de la fertilisation et de l'irrigation sur les composantes de la photosynthèse.

B. Réadaptation du projet

Suite à l'échec de l'infestation artificielle des pucerons, nous avons recentré le sujet de stage autour de l'étude des apports hydrominéreaux sur la photosynthèse. Pour cela, nous avons réalisé une cinétique de la photosynthèse sur trois arbres de chaque modalité afin de déterminer le moment de la journée à partir duquel les arbres de chaque modalité décrochent, c'est-à-dire commencent à se différencier les uns des autres. Pour cela, nous utilisons la pince à photosynthèse qui nous fournissait les données de la photosynthèse, de la transpiration, de la conductance stomatique de l'arbre considéré. En parallèle, nous avons pris soin de mesurer les températures foliaires au niveau de la zone d'étude de la photosynthèse à l'aide d'une sonde infrarouge. Afin de limiter l'effet bord du tunnel, nous avons sélectionné un arbre par rangée. En effet, la troisième et dernière rangée d'arbres est exposée plein Est, ce qui signifie que ces arbres sont les premiers à recevoir les rayons du soleil chaque jour. Lors des mesures avec la pince, la feuille est exposée vers le soleil afin d'obtenir des données exploitables et comparables.

Si un déficit hydrique apparaît, les stomates se ferment diminuant alors la transpiration. Dans ce cas, la température du couvert végétal augmente jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre entre le couvert et l'atmosphère soit atteint.

III. Exploitation des résultats

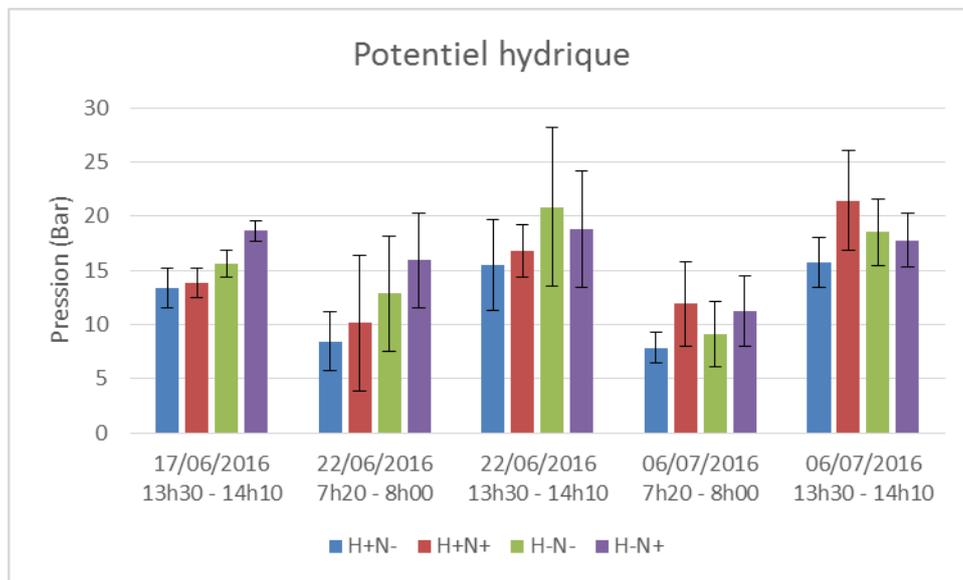
A. Suivi cinétique des variables de la photosynthèse

Afin de comparer les effets ou non des traitements hydrominéreaux, nous avons réalisé un suivi sur trois journées différentes sur trois arbres de chaque modalité. Nous commencerons par présenter les potentiels hydriques foliaires des arbres sélectionnés qui traduisent l'état hydrique de l'arbre concerné. Puis nous comparerons graphiquement les différents variables de la photosynthèse.

1) Le potentiel hydrique foliaire

Deux mesures de potentiel hydrique sont réalisées dans la journée de cinétique : le matin entre 7h30 et 8h10 puis à l'heure du midi solaire comprise entre 13h30 et 14h10. Ces mesures de potentiel traduisent l'état hydrique de la plante à deux moments différents de la journée. La mesure du matin donne une approximation du potentiel foliaire hydrique de base du pêcher puisqu'elle est mesurée ici 1h30 après le lever du soleil. Ce potentiel foliaire à cet instant

renseigne sur la disponibilité en eau du sol et fournit une information sur l'état hydrique dans lequel se trouve l'arbre, en raison d'une plus faible variabilité des conditions de milieu. Les valeurs extrêmes du potentiel foliaire hydrique sont observées à partir du midi solaire.



Graphique 1 : histogramme révélant les moyennes de chaque modalité lors de trois journées. Les barres correspondent aux écart-types respectifs de chaque traitement (n=3).

Au vu de cet histogramme, malgré le chevauchement de certains écart-types, nous pouvons observer l'évolution du potentiel hydrique entre le matin et le midi solaire dans chaque modalité. Cela s'explique par l'évolution de l'état physiologique de la plante au cours de la journée. Tôt le matin, la transpiration foliaire est négligeable et le potentiel hydrique de la plante est minimal puisqu'en fin de nuit, la plante reconstitue ses réserves en eau et s'équilibre avec celle du sol. Au midi solaire, alors que la demande évaporatoire est maximale par temps chaud et sec, le potentiel hydrique est également maximal ; en effet, il y a moins d'eau présente dans les tissus de la plante à ce moment-là, ce qui demande une pression plus importante avant l'apparition de la première goutte de sève par le pétiole.

