HAL
open science

Effet du génotype, de l'alimentation hydrique et azotée sur interactions pommier-puceron cendré (Malus domestica-Dysaphis plantaginea)

Ahlem Sghaier

To cite this version:

Ahlem Sghaier. Effet du génotype, de l'alimentation hydrique et azotée sur interactions pommier-puceron cendré (Malus domestica-Dysaphis plantaginea). Sciences agricoles. 2015. hal-02801136

HAL Id: hal-02801136

https://hal.inrae.fr/hal-02801136v1

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.

Mention : Biologie des plantes et des micro-organismes, Biotechnologie, Bioprocédés
Spécialité : Biologie des plantes
Parcours : M2 Biotechnologie des plantes tropicales
Année universitaire 2014-2015

Effet du génotype, de l'alimentation hydrique et azotée sur les interactions pommier- puceron cendré (*Malus domestica-Dysaphis plantaginea*)

Ahlem SGHAIER

Institut National de la Recherche Agronomique (INRA)
Plantes et Systèmes de culture Horticoles (PSH)

Tuteurs de stage: Marie Odile JORDAN

Marie Hélène SAUGE

Nombre de mots du résumé : 271 mots.

Nombre de mots du manuscrit : 12072 mots.

Mots clés : Le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea)*, le pommier (*Malus domestica*), génotype, traitements hydrominéraux, stress hydrique

Sommaire

Introduction 1
I. Synthèse bibliographique : Résistance des arbres aux pucerons à travers les pratiques culturales 3
1. Les interactions plantes-pucerons 3
1.1. Facteurs de résistance affectant le processus de colonisation des arbres par les pucerons 3
a) La qualité nutritionnelle de la ressource alimentaire 3
b) Les composés secondaires : la défense de l'arbre 3
2. Effet des pratiques agricoles sur la résistance des arbres aux bioagresseurs 4
a) Effet de la fertilisation azotée sur la résistance des arbres aux bioagresseurs 4
b) La réponse des bioagresseurs à une plante hôte soumise au stress hydrique 5
II. Matériel et méthodes 6
1. Les espèces étudiées 6
a) Le pommier *Malus domestica Borkh* 6
b) Le puceron cendré du pommier *Dysaphis plantaginea* 6
2. Le protocole expérimental 6
a) Elevage et préparation des arbres pour l'expérimentation de 2015 6
b) Traitement hydrominéral 2015 6
c) Élevage, infestation artificielle et suivis de dynamique des pucerons 7
d) Le suivi de l'état des arbres après infestation 7
e) L'analyse des données 8
III. Résultats 9
1. Impact des traitements hydrominéraux sur la dynamique de la population de *D. plantaginea* chez les deux génotypes de pommier 9
2. Impact des traitements hydrominéraux sur la croissance des deux génotypes de pommier 10
3. Impact des traitements hydrominéraux sur le statut hydrique des deux génotypes de pommier 10
4. Effet du fonctionnement des arbres sur le développement des pucerons 11
a) Effet de la croissance des arbres sur la dynamique des pucerons 11
b) Effet des statuts trophiques et hydriques sur la dynamique des pucerons 12
IV. Discussions 13
1. L'infestation dépend des traitements hydrominéraux 13
2. Infestation et développement des parties aériennes 13
a) L'infestation dépend de la croissance individuelle des rameaux 13
b) L'infestation dépend de la topologie des rameaux 14
3. Infestation et statut hydrominéral de la plante hôte 15

a) L’infestation pourrait dépendre du statut N de l'arbre 15
b) L’infestation pourrait dépendre du statut hydrique de l'arbre 15
4. Amélioration du dispositif expérimental et prise en compte de variables complémentaires 16
Conclusion 17

Résumé

Le pommier (*Malus domestica*) est aujourd'hui affecté par de nombreux insectes phytophages parmi lesquels le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*), le deuxième plus important en termes de dégâts. En raison du changement climatique, leur population augmente. Pour faire face à cette augmentation les traitements aphicides ne cessent d'accroitre.

Dans l'optique d'une diminution des pesticides tant pour la santé humaine que l'environnement des solutions alternatives sont étudiées. Parmi elles, l'étude de l'effet des pratiques culturales qui peuvent avoir une influence sur la croissance de la plantes, sur la dynamique des bioagresseurs et donc sur la stratégie de lutte contre les ravageurs.

Notre étude a 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.

D'après les résultats obtenus, chez les deux génotypes, il semblerait que les traitements hydrominéraux n'aient pas d'impact sur la phase de l'installation de la population de puceron. Par contre la phase de décroissance semble être affectée par le stress hydrique et par la température élevée des feuilles. De plus, la sévérité d'infestation ne semble pas dépendre de la croissance globale de l'arbre mais plutôt de la croissance individuelle des rameaux. Ainsi qu'une relation entre la sévérité d'infestation et la position d'insertion des rameaux sur le tronc a été établie que pour le génotype tolérant au stress hydrique.

Mots clé : Puceron cendré (*Dysaphis plantaginea)*, pommier (*Malus domestica*), traitements hydrominéraux, génotype, stress hydrique.

Abstract

Today apple (*Malus domestica*) trees are affected by a lot of insects, among which the rosy apple aphid (RAA), (*Dysaphis plantaginea*), the second most harmful plague in terms of damages. In addition, the climate change increases the aphid population. To cope with this increase aphicides treatments continue to increase.

In order to reduce that amount, for the sake of human health as well as for environmental purposes, alternative solutions are currently under study. Among them, the study of the effect of cultural practices that may affect the growth of plants, the population dynamics of pests and thus in the protection strategy against pests.

The object of our study was to determine what could be the effect of hydromineral treatment on the development of aphids on two apple hybrids derived from a cross between Starkrimson cv. and Granny Smith cv. which have different levels of tolerance to drought conditions (genotype 96 as tolerant type while genotype 26 as susceptible type).

With this in view, growth trees and tree water status and development of aphids were evaluated, as well as the development of aphids.

Results show that, in both genotypes, it appears that hydromineral treatments did not affect the phase of installation of aphids. But the decay phase seems to be affected by water stress and by the increase of leaf temperature. In addition, the severity of infestation does not appear to depend on the overall growth of the tree but rather the growth of individual branches. And a relationship between the severity of infestation and the position of the branches on the trunk has been established only for the genotype tolerant to water stress.

Key words: Rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea)*, Apple (*Malus domestica*), hydromineral treatments, genotype, water stress.

Remerciements

Je remercie dans le cadre de ce stage Marie Odile Jordan et Marie Hélène Sauge mes deux maitres de stage de m'avoir encadrée au cours de ces six mois. Je tiens également à les remercier pour leurs conseils avisés et leurs corrections nécessaires à la rédaction de ce rapport.

J'adresse mes remerciements à Aurélie Rousselin pour son soutien permanant. Je remercie également Jean- Philippe Lacroze, pour son apprentissage de l'élevage de puceron.

Je remercie Gilles Vercambre pour m'avoir accordé du temps et pour avoir répondu à mes questions.

Je remercie également toute l'équipe de l'Inra- Avignon PSH, car chacun d'entre eux a su trouver de temps pour m'aider.

Finalement, je remercie le GIS Fruits (le Groupement d'Intérêt Scientifique Fruits) pour le financement de mon stage.

Merci à tous !

Ahlem SGHAIER

Introduction

En arboriculture fruitière, l'utilisation des pesticides est un facteur clef de la production. L'exigence de qualité visuelle des produits récoltés conduit à exercer une pression antiparasitaire intense vis-à-vis des différents bioagresseurs. Toutefois, la lutte chimique entraîne des effets néfastes sur l'environnement ainsi que sur la santé humaine. Par ailleurs, le réchauffement climatique ainsi que la diminution des ressources en eau représentent aujourd'hui une réalité à prendre en compte dans l'évaluation du risque et la gestion des bioagresseurs des cultures. Ces nouvelles conditions favorisent l'émergence de maladies ou la dissémination des insectes phytophages, soit directement (modulation de la durée de développement, de la survie, de la fécondité, du voltinisme, de la phénologie et de la dispersion), soit indirectement (plantes hôtes altérant par exemple la production de composés de défenses azotés avec l'augmentation de taux de CO2 atmosphérique) (Karuppaiah et *al.*, 2012).

En effet, les nitrates et les résidus phytosanitaires constituent aujourd'hui la cause majeure de pollution des eaux souterraines et de surface, des sols et de l'alimentation. En conséquence, de nouvelles réglementations ont été éditées par la communauté européenne. Par exemple en France, la Directive Nitrates et le plan Ecophyto 2018 visent à diminuer la fertilisation et les traitements phytosanitaires en réduisant le nombre de molécules autorisées ainsi que les doses applicables. De la même manière la Directive Cadre sur l'Eau a diminué la quantité d'eau utilisable bien que le réchauffement climatique en augmente le besoin.

La conception d'itinéraires techniques pour la protection intégrée peut être une solution alternative à la lutte chimique actuellement utilisée contre les maladies et les ravageurs des arbres fruitiers. Il s'agit de maintenir un niveau de production agricole élevé, mais aussi de produire en respectant les équilibres écologiques dans un contexte de changement climatique, et de raréfaction des ressources en eau.

Le développement d'une arboriculture durable et moins exigeante en intrants, en l'occurrence eau et pesticides, renforce donc l'idée que les études sur les dynamiques de bioagresseurs doivent être réalisées en lien avec la gestion de l'eau et de la fertilisation dans la plante. Dans ce contexte se pose la question de l'impact de pratiques agricoles usuelles sur l'état sanitaire des cultures. Ainsi le choix variétal, la fertilisation et l'irrigation peuvent contribuer, sans induire de coût additionnel, au contrôle des populations de bioagresseurs (Tariq et al., 2011; Sauge et al., 2010). Mon stage s'inscrit dans le cadre d'un projet intitulé APMed, «Apple and Peach in Mediterranean orchards Integrating tree water status and irrigation management for coping with water scarcity and aphid control», qui a pour objectif d'optimiser les pratiques de ferti-irrigation des vergers méditerranéens et d'étudier leur impact sur la résistance des plantes aux bioagesseurs.

En conditions naturelles, les plantes sont exposées à divers facteurs abiotiques et biotiques qui affectent la croissance, la physiologie et la composition biochimique de la plante. Ces changements modulent leurs interactions avec les insectes phytophages (Scheirs et De Bruyn, 2005; King et al. 2006). En effet, le statut hydrique et nutritionnel (teneur en eau et en métabolites primaires) ainsi que la vigueur de la plante affectent la capacité d'un bioagresseur à s'installer, se nourrir et se multiplier. Dans ce contexte, les plantes placées en conditions de stress peuvent montrer des effets bénéfiques ou néfastes sur les insectes phytophages (Khan et al., 2010 ; Karban et Baldwin, 1997; Martinsen et al. 1998). Les contraintes sont spécifiques à chaque espèce d'insecte. Par exemple

dans le cas des pucerons, insectes piqueurs suceurs qui se nourrissent en prélevant la sève phloémienne, la résistance de la plante est dépendante de la pression de turgescence (Huberty et Denno, 2004). Celle-ci peut déterminer en partie le flux de sève ainsi que sa valeur nutritionnelle pour l'insecte (composition en acides aminés et en sucres solubles) (Karley et al., 2002) . Ces variables sont sensibles aux pratiques culturales comme l'irrigation et la fertilisation et pourraient donc contribuer à augmenter la résistance de la plante face aux pucerons.

Dans le cadre de mon mémoire, on fera l'hypothèse que les pratiques de fertilisation et d'irrigation, peuvent, par leur effet sur la vigueur de croissance et le statut hydrique et azoté de la plante être utilisées pour contrôler la croissance des populations de pucerons. On cherchera plus particulièrement à répondre aux deux, questions suivantes:

- Quel est l'effet des stress hydrique et trophique sur la résistance des pommiers aux pucerons cendrés ?

- Est-ce que ces effets sont indépendants du génotype, ou varient ils en fonction de sa capacité de résistance au stress hydrique ?

I. Synthèse bibliographique : Résistance des arbres aux pucerons à travers les pratiques culturales

1. Les interactions plantes-pucerons

Les pucerons de la famille des Aphididae, à laquelle appartient l'espèce que j'ai étudiée au cours de mon stage, se nourrissent exclusivement de la sève phloémienne de la plante, durant toute leur vie, montrant ainsi une relation de dépendance soutenue avec leur hôte. Ce régime alimentaire est fondamentalement déséquilibré, car trop riche en sucres et trop pauvre en acides aminés (Dixon, 1998; Douglas, 2003).

Les pucerons affectent le fonctionnement physiologique de la plante. Ils sont considérés comme des puits pour les assimilats (produits issu de l'assimilation des substances minérales par la plante). Il n'interceptent pas seulement les flux d'assimilats, mais ils sont également capables de modifier le pattern d'allocation ou le statut de source ou de puits des tissus (Girousse et *al.,* 2005). Des études suggèrent l'existence d'un effet des pucerons sur la photosynthèse (Varn, 1987) et sur l'induction de gènes impliqués dans la sénescence des feuilles (Pegadaraju et *al.,* 2005).

Inversement, l'abondance et la performance des pucerons peuvent être affectée par l'état de la plante hôte (White, 2008).

De nombreux travaux ont montré que les performances des pucerons sont influencées par différentes composante du statut azoté de la plante, comme la teneur ou la composition en acide aminé et la teneur en azote (Davies et *al.,* 2004 ; Wikinson et Douglas 2003). Des plantes de faible qualité nutritive affecteront alors la performance de ces insectes, induisant la production d'une progéniture majoritairement ailée chez plusieurs espèces (Srivastava, 1987; Dixon, 1998; Millier et *al.,* 2001). Ainsi le statut hydrique d'une plante affecte à la fois la facilité de prélèvement de la sève phloémienne dont se nourrit le puceron (principalement au travers de ses effets sur la pression de turgescence) et sa composition (Will et al., 2008).

L'hypothèse de la plante vigoureuse « The plant vigor hypothesis » proposée par Price (Price 1991) prédit que la vigueur de croissance des plantes est un facteur favorable au développement des bioagresseurs. Cette hypothèse a été confirmée par plusieurs travaux (De Bruyn et *al.,* 2002 ; Teder et Tammararu., 2002) tandis que d'autre études montrent le contraire (Johnson et *al.,* 2003).