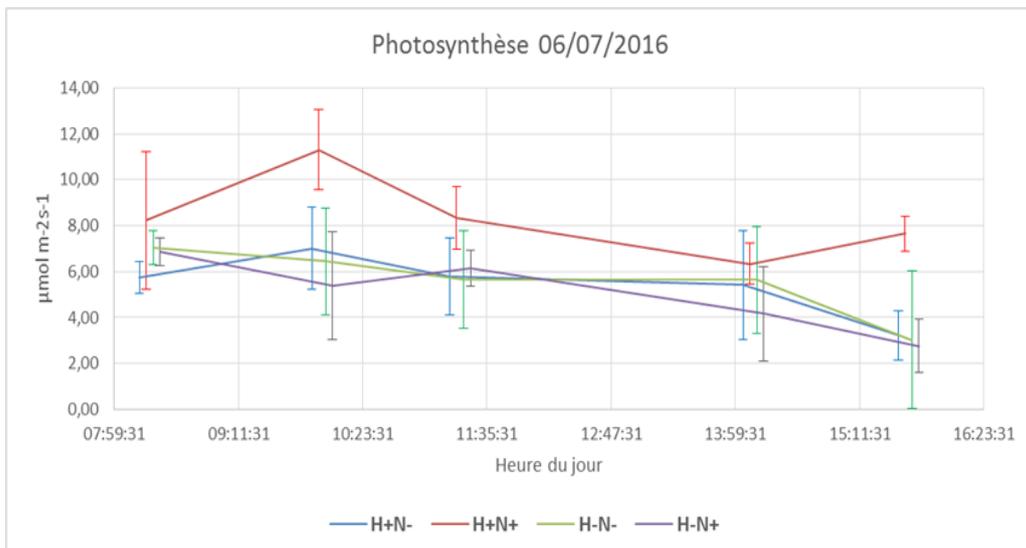
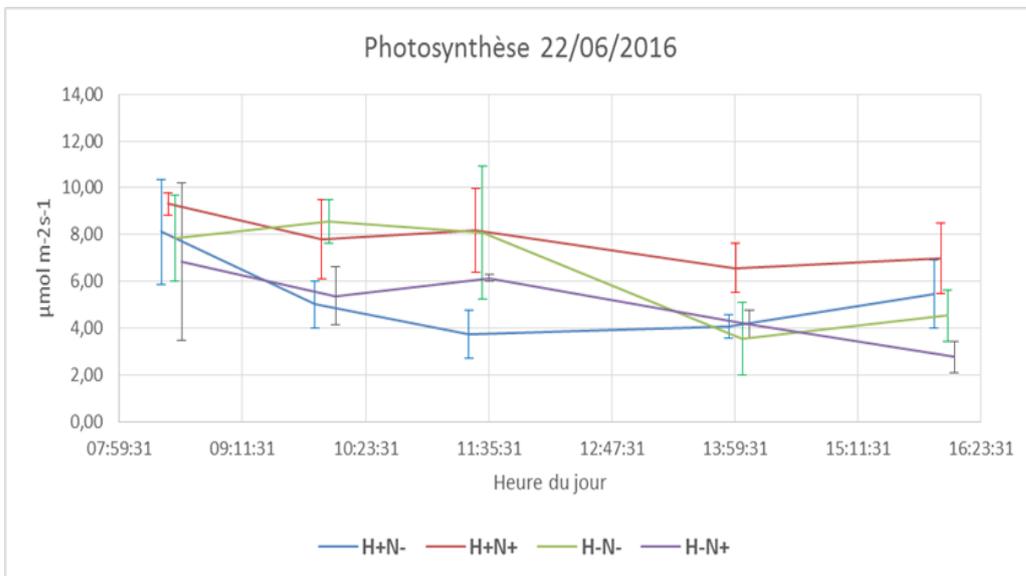
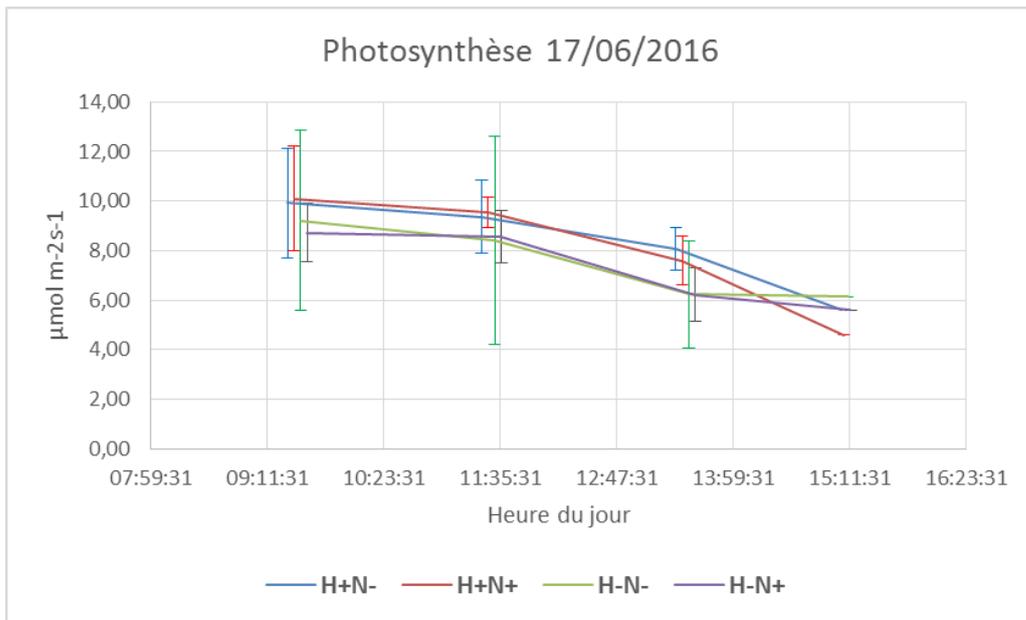
Théoriquement, on s'attendait à ce que les potentiels hydriques foliaires des arbres en stress hydrique (H-) soient les plus élevés. Cela est visible au midi solaire du 17/06/2016, mais les jours suivants, compte tenu du chevauchement des barres d'erreur, les différences ne sont pas significatives. Ces observations peuvent s'expliquer par plusieurs facteurs.

La représentativité de la plante dans la population pose le problème de l'échantillonnage et du nombre de plantes sur lesquelles on doit prélever des feuilles. En effet, parmi les trois arbres que nous avons sélectionnés, nous avons observé d'assez grandes différences malgré un traitement hydrominéral similaire. De plus, lors de la mesure du potentiel hydrique, une feuille a été choisie aléatoirement sur chaque arbre de l'étude, ce qui pose le problème de

l'extrapolation à l'échelle de l'arbre. Aussi ne disposant que d'une chambre à pression et de contraintes horaires il n'était pas possible de réaliser plusieurs mesures sur le même arbre pour ensuite faire une moyenne.

2) Les variables de la photosynthèse

- Taux photosynthétique



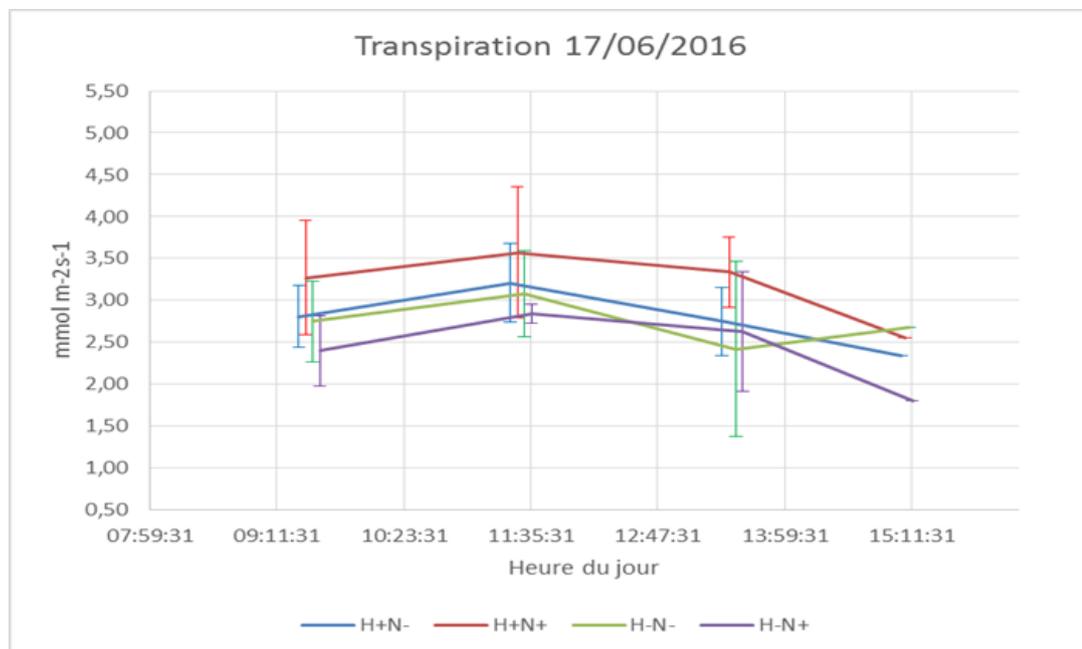
Graphique 2 : Evolution de la photosynthèse au cours de trois journées ensoleillées. Les barres correspondent aux écart-types respectifs de chaque traitement (n=3).

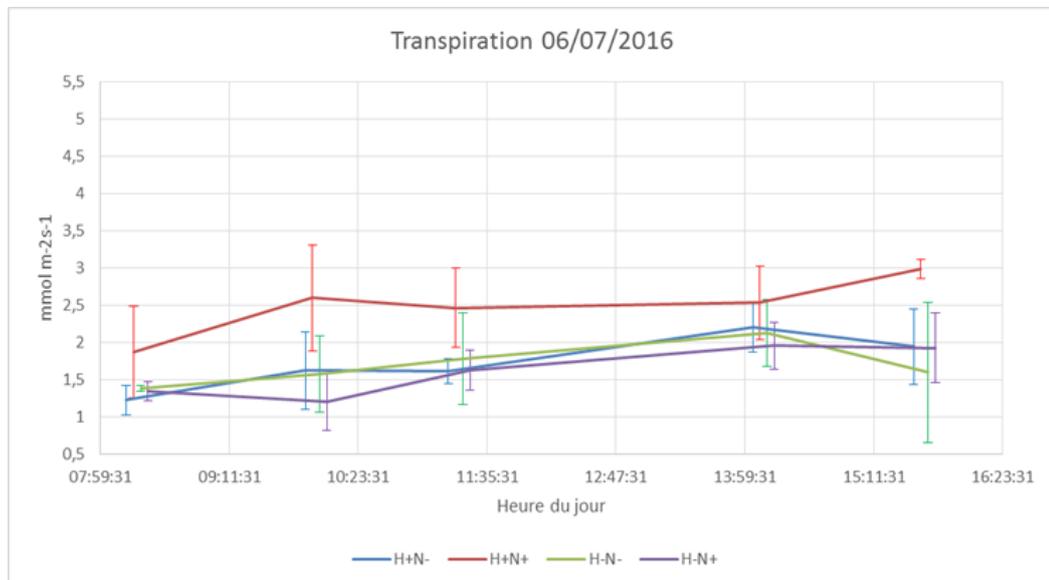
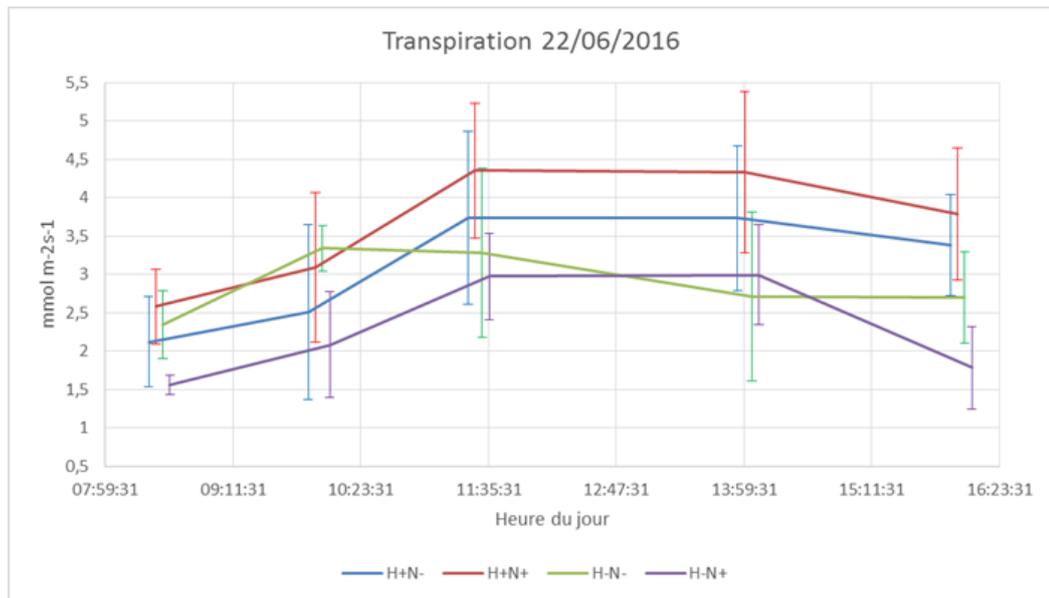
Sur le graphique n°2 – a, nous pouvons observer que la photosynthèse semble être plutôt pilotée par le traitement hydrique malgré le chevauchement de quelques écart-types. En effet, les taux de photosynthèse des arbres non stressés vis-à-vis de l'eau sont supérieurs à ceux des arbres en stress hydrique. Il semblerait que ce décrochement s'atténue en milieu d'après-midi où toutes les courbes se croisent.

Sur le graphique n°2 - b, il est intéressant de constater le facteur Azote qui semble ici influencer la photosynthèse. Le traitement H+N+ présente le taux le plus élevé à 14h00 reste à peu près constant au cours de la journée avec une moyenne de $6.5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. La modalité H-N- présente un taux de photosynthèse assez élevé en début de matin puis décroche vers 11h30

Sur le graphique n°2 - c, le facteur Azote semble encore influencer la photosynthèse. En effet, le traitement H+N+ se détache significativement des autres modalités vers 10h00 avec un pic à $11 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ jusqu'à 14h00 alors que le traitement H+N- présente un taux de photosynthèse de l'autre de $6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Toutes les modalités excepté H+N+, se comportent de la même façon tout au long de la journée du 06/07/2016 avec un décrochement observé à partir de 14h00.

➤ Taux de transpiration foliaire



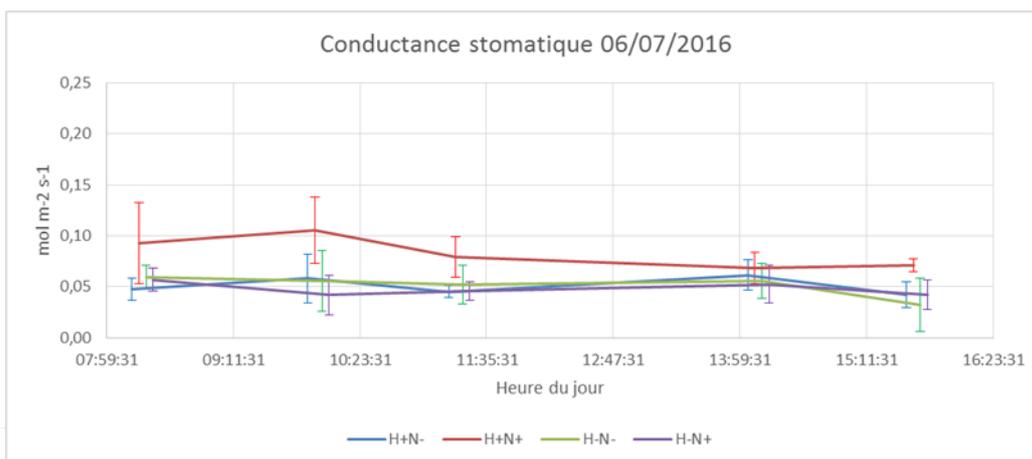
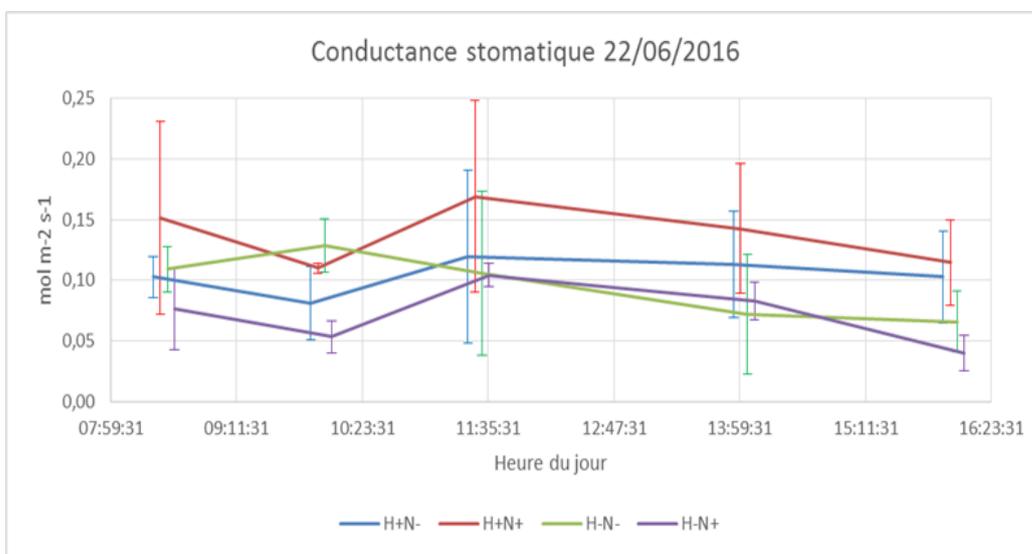
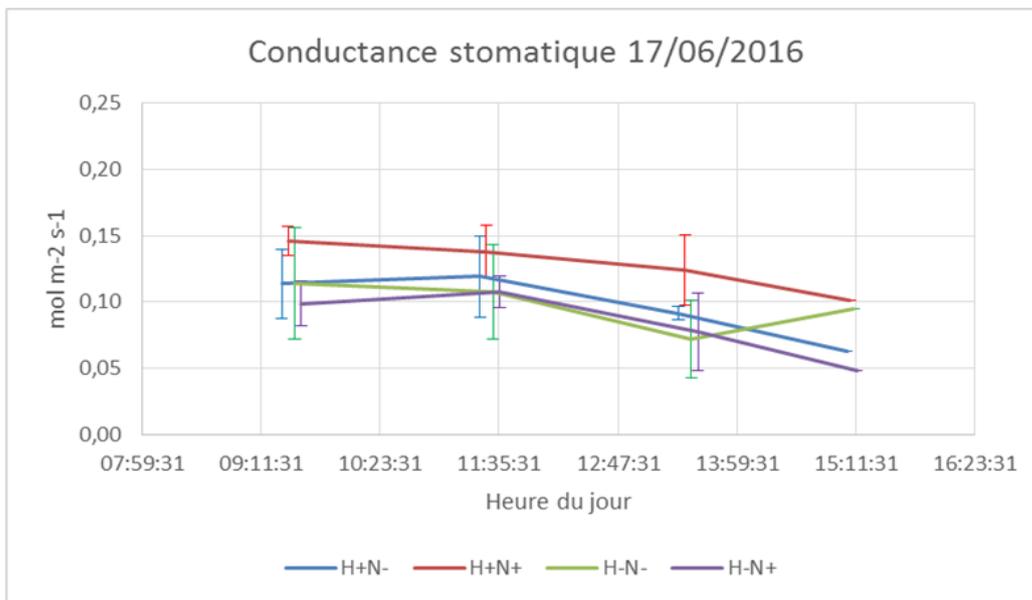