1.1. Facteurs de résistance affectant le processus de colonisation des arbres par les pucerons

a) La qualité nutritionnelle de la ressource alimentaire

La composition nutritionnelle peut intervenir dans la résistance des arbres puisqu'elle est le principal facteur influençant la croissance et la survie des pucerons (Douglas et van Emden 2007). Ce sont les variations de concentration en métabolites primaires (des composés à base azotée ou carbonée) entre saisons, au sein d'une espèce d'arbre (entre variétés ou génotypes), entre les différents organes d'un même arbre ou encore pour des individus d'âges différents ou soumis à des conditions environnementales différentes qui peuvent intervenir dans les propriétés antibiotiques de l'arbre (Larsson 2002).

b) Les composés secondaires : la défense de l'arbre

Certaines variétés de plantes sont capables, principalement en fonction de leur génome, de produire des composés secondaires qui servent de défense contre les attaques de pucerons (et d'autres

bioagresseurs) (Sauge et *al.*, 2002 ; Mckinnon et *al.*, 1999). Ces composés sont de quatre groupes principaux : les alcaloïdes (Awmack et Leather, 2002), les terpénoïdes (terpènes), les glucosinolates etles composés phénoliques (tannins) (Koricheva et al, 1998 ; Awmack et Leather, 2002).

L'arbre peut mettre en place des mécanismes de résistance induits locaux et immédiats ou systémiques (Mattson et al. 1988). La résistance peut tout d'abord être liée à une difficulté éprouvée par l'insecte à contrer une réponse rapide de la plante. Ainsi, dans le phloème, le comportement d'acceptation du puceron peut être affecté par une difficulté à prévenir l'occlusion des tubes criblés par les dépôts de callose ou la coagulation de protéines phloémiennes. Le développement d'une réponse de type hypersensible, la mise en place d'une zone nécrotique résultant d'un processus de mort cellulaire autour des points d'insertion des stylets est une réponse observée chez plusieurs espèces d'arbres fruitiers. Elle est notamment associée aux propriétés antixénotiques de certains génotypes résistants de pêcher vis-à-vis du puceron vert *Myzus persicae* et de génotypes de pommier vis-à-vis du puceron cendré *Dysaphis plantaginea* (Briggs 1967; Sauge et *al*,. 1998; Alston et Briggs 1970). Les pucerons possèdent des pectinases, enzymes hydrolytiques agissant sur les pectines de la matrice extracellulaire. Cela va induire la production des oligosaccharides élicitant la synthèse de substances défensives telles que les composés phénoliques impliqués dans le processus de mort cellulaire (Campbell et Dreyer 1990 ; Ryan et *al.*, 1990).

2. Effet des pratiques agricoles sur la résistance des arbres aux bioagresseurs

Différentes études ont montré que la résistance des plantes aux bioagresseurs varie avec l'âge et le stade de développement des plantes (Miguel et *al.*, 2003, Slansky, 1990), et donc avec leur physiologie. Tout facteur, tel que l'alimentation minérale ou hydrique, susceptible d'affecter cette physiologie peut conduire à des changements du niveau de résistance aux bioagresseurs. Par exemple, la taille d'hiver est une pratique de formation servant à façonner les arbres fruitiers et à ajuster la charge en fruits, mais dont on sait aussi qu'elle affecte la croissance végétative. Il a été montré qu'une taille sévère augmente le degré d'infestation de pêchers par le puceron *Myzus persicae*. Cet effet est principalement dû à l'augmentation de la proportion de pousses en pleine croissance, sur lesquels les pucerons se développent mieux que sur rosettes (Grechi et *al.*, 2008).

a) Effet de la fertilisation azotée sur la résistance des arbres aux bioagresseurs

La fertilisation azotée est une pratique usuelle en arboriculture fruitière. L'apport éléments minéraux, dont l'azote, modifie la composition biochimique de l'arbre. La fertilisation azotée en particulier conduit à augmenter les teneurs en composées azotés (Singh et Kaith 1995) et à diminuer la teneur en composés de défense carbonés (Hoffland et *al.*, 2000).

Les travaux qui traitent l'impact de la fertilisation montrent que la sensibilité à l'infestation augmente avec la fertilisation, atteint un plateau puis décroît pour les fortes doses (Grechi et *al.*, 2010, Sauge et al., 2010, Marquis et Lill 2010). L'augmentation de la disponibilité en azote favorise d'abord la croissance (nombre et vitesse de croissance des pousses, Grechi et *al.*, 2010) et dans un second temps l'augmentation des concentrations en azote de la plante (Cheng et *al.*, 2002). Plusieurs hypothèses sont actuellement discutées pour expliquer l'effet inhibiteur des fortes concentrations en azote. Celles-ci pourraient entre autre (i) stimuler la biosynthèse de composés de défense (Barto et *al.*, 2008), et/ou (ii) modifier la composition du pool d'acides aminés, et paradoxalement, limiter les concentrations de ceux essentiels au développement des pucerons (Hale

et *al.*, 2003). Dans ce cas, leur survie est conditionnée à la présence dans leur tube digestif de bactéries symbiotiques capables de fournir les acides aminés déficients (Sandstrom et Moran 2001). En effet, les pucerons sont particulièrement sensibles à la qualité de leur ressource nutritionnelle (Karley et *al.*, 2002). La répartition de l'azote dans les plantes est hétérogène et varie en fonction du temps : la concentration en azote disponible pour le puceron est donc variable. Des effets de la fertilisation azotée sur la performance des pucerons ont déjà été mis en évidence par plusieurs travaux. (Chau et *al.*, 2005 ; Sauge et *al.*,2010 ; Rutz et *al.*,1990). Chez le pêcher, il a été démontré que cette concentration influe sur les populations de M. persicae (Grechi, 2008). Selon Van Emden (1996), des niveaux élevés d'azote tendent à accroitre la fécondité et le niveau de développement de cette espèce.

b) La réponse des bioagresseurs à une plante hôte soumise au stress hydrique

L'eau est un élément important fournissant l'énergie et les matériaux nécessaires à la survie, la croissance et à la reproduction des ravageurs (Chapman et *al.*, 1998). Les nombreuses études abordant la relation entre le statut hydrique de la plante hôte et les réponses des bioagresseurs n'ont abouti à aucun consensus. Des modifications de la qualité nutritionnelle de la plante hôte, tant en quantité qu'en qualité, à la suite d'un stress hydrique peuvent avoir des impacts positifs (Mattson et Haack, 1987; Oswald et Brewer, 1997), négatifs (Bultman et Bell, 2003 ; Cabrera et *al.*, 1995; Hale et *al.*, 2003) ou nuls (Pons et Tatchell,1995) sur les insectes phytophages. Huberty et Denno (2004) ont montré que la réponse de la plante est non linéaire mais dépend de la durée, de l'intensité, de la fréquence des déficits hydriques ainsi que du stade phénologique. Selon Koricheva et al., (1998), un stress modéré mais répété dans le temps augmente les concentrations en azote soluble des tissus sans réduire significativement leur teneur en eau, et favorise l'herbivorie. Un stress long et sévère la limite au contraire. Par ailleurs, la réponse d'une plante dépend également de son seuil de tolérance à la sècheresse. Ainsi, Björkman (2000) montre qu'un déficit hydrique réduit les différences entre clones sensibles et résistants au puceron en augmentant la synthèse de composés de défense chez les premiers et en la diminuant chez les seconds. Ceci pourrait s'expliquer par la double fonction (résistance au stress hydrique et aux bioagresseurs) de certains polyphénols.

II. Matériel et méthodes

1. Les espèces étudiées

a) Le pommier *Malus domestica Borkh*

Deux génotypes hybrides de pommier issus du croisement entre deux variétés commerciales ont été utilisés dans cette étude. Les deux génotypes ont été phénotypés et sélectionnés sur des critères écophysiologiques de tolérance au stress hydrique par l'UMR Inra/Cirad AGAP de Montpellier. Le génotype V96 est tolérant à la sécheresse tandis que le génotype V26 est sensible. Soixante plants nous ont été fournis.

b) Le puceron cendré du pommier *Dysaphis plantaginea*

D. plantaginea est un des ravageurs du pommier les plus nuisible (Blommers et *al*., 2004). *D. plantaginea*, comme tous les pucerons, se nourrit exclusivement aux dépends des plantes (phytophages) et possède un système buccal de type piqueur-suceur composé d'un stylet, qui lui permet d'effectuer des piqûres dans les plantes et d'atteindre les faisceaux cribro-vasculaires du phloème, où il prélève de la sève élaborée, aliment quasi-exclusif des pucerons. Chez *D. plantaginea*, ce comportement alimentaire provoque de forts enroulements et des déformations foliaires (Fig.1) associés à un jaunissement ou une dépigmentation plus ou moins marquée.

2. Le protocole expérimental

a) Elevage et préparation des arbres pour l'expérimentation de 2015

L'expérimentation a démarré pendant la saison 2014. Le 24 mars 2014, 60 pommiers (30 par génotype) ont été greffés et mis en pots de 12 litres dans un mélange de 2/3 de terreau et 1/3 de perlite, placés sous tunnel « insect proof », et reçus manuellement une fertilisation de 2g N arbre^{-1}. Ensuite la fertilisation et l'irrigation ont été appliquées à l'aide de 2 goutteurs arbre^{-1} (débit 2l h^{-1}). Du 27 mai au 18 juillet, pour des raisons expérimentales, les arbres ont été soumis à 4 régimes de ferti-irrigation, par couplage de 2 niveaux de fertilisation et d'irrigation. Après cette période les arbres ont été réhomogénéisés d'une part via des apports d'eau et d'azote excédentaires par rapport aux besoins: 2l d'eau jour^{-1} arbre^{-1} et 0.52g N semaine^{-1}arbre^{-1}. Un dosage d'azote total sur le bois de taille à l'aide d'un analyseur élémentaire réalisé le 19 février montre que cet objectif est atteint puisque la teneur en azote est indépendante des traitements et égale à 1.34%±0.55. Une taille d'hiver (18 février 2015) a homogénéisée la structure, puisque sauf exception le tronc (ou axe A) a été rabattu 22 entre-nœuds et les ramifications secondaires ôtées.

Les arbres ont été temporairement retirés du tunnel, le temps de réaliser un traitement herbicide et insecticide et de rabâcher le sol. Ces traitements avaient pour but d'isoler les arbres de leur environnement biotique (contamination par d'autres espèces de puceron ou par les ennemis naturels). Le 30 mars 2015 une fois remis en place ils ont bénéficiés d'un premier apport N homogène avant la mise en place des traitements de nutrition le 24 avril.

b) Traitement hydrominéral 2015

À partir du 24 avril 2015, afin d'obtenir des lots d'arbres différenciés d'une part par leur statut azoté et d'autre part par leur statut hydrique, un dispositif expérimental comprenant quatre modalités de traitements hydrominéraux (Tab.1) est mis en place sur l'ensemble des arbres: 6 arbres par traitement et par génotype. Les apports sont réalisés à l'aide de deux goutteurs par arbre, un goutteur pour l'irrigation et un gouteur pour la fertilisation.

Figure 1: Enroulement de feuilles de pommier causé par le puceron cendré

Tableau 1: La quantité d'eau et d'azote apportées pour les quatre modalités hydrominérales du 24 avril au 1er juillet

Taille de l'échantillon par génotype : N=24 Nombre de répétitions par modalité : n=6		Alimentation azotée (N) en (g)	
		0.94	3.37
Alimentation hydrique (H) en (l)	13.33	**H0N0**	**H0N1**
	46.066	**H1N0**	**H1N1**

c) Élevage, infestation artificielle et suivis de dynamique des pucerons

✓ Élevage

L'infestation artificielle des pommiers a été réalisée à partir de pucerons virginipares aptères. Il s'agit de la forme printanière du puceron présente sur l'hôte primaire et dont le rôle est essentiellement reproductif. Cette forme est majoritairement responsable des dégâts occasionnés.

Les femelles utilisées sont issues de reproduction par parthénogénèse d'une seule et même femelle collectée au printemps 2015 dans un verger du site de l'INRA d'Avignon. Elles sont donc toutes génétiquement identiques. L'élevage a lieu dans une salle de confinement maintenue à 20°C (+/- 1°C), avec une photopériode de 16h de jour et 8h de nuit et une humidité de 60 à 70%. Ces conditions sont choisies de manière à maintenir la parthénogenèse. L'élevage a débuté au mois de mars sur des pommiers selon un protocole établi pour une production d'un minimum de 240 pucerons femelles adultes de même âge (cohortes synchronisées de 48 heures) : c'est-à-dire que des femelles adultes sont déposées 9 jours avant le début de chaque expérimentation (une quinzaine par apex) ; elles sont ensuite laissées pendant 48 heures, le temps de pondre en moyenne 4 larves (2 larves par jour et par femelle) puis retirées. Les larves passent ensuite par 4 stades larvaires successifs et au bout d'une semaine elles sont adultes et donc prêtes pour l'expérimentation. Le nombre initial de femelles déposées est calculé en fonction du nombre de pucerons désirés.

✓ Infestation et suivi de la dynamique de *Dysaphis plantaginea*

Le 28 avril, un apex par arbre (l'apex le plus vigoureux) a été infesté avec 5 femelles adultes. La dynamique de la population de pucerons est suivie, individualisant chaque axe (tige ou tronc et rosettes filles) pendant 10 semaines à partir du 4 mai à raison d'une notation par semaine, en utilisant une échelle de classe logarithmique (Tab. 2). Les pucerons ailés et aptères sont comptés séparément. À partir de ces mesures un indice d'infestation (IF) est calculé à l'échelle de l'arbre pour la population totale et pour les pucerons ailés selon la méthode suivante (Grechi et *al*., 2008) :

- **d** correspond au degré d'infestation (la classe),
- **f** correspond à la fréquence des tiges en croissance (définies au paragraphe suivant) ayant le degré d'infestation d.

$$IF = \frac{\sum_{d=0}^{5} (d \times f_d)}{5 \times \sum_{d=0}^{5} f_d}$$

d) Le suivi de l'état des arbres après infestation

✓ Suivi de la croissance

La croissance est suivie une fois par semaine du 1er avril au 1er juillet. Au préalable chacun des arbres a été décrit. Pour cela chaque axe est assimilé à une succession d'UC (unité de croissance) composé d'un entre-nœud d'un nœud et d'un bourgeon et d'une feuille. Ces UC sont numéroté de la de la base à l'apex (Fig. 2) ce qui permet de positionner chaque bourgeon et de le suivre individuellement. Il peut donner naissance soit a Les structures proleptiques (qui se développent à partir de bourgeons formés l'année précédente: 2014) peuvent soit donner naissance à une tige florale (développement de fleurs puis de tiges), rosettes (si seules les feuilles préformées dans le

Tableau 2: Classe suivi d'infestation d'après Grechi et *al.*, 2008

Classe	0	1	2	3	4	5
Nombre de puceron	0	1 à 5	5 à 25	25 à 125	125 à 625	625 et +

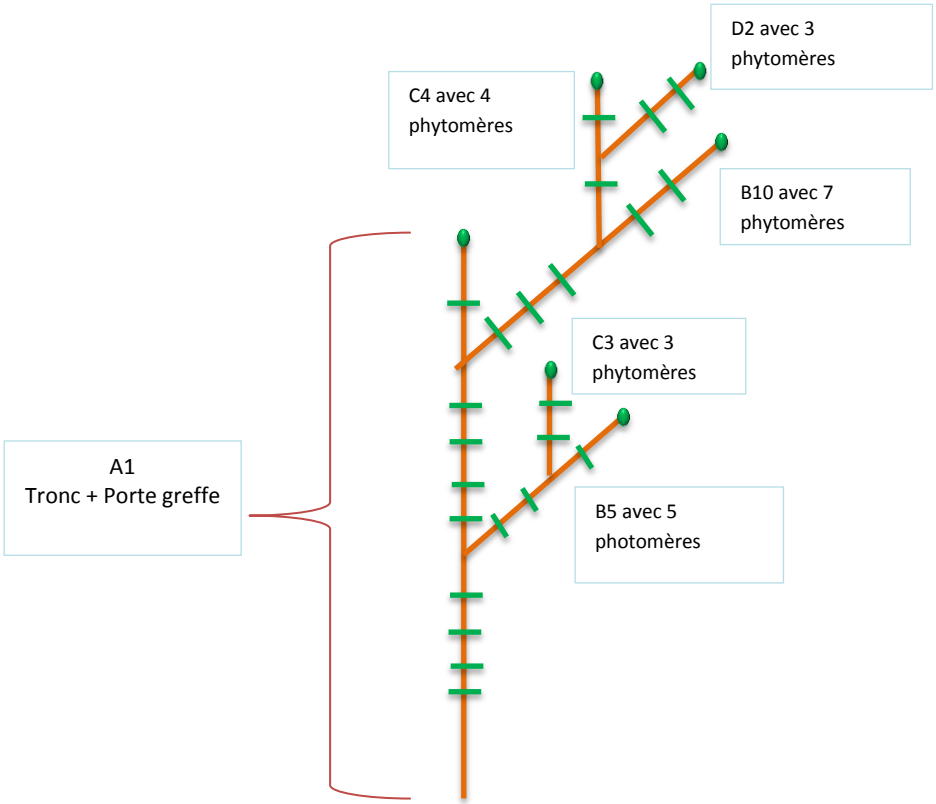


Figure 2 : Méthode de comptage des phytomères employée pour le suivi de croissance des arbres

bourgeon se développement) ou tige (si le méristème apical devient actif après le développement de la tige initiale). Chaque semaine, le nombre de feuilles étalées est compté sur chacune de ces structures, ainsi que le développement éventuel de leur bourgeons axillaires qui ont donné naissance quasi exclusivement à des rosettes (sylleptique car issue de bourgeons formés l'année en cours) Pour les tiges, les comptages sont facilités par la pose de bagues de couleur toutes les 5 feuilles.

- ✓ Suivi du statut hydrique

Le statut hydrique a été déterminé par des mesures du potentiel hydrique des feuilles à l'aide d'une chambre à pression (Bombe de Sholander) La photosynthèse nette a été mesurée aux mêmes dates et sur les mêmes arbres. Les mesures ont été réalisées une fois par semaine autour du midi solaire sur des feuilles orientées au soleil prélevées sur deux arbres de chaque génotype de chaque modalité hydrominérale (soit sur 16 arbres).

- ✓ Suivi du statut azoté

Des prélèvements de feuilles et d'apex pont été réalisés les 19 février, 29 avril, 21mai sur tous les arbres en vue de dosages d'azote total, d'acides aminé et de polyphénols et de sucres solubles. Les échantillons ont immergés dans l'azote liquide au moment du prélève.

e) L'analyse des données

Les données obtenues ordonnées sous forme de tableaux sont analysées via le tableur Excel et le logiciel R. Elles sont représentées sous forme de graphiques dynamiques. La relation entre indice d'infestation des ailés et indice d'infestation pucerons a été étudiée par régression linéaire, à partir du logiciel R. Les tests statistiques sont effectués à partir du logiciel R.
Les relations entre traitement, croissance et traitement, indice d'infestation ont été étudiées par des ANOVA à un seul facteur.

III. Résultats

Une masse importante de données a été obtenue lors de l'expérimentation, impossible à exploiter en totalité au cours de ce stage. Je me suis donc focalisée en première partie sur l'impact des traitements hydrominéraux sur : (i) la dynamique de la population de *D. plantaginea* sur les deux génotypes de pommier, (ii) la croissance des arbres et (iii) leur statut hydrique. Afin de synthétiser au mieux les résultats, les variables les plus représentatives de la fonction étudiée ont été privilégiées. L'infestation par *D. plantaginea* a été évaluée à partir de l'indice d'infestation total des arbres. La croissance sera évaluée en nombre de feuilles totales par arbre et par tige et en nombre de feuilles sur les rameaux en fonction de leur position sur le tronc. Les variables du statut hydrique seront le potentiel hydrique et la photosynthèse, qui est rapidement affectée par un stress hydrique bien qu'elle ne soit pas directement représentative du statut hydrique. La deuxième partie portera sur l'effet du fonctionnement de la plante, et plus particulièrement de la croissance et du statut hydrique (puisque les résultats des dosages d'azote ne sont pas encore disponibles) sur le développement des pucerons.

1. Impact des traitements hydrominéraux sur la dynamique de la population de *D. plantaginea* chez les deux génotypes de pommier

L'évolution de la dynamique d'infestation de *D. plantaginea* au cours du temps en fonction des traitements hydrominéraux, pour le génotype tolérant (A) et le génotype sensible (B) au déficit hydrique, est présentée dans la figure 3. Chez les deux génotypes et pour les 4 traitements, les pucerons se sont bien installés avec une forte croissance de leur population dès le début de l'expérimentation (4 mai). Cette croissance s'est poursuivie pendant les cinq semaines suivantes pour atteindre le pic d'infestation entre les 3 et 10 juin. À partir de cette date, la population de pucerons chute de manière drastique pour tendre vers 0 fin juin.

Chez le génotype tolérant au déficit hydrique (V96), et bien que l'on ne détecte pas de différence significative entre traitements, les pucerons semblent infester préférentiellement les arbres des modalités H1N0, H0N1 et H1N1 lors de la période précédant le pic d'infestation. Les arbres en double carence hydrominérale (H0N0) sont moins infestés. En revanche, sur la période suivant le pic d'infestation, on remarque une nette baisse de la population des pucerons sur les arbres soumis à un stress hydrique. La plus forte diminution de l'infestation a été enregistrée pour le traitement H0N1. L'analyse de la variance met en évidence un effet significatif des traitements hydrominéraux sur l'indice d'infestation le 3 juin et le 10 juin (respectivement $p=0,0245$ et $p= 0,001$).

Chez le génotype sensible au déficit hydrique V26, bien que l'on ne détecte pas non plus de différence significative, lors de la période précédant le pic d'infestation, malgré une plus forte croissance de la population de pucerons pour les arbres bien alimentés en azote. La phase de décroissance des populations est beaucoup plus importante pour les deux traitements en déficit hydrique. Un effet significatif des traitements a été détecté aux dates du 10 et 17 juin (respectivement $p= 3,93e-05$ et $p=0,0036$).

Pour les deux génotypes les populations décroissent plus vide en cas de stress hydrique. Pour V26 cette décroissance est indépendante des apports N, alors que pour V96, elle est curieusement plus rapide si le stress hydrique s'accompagne d'une alimentation excédentaire en azote.

Nous avons donc vérifié si un stress hydrique ne favorisait pas l'apparition de pucerons ailés, accélérant ainsi la décroissance des populations. Les cinétiques (non présentées) ne montrent aucune différence.

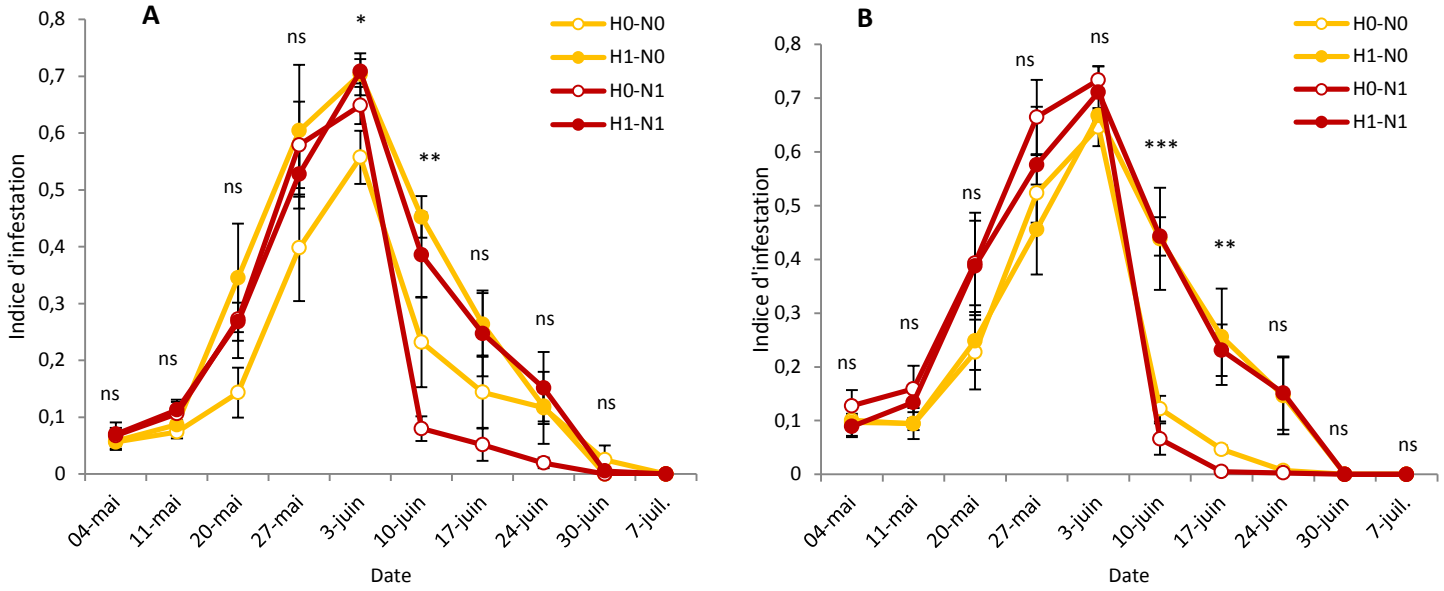


Figure 3: Évolution (moyennes et erreurs standards pour 6 arbres) au cours du temps de l'indice d'infestation de *Dysaphis plantaginea* selon les quatre modalités hydrominérales pour le génotype tolérant, V96 (A), et le génotype sensible, V26 (B), au stress hydrique. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard (SE). Pour chaque date, les astérisques représentent une différence significative entre traitements selon l'analyse de la variance (ns, non significatif au seuil de 5% ; *P<0.05 ; **P<0.01 et ***P<0.001.

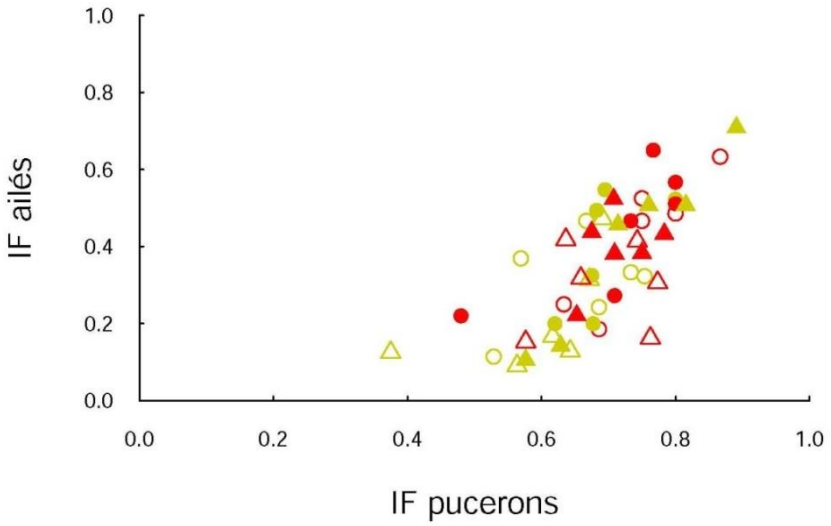


Figure 4: Indice d'infestation des individus ailés en fonction de l'indice d'infestation de la population totale de pucerons à la date du pic d'infestation pour chacun des 48 arbres. Les triangles et les ronds représentent les génotypes V96 et V26 ; les symboles pleins les traitements correctement irrigués, les symboles creux les arbres sous stress hydriques ; les symboles rouges les arbres correctement pourvus en azote et les symboles jaunes les arbres limités en azote.

De même, à la date du pic d'infestation (qui peut varier légèrement en fonction des arbres), l'indice d'infestation est corrélé à l'indice d'infestation des individus ailés indépendamment du traitement (Fig. 4). Le nuage de points montre que les faibles indices d'infestation ne sont pas associés à une fraction plus élevée d'individus ailés, qui expliqueraient les faibles niveaux d'infestation. Ils ne sont pas non plus spécifiques à un traitement ou à un génotype. Le nombre d'ailés est proportionnel au nombre total de pucerons (R^2 = 0.533*** - 46 dl), ce qui suggère que l'apparition d'ailés est principalement due à un phénomène de densité dépendance (liée à une surpopulation) plutôt qu'à des différences d'apports en eau et en azote.