Graphique 3 : Evolution de la transpiration au cours de trois journées ensoleillées. Les barres correspondent aux écart-types respectifs de chaque traitement (n=3).

Du fait de l'irrigation de confort, il serait normal que les pêchers de modalité H+ transpirent davantage puisqu'ils ont suffisamment d'eau dans le sol pour se permettre d'ouvrir les stomates laissant échapper la vapeur d'eau et en assimilant du carbone sous forme de CO₂. Lorsque les réserves en eau du sol sont faibles, les risques d'embolie deviennent très importants, limitant sur le long terme la circulation de la sève. Or sur l'ensemble des trois graphiques présentés ci-dessus, malgré les chevauchements des barres d'erreur, nous pouvons observer qu'en moyenne, seuls les pêchers de la modalité H+N+ transpirent le plus ; cette observation devient significative la journée du 6 juillet. Là encore, les trois autres modalités semblent se comporter de la même façon au vu des écarts-types.

En comparant les modalités H+N+ et H-N+, nous pouvons observer que la transpiration foliaire est plus importante significativement pour les pêchers ayant une irrigation de confort que les autres en stress hydrique.

➤ Conductance stomatique

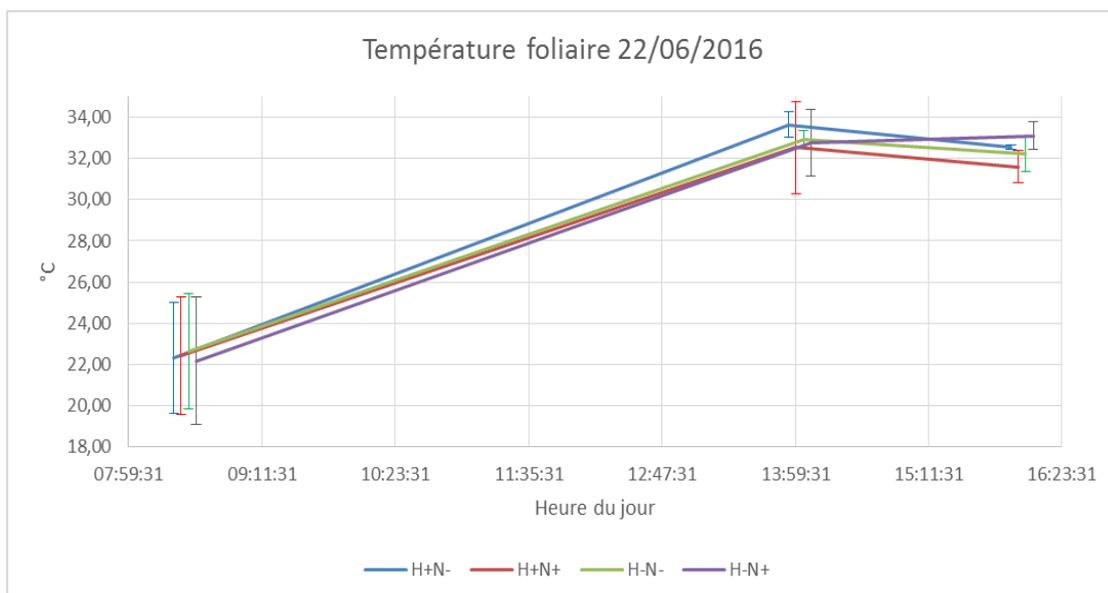
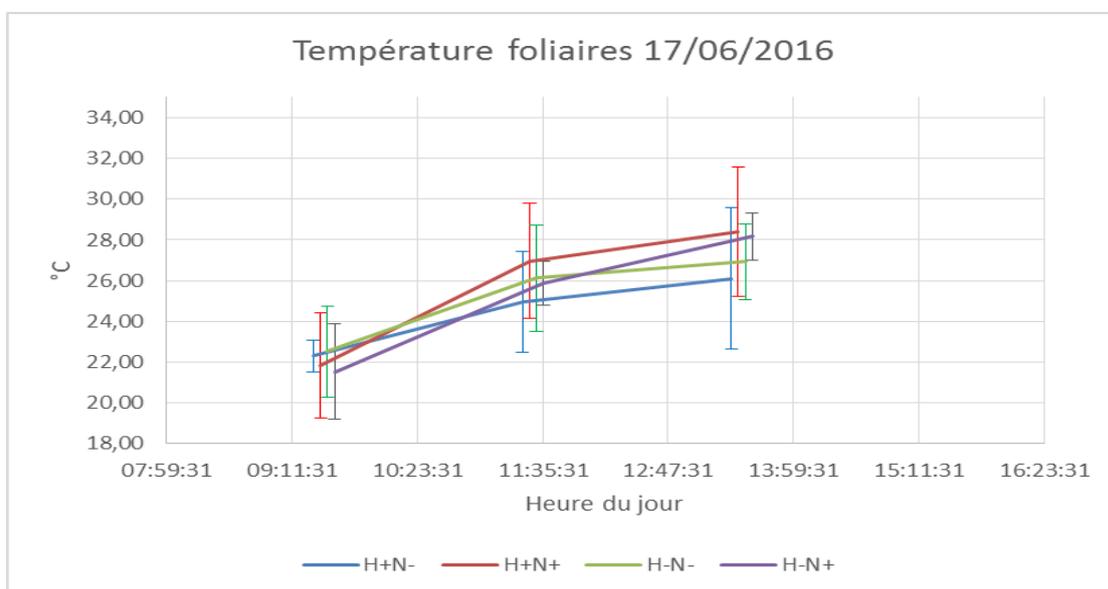


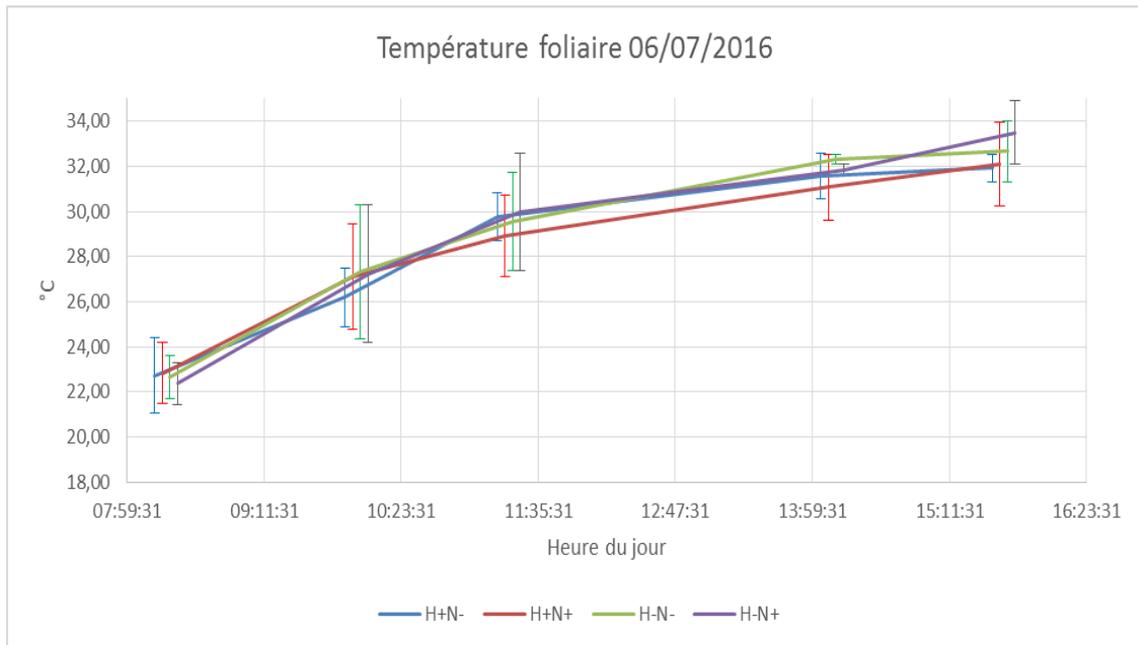
Graphique 4 : Evolution de la conductance stomatique au cours de trois journées ensoleillées. Les barres correspondent aux écart-types respectifs de chaque traitement (n=3).