2. Impact des traitements hydrominéraux sur la croissance des deux génotypes de pommier

La figure 5 montre que la croissance, évaluée en nombre de feuilles totales par arbre, est plus importante pour V96 (tolérant au stress hydrique), que pour V26. Ceci est vrai également pour d'autres variables de croissances: nombre de bourgeons débourrés, nombre de tiges (résultats non montrés). L'effet des traitements n'est significatif qu'à certaines dates: du 1er au 22 avril, les 14 avril puis le 11 juin pour V96, le 7 avril et les 4 et 10 juin pour V26. Cependant, la croissance est toujours plus importante pour les arbres correctement arrosés. Les différences sont marquées pour V26, génotype pour lequel la fumure N n'a aucun effet, alors que pour V96 les traitements sont plus différenciés.

Le niveau de croissance le plus élevé a été enregistré pour la modalité (H1N1), et le niveau le plus faible pour la modalité (H0N0). Dans le cas des arbres soumis soit à un stress hydrique soit à un stress azoté (modalités H0N1 et H1N0) le niveau de croissance est le même.

La structure de la couronne est différente pour les deux génotypes (Fig.6). On distingue clairement deux vagues de ramifications pour le génotype tolérant au stress hydrique (V96). La première s'étend de la base du tronc à l'unité de croissance 8 (ou UC8) à 10 selon les cas (ou UC 10), la seconde débute au-delà de l'UC 11 et se poursuit jusqu'au sommet du tronc. Les vagues sont séparées par une zone du tronc non ramifiée, et portent des tiges relativement courtes à leur base et plutôt longues à leur sommet. Ce profil est moins visible pour V26, ou les arbres sont peu ramifiés à leur base. Dans tous les cas la variabilité de croissance des tiges sur une UC données est important comme le démontre les valeurs des erreurs standards.

Les traitements affectent également les profils de ramification. Ainsi les tiges insérées sur la partie supérieure du tronc sont plus longues en situation de confort hydrique que de stress hydrique. L'effet de l'azote est moins visible, notamment pour les arbres soumis à un stress hydrique. Une analyse plus précise des profils de ramification en relation avec les dates d'apparition des stress n'a pas été réalisée par manque de temps.

3. Impact des traitements hydrominéraux sur le statut hydrique des deux génotypes de pommier

- ✓ *potentiel hydrique*

La figure 7 donne le potentiel hydrique des deux génotypes en fonction des traitements. Certaines dates ne présentent pas d'écart type puisque les mesures n'ont pu être réalisées que sur un seul arbre, en raison de l'impossibilité de trouver des feuilles non infestées. Les résultats montrent une forte variabilité au cours du temps chez les deux génotypes. Les valeurs (en termes de pression) sont en général plus élevées pour les arbres soumis à un stress hydrique, mais les effets des

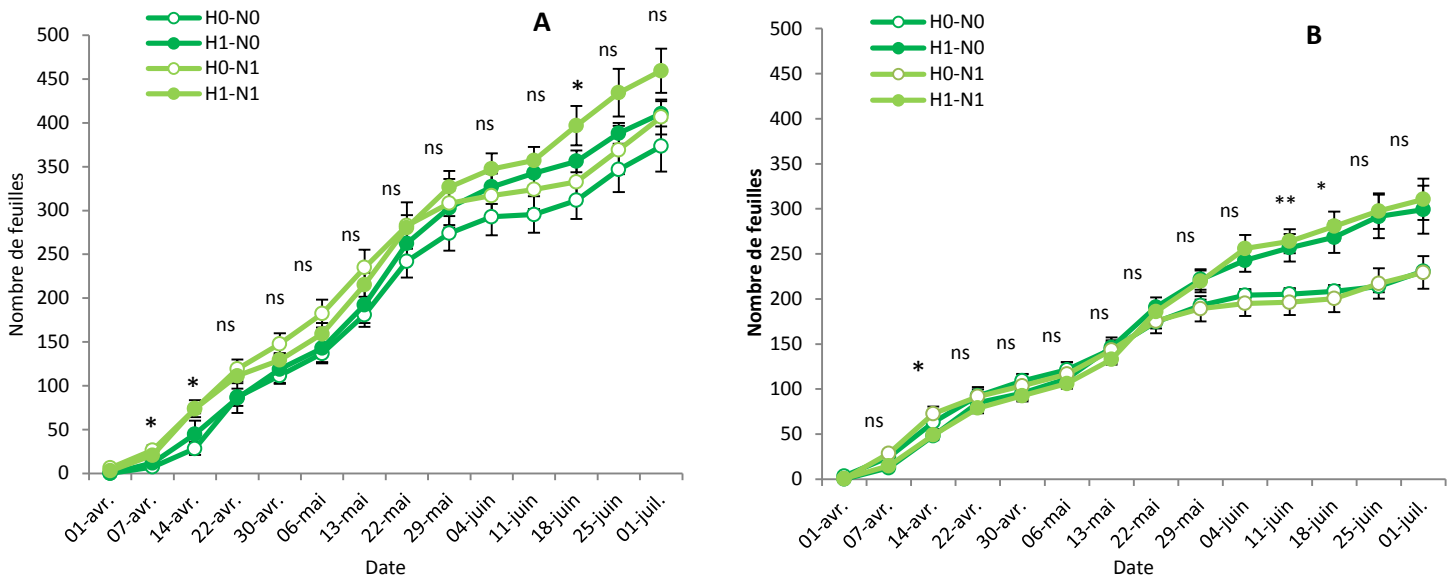


Figure 5: Évolution au cours du temps du nombre de feuilles étalées par arbre en fonction des modalités hydrominérales pour le génotype tolérant, V96 (A), et le génotype sensible, V26 (B), au stress hydrique. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard (SE). Pour chaque date, les astérisques représentent une différence significative entre traitements selon l'analyse de la variance (ns, non significatif au seuil de 5% ; *P<0.05 ; **P<0.01 et ***P<0.001). n= 6

traitements ne sont nets qu'au 28 mai. Chez le génotype tolérant au stress hydrique, les valeurs moyennes sont respectivement -1.7MPa et -1.12 MPa chez les arbres stressés et non stressés, et de -1.81 MPa et -1.32 MPa pour le génotype sensible. Ces résultats ne permettent pas de conclure une différence de statut hydrique entre les deux génotypes.

- ✓ *photosynthèse*

La figure 8 montre que pour les deux génotypes, les arbres soumis à un stress hydrique ont une activité photosynthétique globalement plus faible que les arbres en confort hydrique. Ces écarts apparaissent début mai, se creusent ensuite pour disparaitre progressivement en juin. L'écart est étant plus marqué le 28 mai entre les arbres stressés et ceux en confort hydrique et cela pour les deux génotypes. Chez le génotype tolérant au stress hydrique, les valeurs moyennes de taux de photosynthèse en µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ sont respectivement 3.6 et 12.62 chez les arbres stressés et non stressés, et de 2.5 et 11.11 pour le génotype sensible.

Les résultats exposés dans cette première partie ont mis en évidence que la dynamique de population de *D. plantaginea* représentée par l'indice d'infestation répondait aux traitements hydrominéraux de manière différente chez les deux génotypes. Mais une telle analyse limitée à l'effet des traitements ne permet pas de comprendre les mécanismes de cette dynamique. Les arbres ont donc été regroupés en fonction de la sévérité d'infestation (du nombre de pucerons maximal au pic d'infestation) de façon à pouvoir relier la dynamique des populations au fonctionnement de l'arbre: à sa croissance, à la topologie des tiges, à son potentiel hydrique et à la photosynthèse. Pour la croissance, notre jeu de données nous a permis de travailler à la fois à l'échelle de l'arbre entier et celle des tiges. Les arbres ont été classés en trois catégories; ceux faiblement infesté (IF< 0.6), moyennement infesté (0.6 < IF < 0.8), et fortement infestés (IF > 0.8). Pour les tiges ces catégories correspondent respectivement aux classes C0 à C3, C4 et C5.

4. Effet du fonctionnement des arbres sur le développement des pucerons

a) Effet de la croissance des arbres sur la dynamique des pucerons

- ✓ *A l'échelle de l'arbre*

La figure 9 représente l'évolution de nombre de feuilles totales par arbre classé en fonction du la sévérité d'infestation pour les deux génotypes. Cette figure confirme d'une part les résultats mentionnés ci-dessus, que la croissance du génotype tolérant au déficit hydrique (V96) est nettement supérieure à celle du génotype sensible (V26). D'autre part, elle montre qu'un classement inverse a été enregistré entre les deux génotypes. Chez le génotype tolérant au déficit hydrique, les arbres faiblement infestés sont ceux qui ont le plus de feuilles alors que pour V26 la sévérité d'infestation augmente avec le nombre de feuilles totales par arbre. Ces résultats doivent cependant être nuancés compte tenu de l'importance des erreurs standards qui se chevauchent partiellement. De plus, le réarrangement des arbres en fonction de leur sévérité d'infestation a déséquilibré le dispositif, ce qui ne permet pas de réaliser une analyse de variance. En effet les effectifs des différents groupes varient de 2 à 18.

En tout état de cause, l'aspect des courbes ne permet pas d'établir une relation entre le taux d'infestation et la croissance, que ce soit en nombre de feuilles totales par arbre (Fig.9) en nombre de feuilles insérés sur la totalité des tiges, en nombre de tiges ou en nombre de bourgeons débourrés (résultats non montrés). Cependant, quel que soit le génotype, les arbres faiblement infestés ont une proportion plus grande d'ébauches qui se transforment en tiges (résultats non montrés).

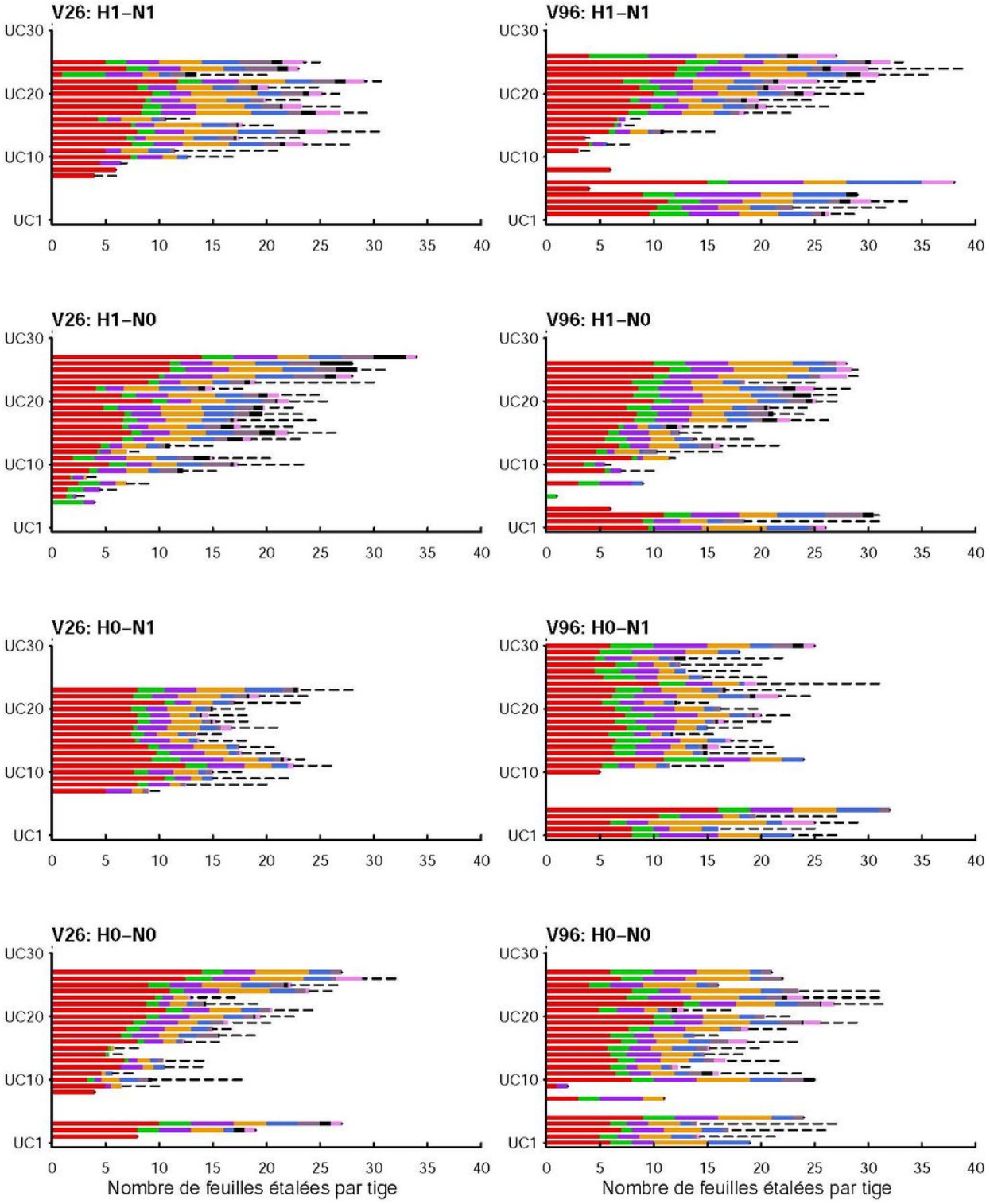


Figure 6: Nombre de feuilles étalées (moyennes et erreurs standard) par tige en fonction du génotype, du traitement, et du rang de l'unité de croissance sur laquelle elle est insérée le long du tronc. Les titres des 8 graphiques précisent le génotype et le traitement. Chaque couleur correspond à une date donnée: en rouge le nombre de feuilles au 30 avril (soit à la date la plus proche de l'infestation).Les couleurs verte, pourpre, orange et bleue correspondent aux 6, 13, 22 et 26 mai, et les couleurs prune, noire et violette aux 4, 11 et 18 juin. Si une tige n'a pas émis de feuilles entre deux dates consécutives auquel cas il manque une couleur dans la séquence. Les pointillés correspondent aux erreurs standards calculés à partir de nombre de feuilles étalées par tige au 18 juin. Le nombre de tiges sur lesquels ont été faits les calculs (effectif) varie de 0 à 9.

✓ *A l'échelle du rameau*

La sévérité d'infestation de chacun des rameaux est liée à sa croissance individuelle (Fig.10) des rameaux pour les deux génotypes. Les rameaux les plus infestés sont ceux qui portent le plus de feuilles étalées.

Pour un même niveau d'infestation, ce nombre est plus important pour V96, tolérant au stress hydrique. Les différences sont, sauf exception; hautement significatives ($p < 0.001$) à partir du 7 avril, donc bien avant la date de l'infestation (à partir du 28 avril). Ceci implique sans doute, que les pucerons, une fois déposés sur l'arbre s'installent et se développent préférentiellement sur les tiges les plus poussantes. On peut également constater qu'entre le 7 avril et le 13 mai) les seuils de signification sont plus faibles pour V96 que pour V26.: (absence de signification le 22 avril, $0.01 < p < 0.05$ le 30 avril) liée à une plus grande homogénéité de croissance des tiges pour la variété résistante que pour la variété sensible en début de période. En effet, au 22 avril les écarts entre les valeurs moyennes des différentes catégories de tiges sont de 0.8 feuilles pour V96 et de 2 feuilles pour V26.

✓ *Effet de la topologie des rameaux*

La sévérité d'infestation dépend également de la position des tiges le long du tronc (Fig. 11), notamment pour V96 pour lequel deux vagues de croissance ont été identifiées (Cf. supra). A sévérité d'infestation équivalente, les tiges de la première vague (insérées à la base du tronc) portent plus de feuilles étalées que les tiges issues de la seconde vague (insérées en partie terminale du tronc). Les tiges faiblement infestées ont un nombre de feuilles faible et indépendant de leur position. La position à un effet significatif ($p < 0.001$) à partir du 22 avril pour les tiges moyennement infestées. Les tests de comparaison n'ont pas pu être réalisés sur les tiges fortement infestées compte tenu du faible effectif des tiges en position basale (3 individus statistiques) en regard du nombre de tiges en position apicale (71 tiges). Ces deux groupes présentent néanmoins des différences de croissance importantes, dont il conviendrait de tester la signification à l'aide de tests non paramétriques.

b) Effet des statuts trophiques et hydriques sur la dynamique des pucerons

Les résultats ont montré que la sévérité de l'infestation n'est pas proportionnelle au niveau de potentiel hydrique l'infestation (résultats non présentés) au contraire de la photosynthèse, qui à l'exception des mesures du 11 et du 16 juin est d'autant plus importance que l'infestation est sévère (Fig. 12). Toutes les classes ne sont pas représentées à toutes les dates puisque les mesures n'ont pu être réalisées que sur un seul arbre, en raison de la difficulté de trouver des feuilles non infestées.

Les mesures ont été faites à l'échelle de la feuille intacte, ce qui implique que les différences sont sans doute plus importantes à l'échelle de l'arbre pour V26, ou la sévérité d'infestation augmente avec le nombre de feuilles totales. Les conclusions sont moins nettes pour V96.

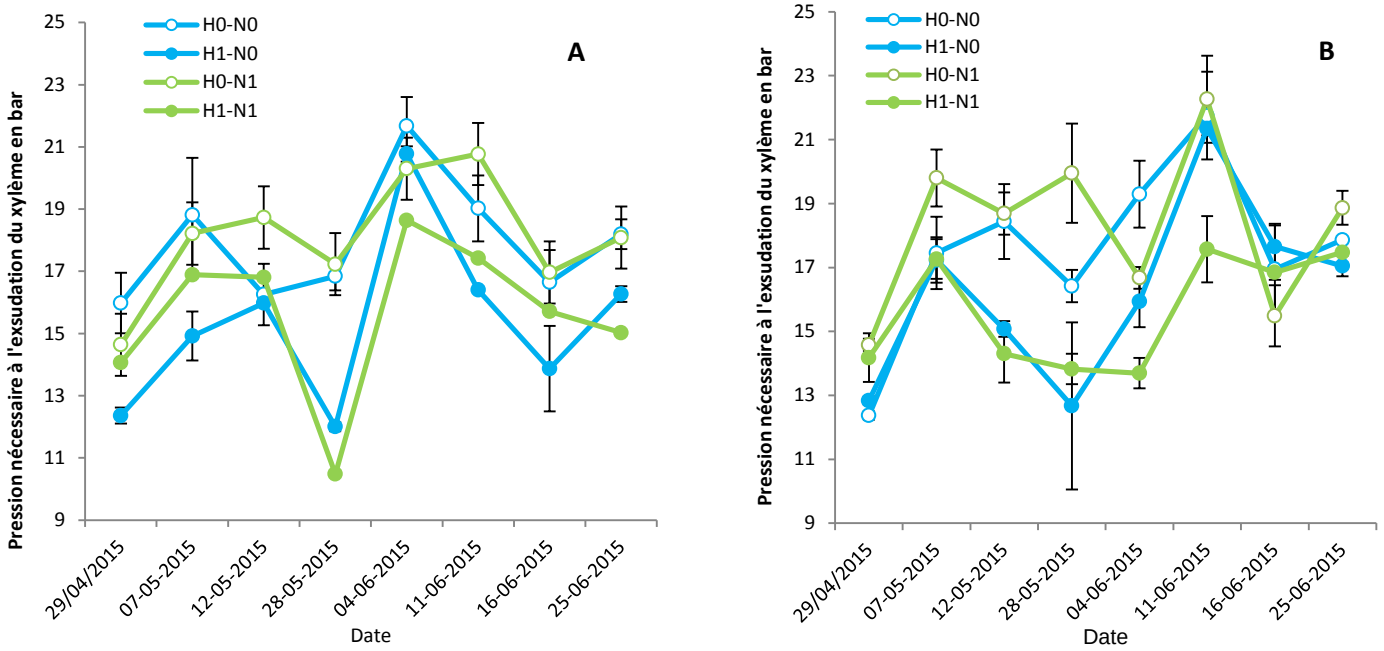


Figure 7 : Évolution au cours du temps du potentiel hydrique en fonction des modalités hydrominérales pour le génotype tolérant, V96 (A), et le génotype sensible, V26 (B), au stress hydrique. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard (SE). n= 2

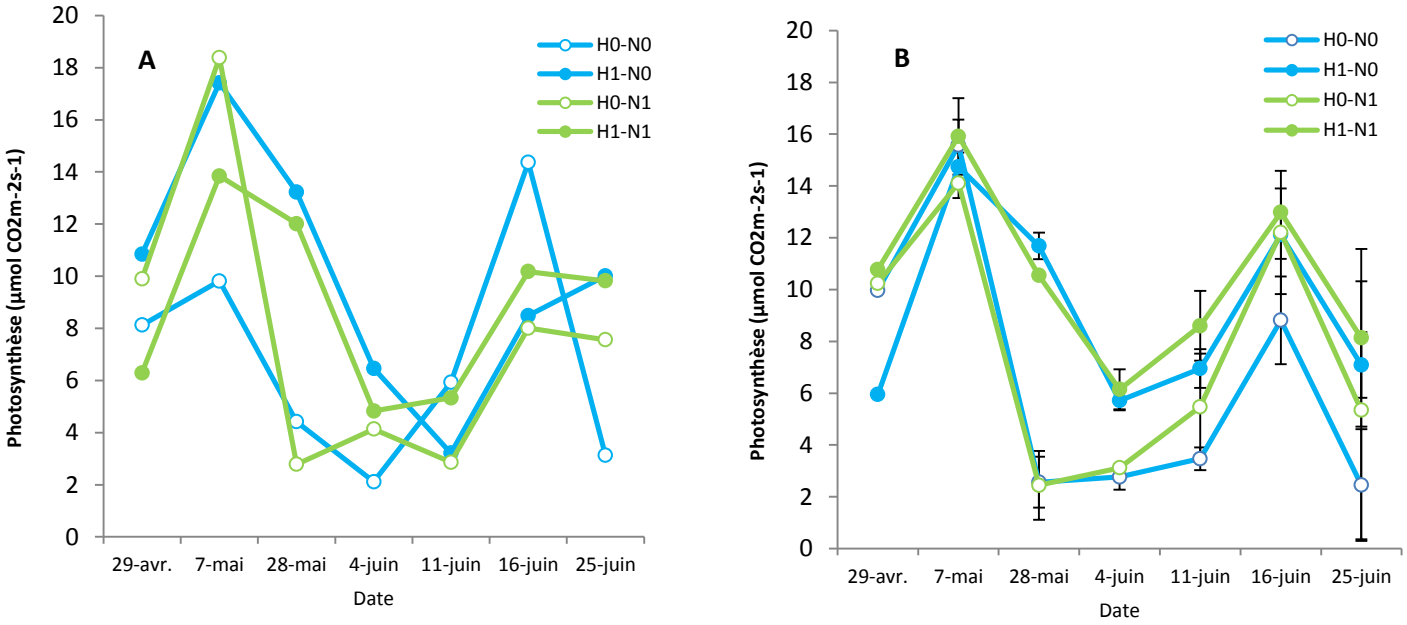


Figure 8 : Évolution au cours du temps de l'activité photosynthétique en fonction des modalités hydrominérales pour le génotype tolérant, V96 (A), et le génotype sensible, V26 (B), au stress hydrique. Sur le graphique B, les barres d'erreur représentent l'erreur standard (SE).

IV. Discussions

Dans cette étude, nous avons cherché à relier la dynamique des populations de pucerons cendré, *Dysaphis plantaginea*, au fonctionnement global de l'arbre: à sa croissance, et son statut hydrique et azoté. Nous avons également cherché à savoir si le comportement des pucerons variait en fonction du degré de résistance au stress hydrique de sa plante hôte.

Pour cela nous avons modifié l'équilibre fonctionnel (croissance, état hydrique et trophique) de la plante par un traitement à quatre modalités hydrominérales. L'analyse des effets des traitements sur le comportement des pucerons a été complétée par une analyse des différences du fonctionnement des plantes en fonction de la sévérité d'infestation. Ceci nous a permis d'aller plus loin dans la compréhension de ces mécanismes, même si les résultats présentés ici ne sont encore que partiels compte tenu de l'importance du jeu de données que nous avons acquis.

Ainsi nous proposons un schéma de réponse qui va servir de base à la discussion (Fig. 13).

1. L'infestation dépend des traitements hydrominéraux

Le premier objectif de l'étude a été atteint, puisque nous avons observé, de manière un peu plus marquée chez le génotype sensible au stress hydrique que chez le génotype tolérant, des variations de dynamique de croissance des arbres ainsi que de sévérité d'infestation par les pucerons.

L'effet du traitement sur le développement des pucerons résulte d'une modification de la résistance de la plante hôte, sans doute liée aux effets du traitement sur la croissance, et la composition (teneur en eau et en azote) des pousses feuillées et du phloème dont se nourrissent les pucerons.

Notre infestation artificielle sous tunnel insect-proof, bien que décalée d'un mois, semble donc relativement représentative d'une infestation naturelle. En effet, la courbe d'évolution de la population de pucerons observée pendant notre expérimentation est très similaire à celle établie en 2008 et 2009 par Dib et *al.*, (2010) dans cinq vergers de pommier (un verger du domaine de l'INRA d'Avignon et quatre vergers de production biologique à Avignon) (Fig.14).

Quel que soit le génotype, les résultats ne permettent pas de dégager un effet significatif des traitements sur l'évolution de la population de pucerons pendant la phase de croissance des populations. En revanche, chez les arbres soumis à un stress hydrique, pour les deux génotypes, on observe à partir du pic (3 juin) une chute précoce des populations. Cette diminution du niveau d'infestation est concomitante de la différence de valeurs de potentiel hydrique mesurées à partir du 28 mai. Chez le génotype tolérant au stress hydrique, les valeurs moyennes sont respectivement -1.7MPa et -1.12 MPa chez les arbres stressés et non stressés, et de -1.81 MPa et -1.32 MPa chez le génotype sensible.

Les effets des traitements hydrominéraux sur la dynamique de colonisation des pucerons peuvent se manifester au travers différents processus : l'influence du développement des parties aériennes de l'arbre, de son statut azoté et hydrique et de son activité photosynthétique.

2. Infestation et développement des parties aériennes

a) L'infestation dépend de la croissance individuelle des rameaux

Le génotype tolérant au stress hydrique (V96) a maintenu une croissance en nombre de feuilles plus élevée que le génotype sensible même en conditions de stress hydrique. Ce génotype se caractérise vraisemblablement par une WUE (water use efficiency) plus élevée que V26.

Les résultats ont montré que, pour le génotype V96, les arbres les plus infestées sont ceux qui ont le moins de feuilles alors que pour V26 on observe l'effet inverse. Cette différence s'explique principalement par le fait que les arbres faiblement infestés du génotype V96 ont en moyenne deux

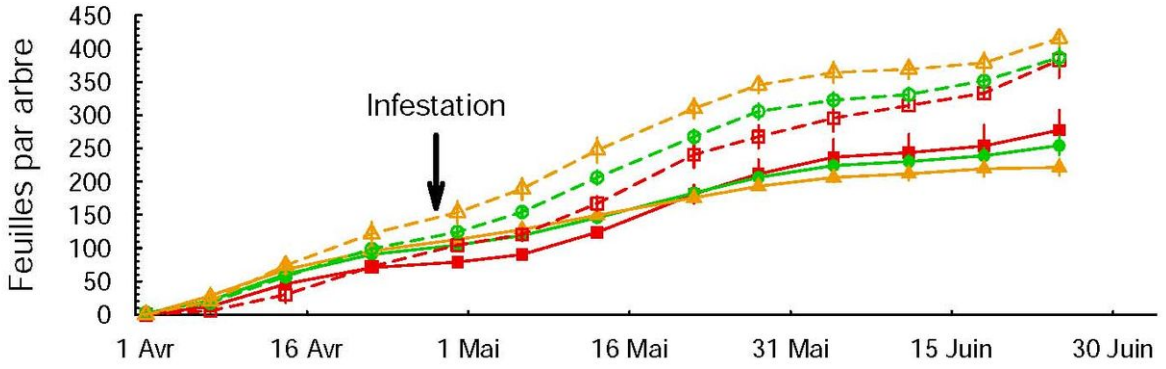


Figure 9 : Évolution au cours du temps du nombre de feuillées étalées (moyennes et erreurs standards) par arbre en fonction de la sévérité d'infestation pour V96 (symboles creux, pointillés), et V26 (symboles pleins, lignes). Les triangles jaunes correspondent à un niveau d'infestation faible (IFmax < 0.6), les ronds verts à une infestation moyenne (0.6 < IFmax < 0.8) et les carrés rouges à une infestation élevée (IFmax > 0.8). Les effectifs des différentes classes sont compris entre 2 et 18.