La conductance stomatique est fortement corrélée à la transpiration foliaire. Une conductance stomatique élevée est associée à une transpiration foliaire plus élevée. Nous pouvons alors faire les mêmes observations qu'avec la transpiration vue précédemment.

3) Température foliaire

La température foliaire est corrélée à la transpiration foliaire. En effet, une feuille qui transpire beaucoup laisse échapper de la vapeur d'eau permettant d'abaisser la température. La transpiration est elle-même contrôlée par différents facteurs telle que la surface foliaire, la densité de stomates, l'humidité du sol et de l'air, l'agitation de l'air, etc.





Graphique 5 : Evolution de la température foliaire au cours de trois journées ensoleillées. Les barres correspondent aux écart-types respectifs de chaque traitement (n=3).

Nous pouvons remarquer ici l'absence de différence significative sur chacune des courbes présentées. Il reste cependant possible de voir l'évolution croissante de la température foliaire sur les trois journées de cinétique. En théorie, nous nous attendions à ce que les arbres de modalité H+ présentent une température foliaire significativement inférieure puisqu'ils devraient transpirer le plus.

La température foliaire varie avec la transpiration foliaire, par conséquent c'est une fonction de la conductance stomatique (Prytz et al., 2003).

4) Conclusion

L'ensemble des analyses ne permet pas d'avoir des résultats significativement concluants concernant les effets de l'irrigation et de la fertilisation sur la photosynthèse. Cette forte variabilité s'explique par différents facteurs : le premier étant que chaque mesure réalisée a été réalisée sur une seule feuille d'un arbre que ce soit pour le potentiel hydrique foliaire ou la photosynthèse. Or il est difficile d'extrapoler les données fournies par une feuille à l'échelle de l'arbre puisque chaque feuille de l'arbre subit un rayonnement différent suivant sa position. De même, la mesure de la température foliaire était réalisée avec une sonde à Infrarouge placée en haut d'une perche renvoyant une valeur toutes les secondes. La valeur sélectionnée était une moyenne approximative des valeurs affichées par l'appareil. Enfin le faible nombre de mesures (3 répétitions par modalités) augmente le risque de variabilité parmi les individus. En revanche, nous avons pu observer des tendances intéressantes, notamment celle d'une interaction possible entre l'irrigation et l'Azote sur la photosynthèse. Cela pourrait s'expliquer par la croissance favorisée par la fertilisation qui représente un coût en carbone assez

important pour la plante. Disposant de plus d'un traitement hydrique de confort, la plante peut laisser ses stomates ouverts facilitant ainsi les échanges gazeux avec l'atmosphère.

B. Etude de la propagation du puceron cendré sur le pommier

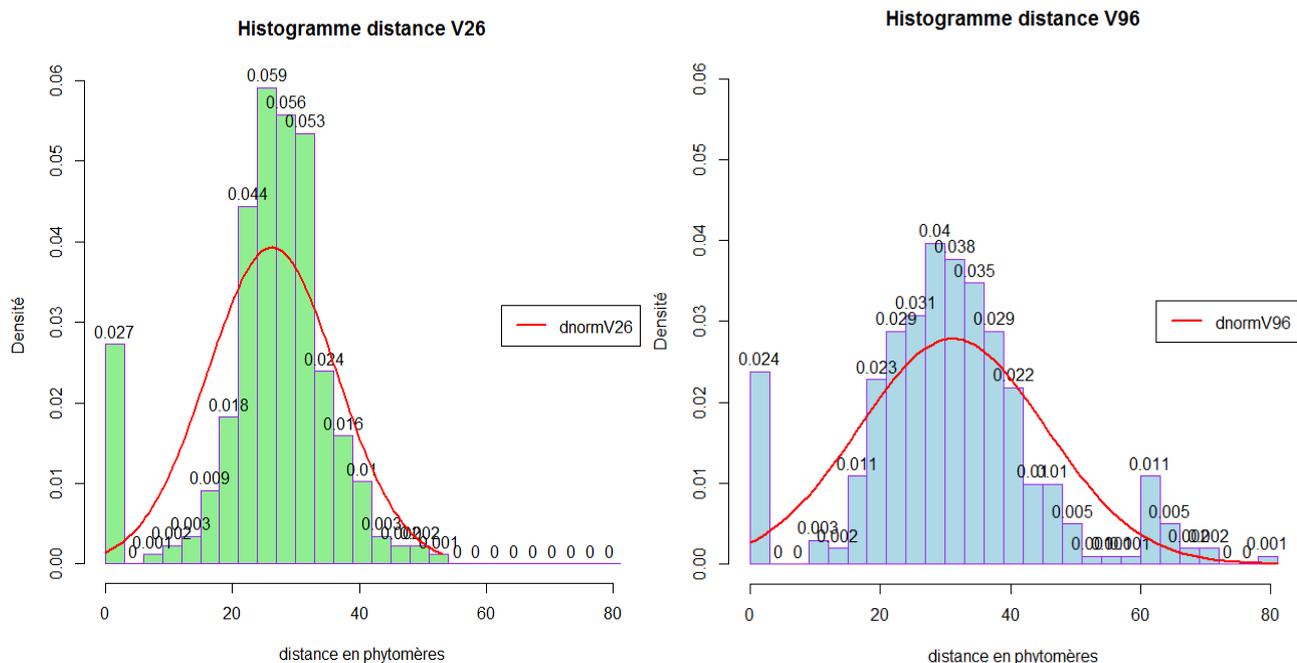
Une étude réalisée en 2015 avait eu pour objectif de déterminer quel pouvait être, l'effet des traitements hydrominéraux, sur le développement de la population de pucerons cendré chez deux hybrides de pommier issus d'un croisement entre Starkrimson et Granny Smith. L'un est tolérant à la sécheresse (V96) et l'autre est sensible (V26). Pour ce faire, des suivis de croissance des arbres, de l'état hydrique des arbres et du développement de la population de pucerons cendré ont été effectués.

Afin d'étudier la propagation du puceron sur son hôte, nous allons prendre l'exemple à partir de données récoltées en 2015 de cette expérimentation. L'objectif de cette analyse correspond d'une part à déterminer si l'apparition des pucerons sur un rameau donné est fonction de la distance entre le rameau considéré et le rameau initialement infesté ; d'autre part, s'il y a un effet des facteurs génotypes, traitements.

➤ Effet variété sur la propagation du puceron

L'ANOVA réalisée sur les données de la distance réelle parcourue par le puceron (*diffFeuill*) et le nombre de jours qui s'est écoulés entre l'infestation initiale et l'apparition du puceron sur le rameau considéré (*nbjIFstart*) ont montré un effet du facteur variété du pêcher avec une p-value respective de $1.8e^{-06}$ et 0.0059. Pour les analyses qui vont suivre, nous allons donc distinguer les variétés V26 et V96.