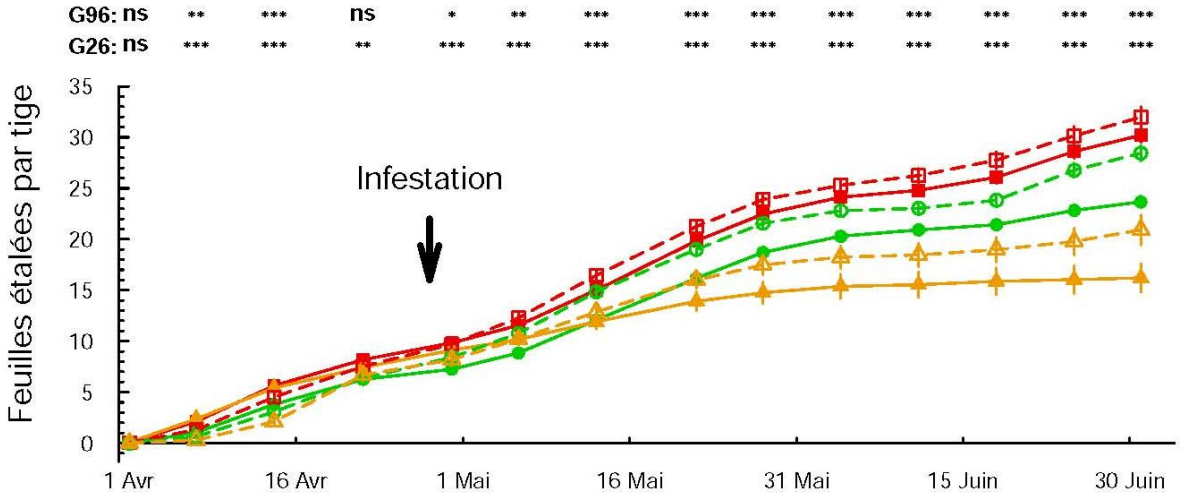


Figure 10 : Évolution au cours du temps du nombre de feuillées étalées (moyennes et erreurs standards) par tige en fonction de la sévérité d'infestation pour V96 (symboles creux, pointillés), et V26 (symboles pleins, lignes). Les symboles sont identiques a ceux de fig. 9, et les niveaux d'infestation des rameaux sont les suivants: moins de 125, de 125 à 625 et plus de 625 pucerons/tige. Les effectifs des différentes classes sont compris entre 24 et 112. Pour chaque date, les astérisques donnent les différences entre classes de rameaux (ns: non significatif au seuil de 5% ; *P<0.05 ; **P<0.01 et ***P<0.001).

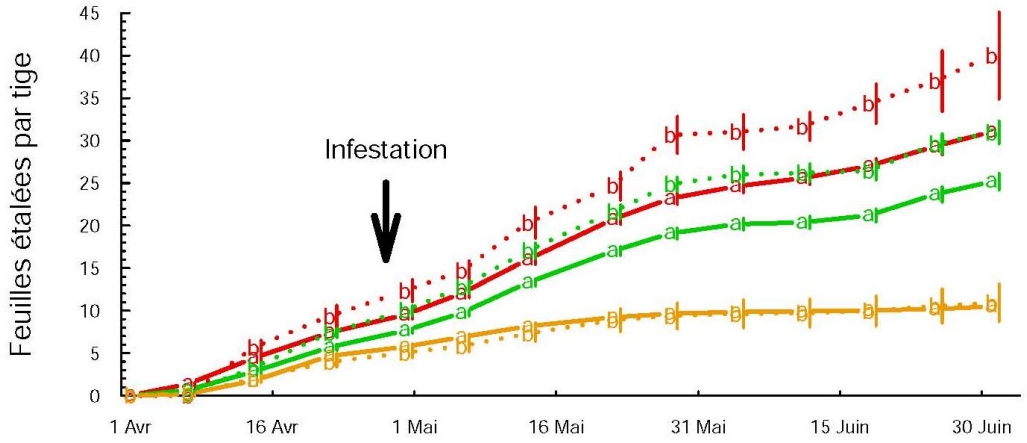


Figure 11 : Évolution au cours du temps du nombre de feuillées étalées (moyennes et erreurs standards) par tige en fonction de la sévérité d'infestation et de la position pour V96. Les traits pleins et les symboles a correspondent aux tiges insérées en positon apicale (UC > 10), les pointillés et symboles b aux tiges de la base. Les couleurs jaunes, vertes et rouges correspondent respectivement à des infestations faibles, moyennes et sévères (Cf. supra). Les effectifs varient de 3 à 104.

tiges de plus (12 tiges/arbre) que les arbres moyennent et fortement infestés (10 tiges/arbre). De ce fait le nombre de rosettes, qui sont des structures portant peu de feuilles est également plus faible chez ces arbres. Pour V26 à l'inverse, le nombre de tiges/arbre augmente de 7 à 9 avec la sévérité d'infestation.

Ces différences de comportement ne nous permettent pas de lier directement la croissance d'un arbre (que ce soit en nombre de feuilles ou en nombre de tiges) à la sévérité d'infestation. Par contre nos résultats montrent clairement que l'évolution des populations de pucerons s'explique principalement par la croissance individuelle des rameaux.

Le puceron cendré se développe le mieux sur les rameaux en forte croissance. A niveau d'infestation identique, les rameaux issus du génotype V96 portent plus de feuilles que ceux insérés sur V26. Ceci peut être lié à la croissance plus forte de V96 ou à une modification des caractéristiques physico chimique de la sève phloémienne (composition, viscosité, quantité…) induite par la capacité de résistance au stress hydrique de cette variété et rendant plus difficile le prélèvement de la sève par le puceron.

En effet, la préférence des insectes piqueurs suceurs pour les organes à croissance rapide est classiquement expliquée par l'hypothèse « *plant vigor hypothesis* » selon laquelle une augmentation de vigueur correspond à une augmentation du nombre d'organes jeunes à forte appétence pour les pucerons car ayant des tissus tendres et une sève plus riche en éléments nutritifs tel que l'azote (Price 1991 ; Mody et *al.*, 2009).

Nos résultats sont en cohérence avec ceux de Simon et *al.*, 2011 et de Stoeckli et al., 2008 sur le pommier, qui montrent que les rameaux longs sont les plus infestés, que cette croissance ait été induite par la taille ou non. Sur pêcher également une taille d'hiver sévère augmente la sévérité d'infestation du puceron vert *Myzus persicae* en favorisant l'émergence de tiges au détriment des rosettes (Grechi et *al.*, 2008).

b) L'infestation dépend de la topologie des rameaux

Les résultats ont montré que la sévérité d'infestation dépend également de la position des tiges le long du tronc.

L'hypothèse d'une action spécifique de la position des rameaux sur la dissémination du puceron cendré n'a, à notre connaissance, pas fait l'objet d'autres travaux de recherche. L'effet position ne s'explique pas par une différence de longueur initiale (au 30 avril, date de l'infestation) mais est la conséquence d'une émission foliaire plus rapide des rameaux de la base de la tige pendant la période d'infestation. En effet les rameaux de la base fortement infestés ont émis environ 6 feuilles de plus que ceux situés en partie apicale entre le 30 avril et le 1er juillet. L'écart est respectivement de 4 et de 1 feuille pour les rameaux moyennement et faiblement infestés. Une des explications possible est que cette différence de croissance pourrait compenser la diminution des flux d'eau et des teneurs en carbone de la sève liée à l'effet d'ombrage des rameaux de la base par les rameaux distaux. Un ombrage limite en effet la transpiration et la photosynthèse.

La sévérité de l'infestation ne dépend pas directement de la croissance globale de l'arbre mais de la répartition de ses pousses feuillées en rosettes et en tiges d'une part, et en classes de longueur de tiges d'autre part. Elle dépend également de la position des tiges dans la structure aérienne. Ce dernier point montre que la vitesse de croissance individuelle d'un rameau ne suffit pas à structurer la résistance. D'autres facteurs comme son statut trophique et son statut hydriques entrent également en jeu.

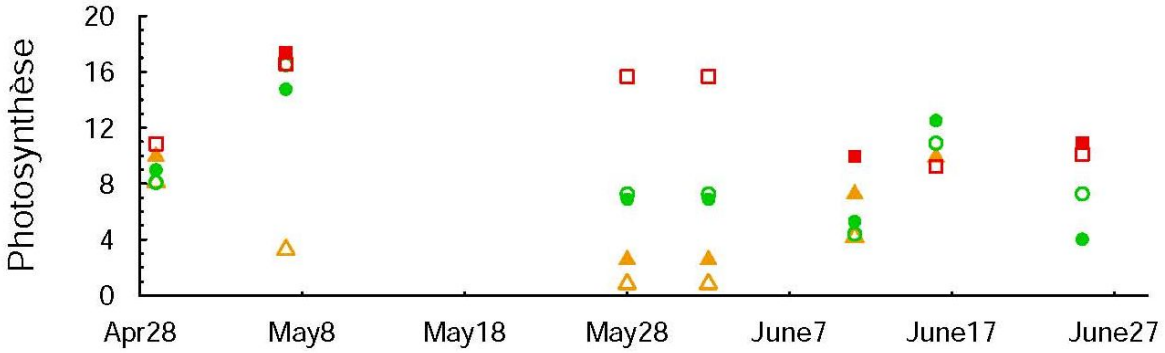


Figure 12 : Évolution au cours du temps du nombre du taux de photosynthèse en fonction de la sévérité d'infestation pour les deux génotypes. Les erreurs standards n'ont pas été représentées sur la figure pour des question de lisibilité. Pour V96 (symboles creux), et V26 (symboles pleins). Les couleurs jaunes, vertes et rouges correspondent respectivement à des infestations faibles, moyennes et sévères. Les effectifs varient de 1 à 2

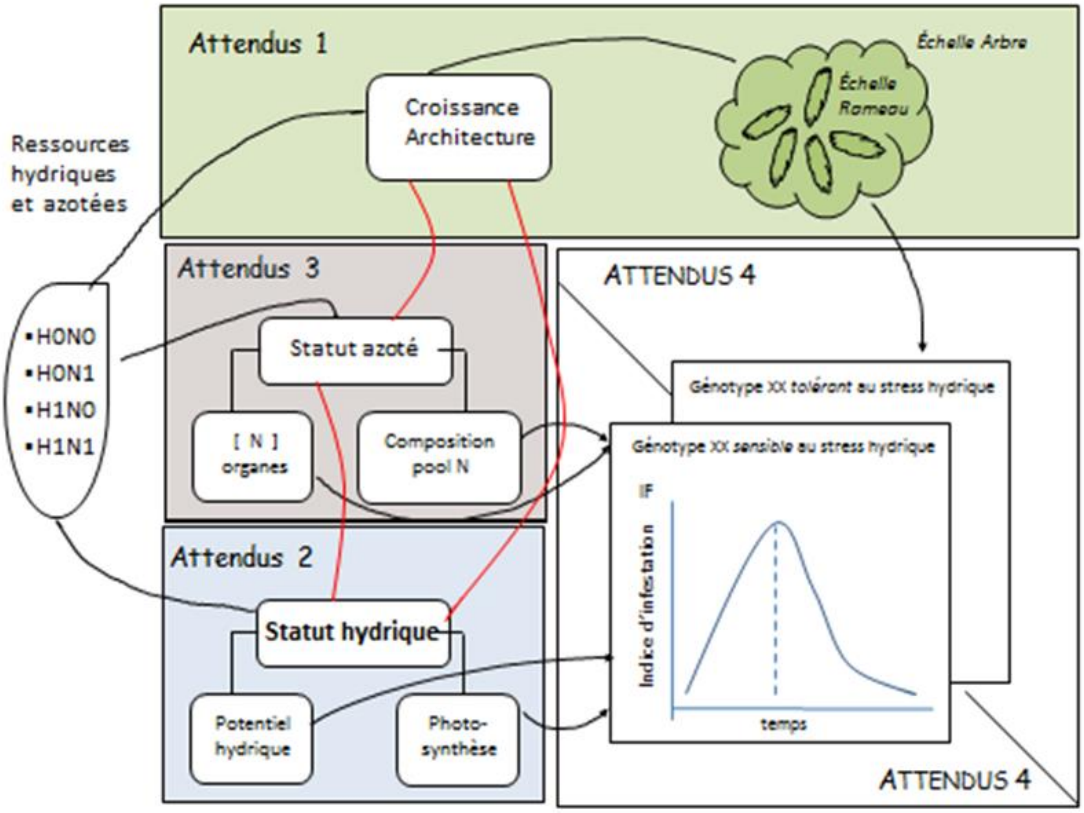


Figure 13 : Représentation schématique des différents attendus

3. Infestation et statut hydrominéral de la plante hôte

a) L'infestation pourrait dépendre du statut N de l'arbre

Les dosages N ne sont pas encore disponibles donc nous ne pouvons qu'émettre quelques hypothèses sur l'impact du statut N (concentration et composition du pool N) sur la résistance. Des travaux réalisés à Avignon et non encore publiés (communication personnelles, Jordan MO) montrent les teneurs en azote des apex varient en fonction de leur position dans la structure. Elle est notamment plus élevée dans les rameaux situés en position apicale que pour ceux de la base ou du centre de la couronne. La teneur en N foliaire diminue également avec l'âge de la feuille (Hikisaka.H, 1994). Ces observations peuvent expliquer nos résultats du paragraphe précédent. En effet, plusieurs études ont montré que *D. plantaginea*, comme tous les pucerons, est friand de matières azotées. Une croissance rapide est corrélée avec une teneur N importante des tissus, ce qui est favorable à une multiplication rapide de *D. plantaginea* (Haltrich et *al.*, 2000, Brown, 2008). On peut donc supposer que les rameaux longs, qui se caractérisent par une émission et une expansion foliaire élevées, contiennent plus d'azote que les rameaux courts. Cela peut expliquer en partie la préférence des pucerons pour les rameaux longs. Mais cette relation n'est pas linéaire. Chez le pêcher par exemple à partir d'une valeur seuil, l'excès d'azote a des effets négatifs sur la dynamique d'infestation des pucerons (Sauge et *al.*, 2010) et se traduit par la diminution de la population de pucerons. Parce que l'ingestion d'une trop forte quantité d'azote est coûteuse pour l'insecte qui doit maintenir un potentiel osmotique correct (Zendheret Hunter, 2009 ; Sauge et al, 2010).

En effet, *D. plantaginea* provoque des forts enroulements et déformations des feuilles (Graf et al., 2006). Les feuilles s'enroulent longitudinalement vers le bas, vers la face inférieure de la feuille. Varn (1987) a démontré que *D. plantaginea* réduit la photosynthèse. Pour faire face à cette réduction, on peut donc supposer que les feuilles intactes augmentent leur activité photosynthétique dans le but de produire plus de composés de défenses et pour maintenir l'état fonctionnel de l'arbre. Cela peut expliquer nos résultats d'augmentation du taux de photosynthèse avec la sévérité d'infestation. Donc si les feuilles intactes sont capables d'augmenter leur activité photosynthétique donc cette dernière n'est pas limitée par les teneurs en azote.

L'azote pourrait donc avoir un effet direct et des effets indirects, via la croissance, la synthèse des composés de défense et la photosynthèse sur le comportement des pucerons. Plusieurs études ont par ailleurs montrées l'existence de fortes synergies entre le statut azoté et le statut trophique sur les pucerons.

b) L'infestation pourrait dépendre du statut hydrique de l'arbre

D. plantaginea comme toutes les espèces de pucerons de la famille d'Aphididae, se nourrit exclusivement de la sève phloémienne. La teneur en eau, qui contribue à déterminer la viscosité et la pression de turgescence est un facteur très important pour les pucerons. Donc ils ont besoin d'une pression de turgescence cellulaire élevée pour faciliter l'exsudation de la sève pholoémiènne (Huberty et Denno 2004).

Toutefois si la concentration en sucre de la sève est trop importante elle peut avoir des effets négatifs sur la population de pucerons. D'une part parce qu'elle dilue les autres éléments (Awmack et Leather, 2002) mais aussi parce qu'une forte consommation de sucres augmente le potentiel osmotique de l'hémolymphe des pucerons jusqu'à l'état de stress (Pompon, et *al.*, 2011). Dans le cas d'excès en sucrose les pucerons peuvent réguler cette pression osmotique en excrétant l'excès via le miellat (Kenedy et Stroyan, 1959) et en se nourrissant aussi dans le xylème qui est beaucoup

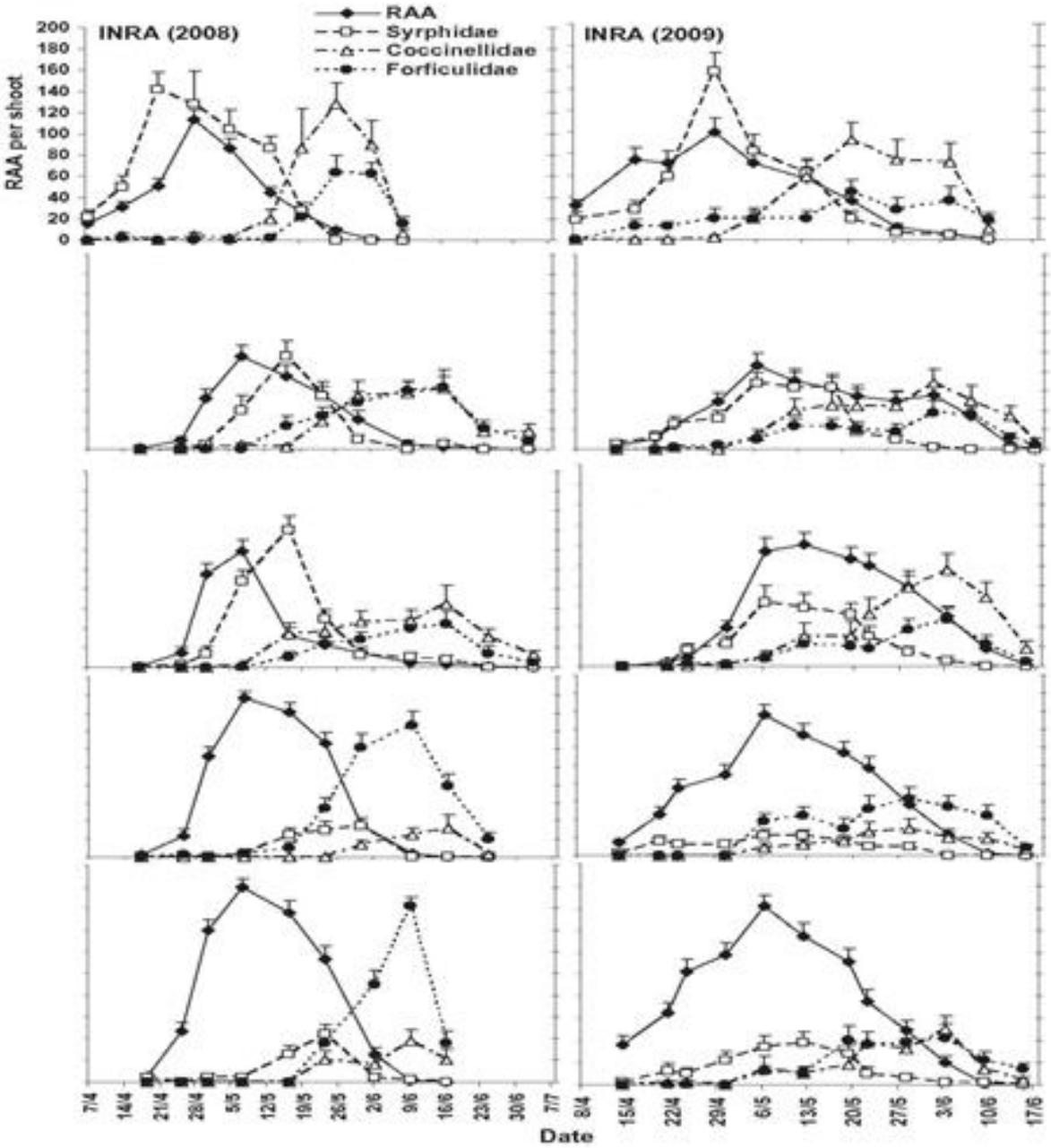


Figure 14 : Résultat de la publication de (Dib et al, 2010). Graphique représentant l'évolution temporelle de l'abondance du puceron cendré du pommier (RAA), et quatre de ses prédateurs au cours du printemps en 2008 et 2009 dans cinq vergers**.**

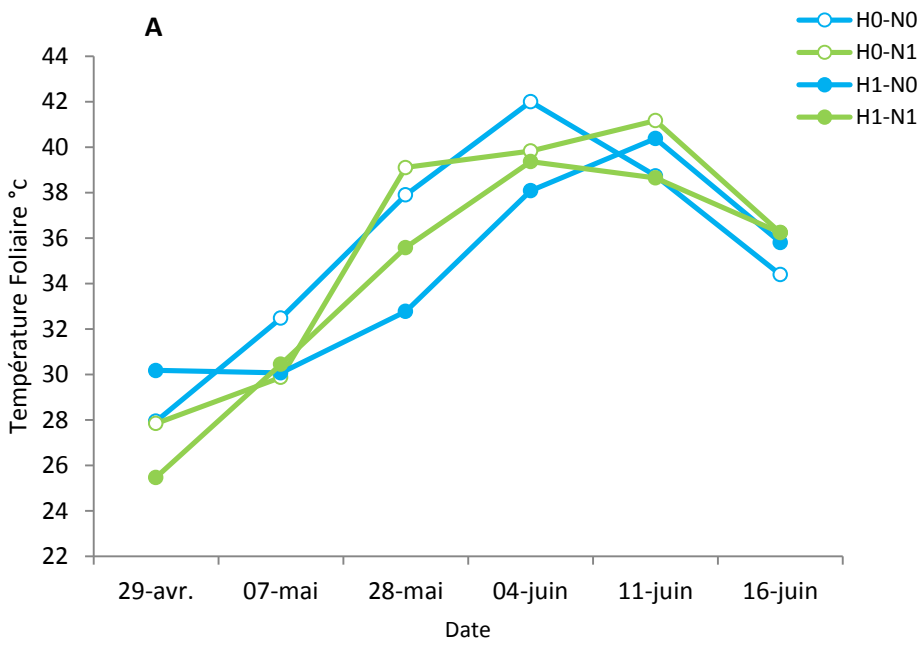
moins riche pour diluer la concentration en sucre en se réhydratant (Pompon et *al.*, 2011, Sun et *al.*, 2015). Ceci rend les pucerons très vulnérables au statut hydrique de leur plante hôte. Dans notre étude, on a enregistré une forte infestation des rameaux insérés à la base du tronc. On peut donc supposer que des conditions d'ombrage peuvent limiter la transpiration des feuilles insérées sur les rameaux de la base. Donc elles sont plus gorgées d'eau que les feuilles insérées sur les rameaux de la partie apicale. Cela peut expliquer en partie la préférence des pucerons pour les rameaux de la base.

Par ailleurs, les pucerons sont exposés directement à un stress de température élevée. Etant des ectothermes, leur température corporelle est régulée par la température ambiante. Au-delà de la température optimale de 22°C, le taux de développement des pucerons est affecté (Russell et Moran 2006). A partir du 28 mai on a enregistré une augmentation de température ambiante au-delà de l'optimum thermique des pucerons (22°C). Ce qui a conduit à une diminution de la transpiration (résultats non présentés) et par conséquent à une augmentation de la température foliaire mesurée au midi solaire à l'aide d'une pince à photosynthèse (Fig.15): Chez le génotype tolérant au stress hydrique (A), les températures sont respectivement de 40.9°C et 38°C chez les arbres stressés et non stressés, et de 40°C et 39,5 °C chez le génotype sensible (B). Ces résultats peuvent aussi expliquer la baisse de la population des pucerons, y compris sur les arbres en confort hydrique.

4. Amélioration du dispositif expérimental et prise en compte de variables complémentaires

Un certain nombre d'effets n'a pu être observé d'une part parce qu'ils n'ont pas été mesurés ou encore que le dispositif fait qu'ils n'ont pas pu être mesurables. Il aurait pu par exemple être intéressant d'utiliser les résultats d'analyses de la composition de la sève en acides aminés (pour lesquelles les échantillons ont été prélevés mais non encore analysés), en composés chimiques de défense (polyphénols) afin d'obtenir un maximum d'information sur la qualité de la sève pour pouvoir comprendre la dynamique de la population de *D.plantaginea*. Ainsi, afin de pouvoir expliquer l'effet de la position des rameaux sur l'infestation, il serait intéressant d'analyser la composition de la sève à différentes niveaux de l'arbre (prélèvement des feuilles des rameaux du sommet, milieu et à la base) et non seulement sur des rameaux sélectionner au hasard comme cela est prévu.

L'absence des plantes témoins (non infestées) dans notre étude, ne nous a pas permis d'étudier l'effet de l'infestation sur la croissance, par faute de place et de nombre limité de plants de pommier fournis. En effet, le nombre de répétition par modalité hydrominérales a été privilégié au détriment des plantes témoins.



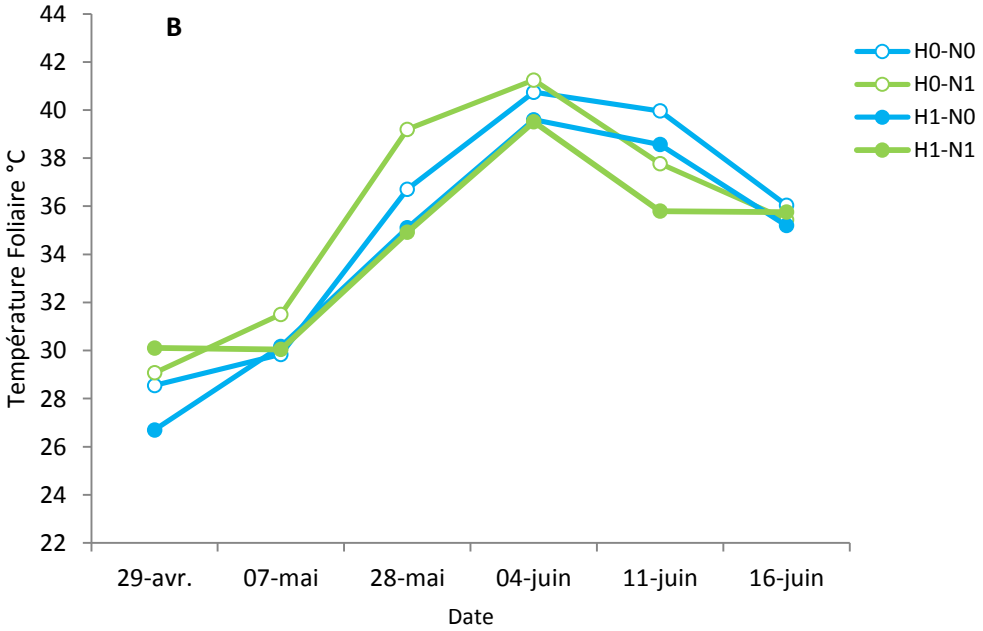


Figure 15 : Évolution au cours du temps de la température foliaire mesurée au midi solaire en fonction des modalités hydrominérales pour le génotype tolérant, V96 (A), et le génotype sensible, V26 (B), au stress hydrique.

Conclusion

Dans notre étude, les traitements hydrominéraux n'affectent pas la dynamique de *D.plantaginea* pendant sa phase d'installation sur le pommier, quel que soit le niveau de tolérance au stress hydrique de son hôte Par contre la phase de décroissance de la population semble être affectée par le stress hydrique et par la température élevée des feuilles.