➤ Etude de la normalité de *diffFeuill* sur les deux variétés



Graphique 6 : Histogramme de la distance réelle parcourue par le puceron (*diffFeuill*) sur les deux variétés de pêcher (V26 et V96). Les courbes rouges représentent la distribution de la

loi normale avec la moyenne et l'écart-type respectifs des distances dans chacune des variétés.

Sur les diagrammes présentés ci-dessus, nous pouvons observer l'allure des répartitions de la distance parcourue par les pucerons sur les deux variétés. En outre le fait des valeurs extrêmes dans la tranche [0 ; 3] avec une densité proche de 0.025, nous pouvons observer une allure en cloche dans les deux cas. Cependant dans les deux cas, le test de Kolmogorov pour les grands échantillons rejette l'hypothèse H0 de normalité avec une p-value inférieure à 5%.

```
> ks.test(distanceV26, pnorm, moyennedistV26, sddistV26)
One-sample Kolmogorov-Smirnov test
data: distanceV26
D = 0.15811, p-value = 8.692e-07 alternative hypothesis: two-sided

> ks.test(distanceV96, pnorm, moyennedistV96, sddistV96)
One-sample Kolmogorov-Smirnov test
data: distanceV96
D = 0.083475, p-value = 0.01851 alternative hypothesis: two-sided
```

➤ Etudes des effets traitements (Eau et/ou Azote) sur la distance parcourue

L'ANOVA à 2 facteurs a permis de mettre en évidence un effet de la combinaison des deux facteurs uniquement sur la variété V96 (p-value = 0.062). Globalement, on n'observe aucun effet de ces deux facteurs sur la distance parcourue par le puceron.

A savoir si le puceron reste plus longtemps ou non suivant le traitement. Le puceron peut commencer à infester un rameau sans pour autant y rester. Faire la différence entre nbjIFstart et nbjIFfin.

➤ Comparaison des distances parcourues par le puceron parmi les quatre traitements de V96 à la variété V26.

	V96 – H0N0	V96 – H0N1	V96 – H1N0	V96 – H1N1
V96 – H0N1	D = 0.25983 p-v = 0.007092	-	-	-
V96 – H1N0	D = 0.12363 p-v = 0.5667	D = 0.20556 p-v = 0.05087	-	-
V96 – H1N1	D = 0.15201 p-v = 0.3074	D = 0.22937 p-v = 0.02069	D = 0.083333 p-v = 0.9324	-
V26	D = 0.34817 p-v = 6.532e-07	D = 0.11839 p-v = 0.2894	D = 0.26117 p-v = 0.0002711	D = 0.26117 p-v = 0.0002711

Tableau 3 : Comparaison « difFeuill » de V26 et des 4 modalités de V96 (Test de Kolmogorov)

	V96 – H0N0	V96 – H0N1	V96 – H1N0	V96 – H1N1
V96 – H0N1	D = 0.13846 p-v = 0.3996	-	-	-
V96 – H1N0	D = 0.089744 p-v = 0.9005	D = 0.15238 p-v = 0.2653	-	-
V96 – H1N1	D = 0.12912 p-v = 0.5101	D = 0.096825 p-v = 0.81	D = 0.14286 p-v = 0.3581	-
V26	D = 0.10256 p-v = 0.5356	D = 0.17959 p-v = 0.02348	D = 0.081633 p-v = 0.7766	D = 0.15816 p-v = 0.07611

Tableau 4 : Comparaison « difPhytotot » de V26 et des 4 modalités de V96 (Test de Kolmogorov)

	V96 – H0N0	V96 – H0N1	V96 – H1N0	V96 – H1N1
V96 – H0N1	D = 0.21103 p-v = 0.05533	-	-	-
V96 – H1N0	D = 0.19165 p-v = 0.1107	D = 0.080321 p-v = 0.9469	-	-
V96 – H1N1	D = 0.21089 p-v = 0.06134	D = 0.029296 p-v = 1	D = 0.088451 p-v = 0.9035	-
V26	D = 0.2754 p-v = 0.0002373	D = 0.091954 p-v = 0.6234	D = 0.12962 p-v = 0.2284	D = 0.10303 p-v = 0.506

Tableau 5 : Comparaison « nbjIFstart » de V26 et des 4 modalités de V96 (Test de Kolmogorov)

V26 : sensible à la sécheresse

V96 : tolérant à la sécheresse

Les études en 2015 ont démontré que la variété V96 poussait plus vite que V26, c'est-à-dire qu'elle dispose d'une croissance plus importante.

Au vu de l'ensemble de ces trois tableaux, la distance réelle parcourue par le puceron (difFeuill) semble être le facteur le plus discriminant. Les différences observées au sein de V96 parmi les traitements, notamment celles avec H0N1, peuvent s'expliquer par le fait que H0N1 ferme ses stomates plus tôt et donc limite la photosynthèse ainsi que l'absorption d'azote. En effet, s'il n'y a pas ou peu de photosynthèse, il en va de même pour l'assimilation de l'Azote. De là, comme la croissance reste importante et qu'il y a moins de photosynthèse, l'arbre puise dans la sève qui alors s'appauvrit. La sève est alors de moins bonne qualité aux yeux du puceron qui ne souhaite pas trop s'y installer.

Le transport de l'azote dans les pêchers se fait essentiellement sous forme réduite => Après être absorbé, l'azote minéral est réduit dans les pêchers (coût en carbone importe pour l'arbre)

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00473059/document>

<http://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/01811789.1983.10826592> (assimilation N - Photosynthèse)

IV. Les apports du stage

A. Bilan professionnel

L'offre de stage avait éveillé ma curiosité de par sa partie terrain et sa partie analyse de données. Par le passé, j'ai travaillé au sein d'une exploitation agricole en convention Bio puis en laboratoire au sein d'un centre de recherche dominicain. Réaliser une expérimentation sur terrain qui se voulait étudier les interactions entre un arbre fruitier et ses ravageurs était alors nouveau pour moi. Sensible à tout ce qui est lié à la préservation de l'environnement, les objectifs de ce stage correspondaient aux objectifs que je m'étais fixés concernant l'agriculture : trouver des solutions alternatives à la lutte chimique pour protéger les cultures. En effet, l'objectif de ce projet était de trouver une combinaison irrigation / fertilisation assurant un rendement économiquement viable du pêcher *Prunus persica* et une protection écologiquement durable au puceron vert du pêcher *Myzus persicae*. De plus, ne sachant pas dans quel domaine je souhaite orienter mon projet professionnel, travailler dans cet institut de recherche m'a permis d'avoir une approche directe sur les travaux effectués.

Au début du stage, j'ai commencé ma phase de recherche bibliographique en préparant en parallèle les installations sur le terrain. Cela m'a permis de faire des connaissances avec les différents techniciens travaillant dans le centre. Avec Marie-Odile et Juliette, nous avons taillé tous les arbres de la même façon en enlevant uniquement les rameaux végétatifs. Nous avons ensuite sélectionné les rameaux les plus chargés en fruits et créer différentes catégories de charge. Chaque semaine, nous faisons un suivi des fruits sur les rameaux sélectionnés. Parfois nous avons dû changer des rameaux du fait de l'éclaircissage naturel. Au cours de ce stage j'ai pu travailler en équipe avec plusieurs personnes. Cela m'a permis de me rendre compte de l'efficacité de travail lors d'une bonne organisation et communication. J'ai également appris à utiliser du matériel dont je connaissais uniquement les données de mesures auparavant qui m'a permis d'acquérir une meilleure compréhension des données sur le terrain. Je garde une belle expérience de ce stage qui m'a donné une bonne vision de l'expérimentation sur terrain.

Bibliographie

Assaf R, 1966. Modalités de croissance de quelques rameaux de vigne et d'arbres fruitiers. In: *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée*, vol. 13, n°4-5, pp. 147-182.

Awmack, CS, Leather SR, 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Re. Entomol.* 47, 817-844. (3)

Banerjee S, Hess D, Majumder P, Roy D, Das S, 2004. The interactions of *Allium sativum* leaf agglutinin with a chaperonin group of unique receptor protein isolated from a bacterial endosymbiont of the mustard aphid. *J Biol. Chem.*, 279:23782-23789.

Bass C, Puinean AM, Zimmer CT, Denholm I, Field LM, Foster SP, Gutbrod O, Nauen R, Slater R, Williamson MS, 2014. Insect Biochemistry and Molecular Biology : The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. 51 : 41-51. (8)

Baumann P, 2005. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annu. Rev. Microbiol.*, 59:155-189.

Beck SD, 1965. Resistance of plants to insects. *Annu. Rev. Entomol.* 10:207–32 (7)

Bentz JA, Larew HG, 1992. Ovipositional preference and nymphal performance of *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) on *Dendranthema grandiflora* under different fertilizer regimes. *J. Econ. Entomol.* 85, 514–517. (12)

Bentz JA, Reeves J III, Barbosa P and Francis B, 1995. Within plant variation in nitrogen and sugar content of poinsettia and its effects on the oviposition pattern, survival and development of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *Environ. Entomol.* 24, 271 277. (3)

Bentz JA, Reeves J III, Barbosa P, Francis B, 1995. Effect of nitrogen fertilizer source and level on ovipositional choice of poinsettia by *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *J. Econ. Entomol.* 88, 1388– 1392.

Blackman RL, 1974. Life-cycle variation of *Myzus persicae* (Sulz.) (Hom., Aphididae) in different parts of the world, in relation to genotype and environment. *Bull. Entomol. Res.*, 63, 595–607.

Blackman RL, Eastop VF, 2000. Aphids on the World's Crops, an Identification and Information Guide, second ed. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.

Boyko EV, Smith CM, Thara VK, Bruno JM, Deng YP, Starkey SR, Klaahsen DL, 2006. Molecular basis of plant gene expression during aphid invasion: wheat *Pto*- and *Pti*-like sequences are involved in interactions between wheat and Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *J Econ Entomol.*, 99:1430-1445.

Busch JW, Phelan PL, 1999. Mixture models of soybean growth and herbivore performance in response to nitrogen sulphur-phosphorous nutrient interactions. *Ecol. Entomol.* 24, 132–145. (12)

Caillaud CM, Niemeyer HM, 1996. Possible involvement of the phloem sealing system in the acceptance of a plant as host by an aphid. *Experienta*, 52:927-931.

- Delap AV, 1967.** The effect of supplying nitrate at different seasons on the growth, blossoming and nitrogen content of young apple trees in sand culture. *J Horticult Sci* 42:149–167.
- Deroche M-E, 1983.** Relations entre la photosynthèse et l'assimilation de l'azote, *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 130:1, 85-9
- Dinant S, Bonnemain JL, Girousse C, Kehr J, 2010.** Phloem sap intricacy and interplay with aphid feeding. *C R Biol.* 333: 504–515.
- Dixon AFG, 1970.** Quality and availability of food for a sycamore aphid population. In: *Animal Populations in Relation to their Food Resources*. Ed. by Watson, A. Symposium British Ecological Society no. 10. Oxford: Blackwell Scientific, 271–288.
- Dixon AFG, 1987.** Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids. In 'Aphids their biology, natural enemies and control'. Vol A. (Eds AK Minks, P Harrewijn) pp. 269–297. (Elsevier Science Publishers: Amsterdam)
- Dixon AFG. 1998.** *Aphid Ecology*. London: Chapman & Hall. 286 pp.
- Douglas A.E, 1993.** The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations, *Ecological Entomology* 18: 31-38. (7) (12)
- Douglas, AE, 1998.** Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria Buchnera. *Annu. Rev. Entomol.* 43:17–3.
- Douglas AE, 2006.** Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *J. Exp. Bot.*, 57:747-754.
- Downing N, 1978.** Measurement of the osmotic concentrations of stylet sap, haemolymph and honeydew from an aphid under osmotic stress. *J. Exp. Biol.* 77: 247 – 250.
- Dutta I, Majumder P, Saha P, Ray K, Das S, 2005.** Constitutive and phloem specific expression of *Allium sativum* leaf agglutinin (ASAL) to engineer aphid (*Lipaphis erysimi*) resistance in transgenic Indian mustard (*Brassica juncea*). *Plant Sci.*, 169: 996-1007.
- Génard M, Pagès L, Kervella J, 1994.** Relationship between sylleptic branching and components of parent shoot development in the peach tree. *Ann Bot* 74:465–470.
- Girousse C, Bournoville R, 1994.** Role of phloem sap quality and exudation characteristics on performance of pea aphid grown on lucerne genotypes. *Entomol. Exp. Appl.*, 70:227-235.
- Grechi I, Sauge MH Sauphanor B, Hilgert N, Senoussi R, Lescouret F, 2008.** How does winter pruning affect peach tree – *Myzus persicae* interactions? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128 : 369–37.
- Hale BK, Bale JS, Pritchard J, Masters GJ, Brown VK, 2003.** Effects of host plant drought stress on the performance of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.): a mechanistic analysis. *Ecological Entomology* 28: 666–677
- Handmer J, Honda Y, Kundzewicz ZW, Arnell N, Benito G, Hatfield J, Mohammad A, Peduzzi P, Wu S, Sherstyukov B et al., 2012.** Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. In: Field CB, Barros V, Stocker TF, Qin D, Dokken DJ, Ebi KL, Mastrandrea MD, Mach KJ, Plattner G-K, Allen SK, Tignor M, Midgley

PM, eds. A special report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Hansen LM, 2006. Effect of 6-methoxybenzoxazolin-2-one (MBOA) on the reproduction rate of the grain aphid (*Sitobion avenae* F.). *J Agric. Food Chem.*, 54:1031-1035.

Hill-Cottingham DG, Williams RR, 1967. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the growth, flower development and fruit set of Maiden apple trees, var. Lord Lambourne, and on the distribution of total nitrogen within the trees. *J Horticult Sci* 42:319–338

Hipps NA, Pagès L, Huguet JG, Serra V, 1995. Influence of controlled water supply on shoot and root development of young peach trees. *Tree Physiol* 15:95–103

Horber E, 1980. Types and classification of resistance. In *Breeding Plants Resistant to Insects*, ed. FG Maxwell, PR Jennings, pp. 15–21. New York: Wiley (7)

Ibbotson A, Kennedy JS, 1950. The distribution of aphid infestation in relation to leaf age II: the progress of *Aphis fabae* Scop. infestations on sugar beet in pots. *Annals of Applied Biology*, 37, 680–696.

Jansson, J, Ekbohm B, 2002. The effect of different plant nutrient regimes on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* growing on petunia. *Entomol. Exp. Appl.* 104, 109–116. (12)

Jones CG, Coleman JS, 1991. Plant stress and insect herbivory: toward an integrated perspective. In 'Response of plant to multiple stresses'. (Eds HA Mooney, WE Winner, EJ Pell) pp. 249–280. (Academic Press: San Diego, CA)

Khan M, Port G, 2008. Performance of clones and morphs of two cereal aphids on high and low nitrogen content wheat plants. *Entomological Science* 11:159-165.

Komor E, Orlich G, Weig A, Kockenberger W, 1996. Phloem loading—not metaphysical, only complex: Towards a unified model of phloem loading. *J Exp Bot* 47: 1155–1164.

Larsson S, 1989. Stressful times for the plant stress- insect performance hypothesis. *Oikos* 56, 277–283. (12)

Leather SR, Burnand AC, 1987. Factors affecting life-history parameters of the pine beauty moth, *Panolis flammea* (D&S): the hidden costs of reproduction. *Funct. Ecol.* 1:331–3 (7)

Lee HJ, Titus JS, 1992. Nitrogen accumulation and nitrate reductase activity in MM. 106 apple trees as affected by nitrate supply. *J Horticult Sci* 67:273–28 (6)

Louda SM, Collinge SK, 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology* 73 (1), 153-169.

Lyth M, 1985. Hypersensitivity in apple to feeding by *Dysaphis plantaginea*: effects on aphid biology. *Ann. Appl. Biol.*, 107:155-161.

Mattson WJ, 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119 –161.

Maust BE, Williamson JG, 1994. Nitrogen nutrition of containerized citrus nursery plants. *J Am Soc Horticult Sci* 119:195–201.