Globalement, les résultats obtenus dans nos conditions expérimentales méritent une confirmation avant de pouvoir conclure quant à l'effet des stress hydrique et trophique sur la résistance des deux génotypes au puceron cendré.

Cette étude met aussi en évidence que la sévérité d'infestation ne semble pas dépendre de la croissance globale de l'arbre mais plutôt de la croissance individuelle des rameaux.

Il est important de considérer que cette croissance est liée à la teneur en azote et en eau disponibles dans les tissus, qui peuvent avoir des effets sur la dynamique des pucerons à travers la croissance ou bien via la qualité de la sève.

En effet la sévérité d'infestation semble liée à la position d'insertion des rameaux sur le tronc. Ce résultat n'a pour l'instant été démontré pour un seul génotype (tolérant au stress hydrique), mais il peut ouvrir de nouvelles pistes de recherche. Par exemple, on pourrait évaluer si la modification architecturale des pommiers par des pratiques telles que la fertilisation hydrominérale ou la taille de l'arbre peut être employé pour lutter contre le puceron cendré (Simon et *al.*, 2011).

Enfin l'analyse de la composition biochimique des tissus végétaux et plus spécifiquement de la sève en acides aminés et en polyphènols conduira à une compréhension plus détaillée des mécanismes qui gouvernent l'interaction plante-puceron. Il serait intéressant de compléter ces analyses par des prélèvements de sève par stylectomie.

Références bibliographiques

Alston F H, Briggs JB (1970). Inheritance of hypersensibility to rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* in apple. Can.J. Genet Cytol **12**: 257–258.

Awmack & Leather (2002) Host Plant Quality And Fecundity In Herbivorous Insects. Annu. Rev. Entomol. **47**: 817-44.

Barto, Enright, Eyles, Wallis, Chorbadjian, Hansen, Herms, Bonello & Cipollini (2008). Effects of Fertilization and Fungal and Insect Attack on Systemic Protein Defenses of Austrian Pine. J. Chem. Ecol. **34**: 1392-1400.

Briggs J B (1967). Sources of pest resistance in the genus Malus. Report of East Malling Research Station for 1966: 166–169.

Björkman (2000) Interactive effects of host resistance and drought stress on the performance of a gall-making aphid living on Norway spruce. Oecologia **123**: 223-231.

Blommers L.H.M., Helsen H.H.M., Vaal F.W.N.M. (2004). Life history data of the rosy apple aphid *Dysaphis plantaginea* (Pass.) (*Homopt., Aphididae*) on plantain and as migrant to apple. Journal of Pest Science **77**: 155–163.

Brown A.E (2008). Variability in abundance of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*), the role of its alternate host (Plantago major), and potential control strategies in organic apple orchards in British Columbia. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of master of science. University of British Columbia, Vancouver, Canada.

Bultman T.L, Bell G.D (2003) Interaction between fungal endophytes and environmental stressors influences plant resistance to insects. Oikos **103**:182-190.

Cabrera H.M, Argandona, V.H, Zuniga G.E, Corcuera L.J (1995) Effect of infestation by aphids on the water status of barley and insect development, Phytochemistry **40:** 1083-1088.

Campbell DC, Dreyer DL (1990). The role of plant matrix polysaccharides in aphid-plant interactions. In: Aphid-Plant Genotype Interactions (eds Campbell RK, Eikenbary RD) 149-170. Elsevier, Amsterdam

Chapman RF (1998) Nutrition. In: The insects: structure and function. Cambridge University Press, Cambridge 69-93.

Chau A, Heinz K M, Davies F T (2005) Influences of fertilization on *Aphis gossypii* and insecticide usage. J. Appl. Entomol. **129**:89-97.

Davies F T, He C J, Chau A, Heinz K M, Cartmill A D (2004) Fertility affects susceptibility of chrysanthemum to cotton aphids: Influence on plant growth photosynthesis, ethylene evolution, and herbivore abundance. J Hortic SCI **129**: 344-353.

De Bruyn L, Scheirs J, Verhagen R (2002) Nutrient stress, host plant quality and herbivore performance of a leaf-moning fly on grass. Oecologia **130**: 594-599.

Dib H, Capowiez Y, Simon S, Sauphanor B (2010). The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea Passerini* (*Hemiptera Aphididae*) in organic apple orchards in south-eastern France Biological Control **55:** 97-109.

Dixon A.F.G (1998) Aphid ecology: An optimization approach. 2nd edn. Chapman & Hall, London.

Douglas AE, Van Emden HF (2007) Nutrition and symbiosis. In: Aphids as crop Pests (ed van Emden H and Harrington R). CABI International, UK.

Douglas A E (2003). The nutritional physiology of aphids. Adv. Insect Physiol. **31**: 73-140.

Girousse C, Moulia B, Silk W, Bonnemain J L (2005) Aphid infestation causes different changes in carbon and nitrogen allocation in alfalfa stems as well as different inhibitions of longitudinal and radial expansion. Plant Physiol **137**: 1474-1484.

Graf B, Höpli H.U, Höhn H, Samietz (2006). Temperature effects on egg development of the rosy apple aphid and forecasting of egg hatch. ? Entomol. Exp. Appl **119** : 207–211.

Grechi, Sauge, Sauphanor, Hilgert, Senoussi & Lescourret (2008) How does winter pruning affect peach tree–*Myzus persicae* interactions? Entomol. Exp. Appl. **128**: 369-379.

Grechi I, Hilgert N, Sauphanor B, Senoussi R, Lescourret F (2010) Modelling coupled peach tree-aphid population dynamics and their control by winter pruning and nitrogen fertilization. Ecol. Model l **19**:2363–2373

Haie BK , Baie JS, Pritchard J, Masters G J, Brown V K (2003) Effects of host plant drought stress on the performance of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*(L.): a mechanistic analysis. Ecol. Entomol. **28**: 666–677.

Haltrich A, Papp J, Fail J, Kis L (2000). Effect of nitrogen-fertilizers and apple cultivars on aphids under IPM treatment conditions. In: Müller, W., Polesny, F., Verheyden, C., Webster, A.D., (eds.). ISHS Acta Horticulturare 525, International Conference on Integrated Fruit Production 1, 209–216.

Hikisaka K, Terashima I, Katoh S (1994) Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (Ipomoea tricolor Cav) Grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. Oecologia **97:** 451-457.

Hoffland E, Dicke M Van Tintelen W, Dijikman H, Van Beusichem M L (2000) Nitrogen availability and defense of tomato against two-spotted spider miter. J. Chem. Ecol. **26**: 2697-2711.

Huberty & Denno (2004) Plant Water Stress and Its Consequences for Herbivorous Insects: A New Synthesis, Ecology **85**: 1383-1398.

Johnson R S, Elston D A, Hartley S E (2003) Influence of host plant heterogeneity on the distribution of a birch aphid. Ecol. Entomol **28**: 533-541.

Karban R, Agrawal A A, Mangel M (1997). The benefits of induced defenses against herbivores. Ecology **78**: 1351-1355.

Karley A J, Douglas A E, Parker W E (2002) Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. J. Exp. Bot. **205**: 3009–3018.

Kennedy, Stroyan (1959) Biology Of Aphids, Annu. Rev. Entomol. **160**: 139-160.

Khan, M.A.M, Ulrichs C, Mewis I (2010) Influence of water stress on the glucosinolate profile of Brassica oleracea var. italic and the performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. Entomol. Exp. Appl **137**: 229–236

King C, Jacob H.S, Berlandier F.(2006) The influence of water deficiency on the relationship between canola (Brassica napus L.), and two aphid species (*Hemiptera: Aphididae*), *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach) and *Brevicoryne brassicae* (L.). Aust. J. Ecol A. R **57**: 439-445.

Koricheva J, Larsson S, Haukioja E (1998) Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. Annu. Rev. Entomol., **43**, 195–216.

Larson, Whitham (1997) Competition between gall aphids and natural plant sinks: plant architecture affects resistance to galling, Oecologia **109**: 575-582.

Marquis R J, Lill R J (2010). Impact of plant architecture versus leaf quality on attack by leaftying carterpillars on five oak species. Oecologia **163**:203-213

Martinsen GD, Driebe EM, Whiham T G (1998). Indirect interaction mediated by changing plant chemistry: Beaver browsing benefits beetles. Ecology **79**: 192-200

Mattson WJ, Lawrence RK, Haack RA, Herms DA, Charles PJ (1988) Defensives strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. In: Mechanisms of woody plant defenses against insects; search for pattern (eds Mattson WJ, Lévieux J, Bernard-Dagan C), Springer, NY 3-38

Mattson W.J, Haack R.A (1987) The rôle of drought in outbreaks of plant-eating insects. BioScience **37**: 110-118.

Mckinnon M L, Quiring DT, Bauce E (1999) Influence of tree growth rate, shoot size and foliar chemistry on the abundance and performance of a galling adelgid. Funct. Ecol. **13:**859-867.

Millier CB, Williams IS, Hardie J (2001) The rôle of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. Ecol. Entomol **26**: 330-340.

Mody, Eichenberger , Dorn (2009) Stress magnitude matters: different intensities of pulsed water stress produce nonmonotonic resistance responses of host plants to insect herbivores. Ecol. Entomol **34**: 133–143.

Oswald CJ, Brewer MJ (1997) Aphid-barley interactions mediated by water stress and barley resistance to Russian wheat aphid (*Homoptera: Aphididae*). Environ. Entomol., **26** : 591–602.

Pegadaraju V, Knepper C, Reese J , Shah J (2005) Premature leaf senescence modulated by Arabidopsis PHYTOALEXIN DEFFICIENT4 gene is associated with defence against the phloem-feeding green peach aphid. Plant Physiol **139**: 1927-1934

Pompon, Quiring, Goyer, Giordanengo & Pelletier (2011) A phloem-sap feeder mixes phloem and xylem sap to regulate allocation chemical defence Journal of insect biology **57:** 1317-1322.

Pons X, Tatchell G.M (1995) Drought stress and cereal aphid performance. Ann. Appl. Biol. **126**: 19–31.

Price P W (1991) The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, **62**: 244–251.

Russell J A, Monran NA (2006) Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. Proc. R. Soc. Lond. **273**: 603-610.

Rutz CH, Hugentobler U, Chi H, Baumgartner JU , Oertli (1990) Energy flow in an apple plant-aphid (Aphis pomi De Geer) (Homoptera: Aphididae) ecosystem, with respect to nitrogen fertilization. Plant and Soil **124**:273-279 1990.

Ryan JD, Morgham AT, Richardson PE, Johnson RC, Mort AJ, Eikenbary RD (1990) Greenbugs and wheat: a model system for the study of phytotoxic Homoptera. In: Aphid-Plant Genotype Interactions (eds Campbell RK, Eikenbary RD), pp. 171-186. Elsevier, Amsterdam

Sandstrom JP, Russell JA, White JP, Moran NA (2001) Independent origins and horizontal transfer of bacterial symbionts of aphids. Mol Ecol **10**: 217-228.

Sauge M H, Kervella J, Pascal T (1998). Settling behaviour and reproductive potential of the green peach aphid *Myzus persicae* on peach varieties and a related wild *Prunus* Entomol. Exp. Appl **89**: 233–242.

Sauge MH, Lacroze J.P, Poessel, Pascal T, Kervella J (2002) Induced resistance by *Myzus persicae* in the peach cultivar 'Rubira'. Entomol. Exp. Appl. **102**: 29-37.

Sauge MH, Grechi I, Poëssel, (2010) Nitrogen fertilization effects on *Myzus persica e* aphid dynamics on peach: vegetative growth allocation or chemical defence?. Entomol. Exp. Appl.**136**: 123-133.

Scheirs J, De Bruyn L (2005) Plant mediated effects of drought stress on host preference and performance of a grass miner. Oikos **108**: 371-385.

Simon, Morel, Durand, Brevalle, Girard & Lauri, 2011, Aphids at crossroads: when branch architecture alters aphid infestation patterns in the apple tree, Trees **26**: 273-282.

Singh D, Kaith N S (1995). Effect of pruning and nitrogen on leaf-nutriment status of peach (*Prunus persica*). Indian. J. Agr. Sci **65**: 337-340.

Slansky F (1990) Insect nutritional ecology as a basis for studying host plant resistance. Fla. Entomol **73**: 359-378.

Srivastava P N (1987). Aphids, their biology, natural enemies and control, Nutritional physiology 99-121.

Stoeckli, Mody, Gessler, Patocchi, Jermini & Dorn (2008) QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple. Tree Genet. Genomes **4**: 833-847.

Sun Y, Guo H, Yuan L , Wei J , Zhang W , Feng G (2015) Plant stomatal closure improves aphid feeding under elevated CO_2. Glob. Chang. Biol. **21**: 2739–2748.

Tariq M, Denis J W, John T R, Joanna T S (2011) Aphids in a changing world: testing the plant stress, plant vigour and pulsed stress hypotheses Agric. For. Entomol **12** : 107-112.

Teder T, Tammararu T (2002) Cascading effects of variation in plant vigour on the relative performance of insect herbivores and their parasitoids. Ecol. Entomol. **27**: 94-104.

Karuppaiah V, Sujayanad GK (2012) Impact of Climate Change on Population Dynamics of Insect Pests. World Journal of Agricultural Sciences **3**: 240-246

Van Emdem H F, Eastop, Hugues, Way (1969) The Ecology of *Myzus persicae*. Annu. Rev. Entomol **14**:197-270.

van Emden H F, Bashford M A (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. Entomol. Exp. Appl. **12**: 351–364.

Varn M.W (1987). The effects of aphids on the growth of young apple trees. PhD Dissertation, Virginia Polytechnic Institute and State University

White T.C.R. (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. Biol. Rev., **83**, 227–248.

Wikinson T.L, Douglas A.E (2003) Phloem amino acids and the host plant range of the polyphagous aphid, *Aphis fabae.* Entomol. Exp. Appl **106**: 103-113.

Will H, Van B (2008) A novel perfusion system shows that aphid feeding behavior is altered by decrease of sieve-tube pressure. Entomol. Exp. Appl. **127**: 237-245.