McKenzie CL, Slosser JE, Pinchak WE, Cartwright B, 1995. Effects of nitrogen on cotton aphid susceptibility to different classes of insecticides. In: *Proceedings of the Beltwide Cotton Conference*, 4–7 Jan. 1995, San Antonio, TX. Memphis, TN: National Cotton Council of America, 1003–1006. (12)

- Médiène S, Pagès L, Jordan M-O, Le Bot J, Adamowicz S, 2002.** Influence of nitrogen availability on shoot development in young peach trees (*Prunus persica* (L.) Batsch). *Trees - Structure and Function* 16, 547-554.
- Meier U, Graf H, Hack H, Hess M, Kennel W, Klose R, Mappes D, Seipp D, Stauss R, Streif J and Van Den Boom T, 1994.** Phänologische Entwicklungsstadien des Kernobstes (*Malus domestica* Bo rkh.und *Pyrus communis* L.), des Steino bstes (Prunus-Arten), der Jo hannisbeere (Ribes-Arten) und der Erdbeere (*Fragaria x ananassa* Duch.). Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 46, 141-153.
- Mengel K, Kirkby EA, 2001.** **Principles** of Plant Nutrition, 5th edn. Boston, MA: Kluwer Academic Publishers. (12)
- Miles PW, 1999.** Aphid saliva. *Biol. Rev.* 1999, 74:41-85.
- Millard P, 1996.** Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *J Plant Nutr Soil Sci* 159:1-10 (6)
- Minkenberg OPJM, Fredrix MJJ, 1989.** Preference and performance of an herbivorous fly, *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae), on tomato plants differing in leaf nitrogen. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 82, 350-354. (12)
- Nelson EH, Matthews CE, Rosenheim JA, 2004.** Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology*, 85:1853-1858.
- Nonami H, 1998.** Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials, *J. Plant Res.* 111, 373-382.
- Nowak H, Komor E, 2010.** How aphids decide what is good for them: experiments to test aphid feeding behavior on *Tanacetum vulgare* (L.) using different nitrogen regimes, *Oecologia* 163: 973-984.
- Pagès L, Génard M, Kervella J, 1993.** Analyse quantitative du développement végétatif du système aérien de jeunes pêcheurs (*Prunus persica* L. Batsch). *Agronomie* 13:135-144.
- Prytz I, Sanden AM, Nystrom T, Farewell A, Wahlstrom A, Forberg C, Pragai Z, Barer M, Harwood C, and Larsson G, 2003.** Fed-batch production of recombinant β -galactosidase using the universal stress promoters *uspA* and *uspB* in high cell density cultivations. *Biotechnol. Bioeng.* 83: 595-603.
- Rahbe Y, Deraison C, Bonade-Bottino M, Girard C, Nardon C, Jouanin L, 2003.** Effects of the cysteine protease inhibitor oryzacystatin (OC-I) on different aphids and reduced performance of *Myzus persicae* on OC-I expressing transgenic oilseed rape. *Plant Sci.* 164: 441-450.
- Ribeiro APO, Pereira EJJ, Galvan TL, Picanco MC, Picoli EAT, da Silva DJH, Fari MG, Otoni WC, 2006.** Effect of eggplant transformed with oryzacystatin gene on *Myzus persicae* and *Macrosiphum euphorbiae*. *J. Appl. Entomol.*, 130: 84-90.
- Ripusudan L Paliwal, Violic AD, Marathée JP, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2002.** Le Maïs en zones tropicales: amélioration et production. P. 185.
- Ro HM, Park JM, 2000.** Nitrogen requirements and vegetative growth of pot-lysimeter-grown 'Fuji' apple trees fertilized by drip irrigation with three nitrogen rates. *J Horticult Sci Biotechnol* 75:237-242.
- Sandström JP, Moran NA, 2001.** Amino acid budgets in three aphid species using the same host plant, *Physiological Entomology* 26: 202-211.

- Sauge MH, Guillemaud T, Brun A, Anthony N, Boll R et al., 2003.** Incidence of insecticide resistance alleles in sexuallyreproducing populations of the peach-potato aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) from southern France. *Bulletin of Entomological Research* 93: 289–297.
- Schoonhoven LM, Jermy T, van Loon JJA, 1998.** *Insect-Plant Biology*. London: Chapman & Hall. 409 pp.
- Slosser JE, Pinchak WE, Rummel DR, 1998.** Biotic and abiotic regulation of *Aphis gossypii* Glover in West Texas dryland cotton. *Southwest. Entomol.* 23, 31– 65.
- Southwood TRE, 1973.** The insect/plant relationship – an evolutionary perspective. In *Insect/Plant Relationships*, ed. by H.F. van Emden, pp. 3-30. *Symposia of the Royal Entomological Society*, 6, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Stassen PJC, Terblanche JH, Strydom DK, 1981.** The effect of time and rate of nitrogen application on development and composition of peach trees. *Agroplanta* 13:55–61.
- Sylwia G, Bogumil L, Wieslaw O, 2006.** Effect of low and high-saponin lines of alfalfa on pea aphid. *J Insect Physiol.*, 52:737-743
- Tagliavini M, Quartieri M, Millard P, 1997.** Remobilised nitrogen and root uptake of nitrate for spring leaf growth, flowers and developing fruits of pear (*Pyrus communis* L.) trees. *Plant Soil* 195:137–142.
- Taiz L, Zeiger E, 2006.** *Plant Physiology*, 4th Ed., Sinauer Associates Inc. Publishers, Massachusetts. (16)
- Taylor BK, May LH, 1967.** The nitrogen nutrition of the peach tree. II. Storage and mobilization of nitrogen in young trees. *Aust J Biol Sci* 20:389–411 (6)
- Taylor BK, Ende B van den, Canterford RL, 1975.** Effects of rate and timing of nitrogen applications on the performance and chemical composition of young pear trees, cv Williams' Bon Chretien. *J Hortic Sci* 50:29–40.
- Thomas AT, Hodkinson ID, 1991.** Nitrogen, water stress, and the feeding efficiency of lepidopteran herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 28, 703–720.
- Vancanneyt G, Sanz C, Farmaki T, Paneque M, Ortego F, Castanera P, Sanchez-Serrano JJ, 2001.** Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98:8139-8144.
- Van Emden HF, 1966.** Studies on the relations of insect and host plant. III. A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*: (Homoptera: Aphididae) on brussels sprout plants supplied with different rates of nitrogen and potassium. *Entomologia Experimentalis Applicata* 9: 444–460.
- Van Emden HF, Bashford MA, 1969.** A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to soluble nitrogen concentration and leaf age (leaf position) in the brussels sprout plant. *Entomologia Experimentalis Applicata* 12: 351–364. (9)
- Van Emden HF, Eastop VF, Hughes RD, Way MJ, 1969.** The ecology of *Myzus persicae*. *Annual Review of Entomology* 14: 197–270.

- Van Emden HF, Bashford MA, 1971.** The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomologia Experimentalis Applicata* 14: 349–360.
- Van Emden HF, 1996.** Studies of the relations of insect and host plant. III. A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Hemiptera : Aphididae) on Brussels sprout plants supplied with different rates of nitrogen and potassium. *Entomol. Exp. Appl.* 9, 444-460 (3)
- Van Emden HF, Harrington R, 2007.** Aphids as Crops Pests. CABI, 717 p. (8)
- Waring GL, Cobb NS, 1992.** The impact of plant stress on herbivore population dynamics. In: *Insect–Plant Interactions*, vol. IV. Ed. by Bernays, E. A. Boca Raton, FL: CRC Press, 167–226. (12)
- White TCR, 1984.** The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63, 90–105. doi: 10.1007/BF00379790
- Wilkinson TL, Ashford DA, Pritchard J, Douglas DE, 1997.** Honeydew sugars and osmoregulation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *J. Exp. Biol.* 200: 2137 – 3143.
- Will T, Tjallingii WF, Thonnessen A, van Bel AJE, 2007.** Molecular sabotage of plant defense by aphid saliva. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104:10536-10541.
- Xian LZ, YX, Heong KL, Cui H, 2007.** Effect of Nitrogen fertilizer on herbivores and its stimulation to major insect pests in rice. *Rice Sci.* 14, 56-66.