
Étude des interactions maïs-taupins à finalité de développement de méthodes de lutte biologique

Auteur : Schelkens, Rhoane

Promoteur(s) : Verheggen, François

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences agronomiques, à finalité spécialisée

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/8665>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

ÉTUDE DES INTERACTIONS MAÏS-TAUPINS À FINALITÉ DE DÉVELOPPEMENT DE MÉTHODES DE LUTTE BIOLOGIQUE

RHOXANE SCHELKENS

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2019-2020

PROMOTEUR: PROFESSEUR FRANÇOIS VERHEGGEN

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

Le présent document n'engage que son auteur.

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

ÉTUDE DES INTERACTIONS MAÏS-TAUPINS À FINALITÉ DE DÉVELOPPEMENT DE MÉTHODES DE LUTTE BIOLOGIQUE

RHOXANE SCHELKENS

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2019-2020

PROMOTEUR: PROFESSEUR FRANÇOIS VERHEGGEN

Remerciements

En premier lieu, je remercie le Professeur Verheggen de m'avoir donné la possibilité de réaliser mon travail de fin d'études au sein de l'unité d'entomologie fonctionnelle et évolutive et permis de réaliser ce travail sur la lutte biologique contre les ravageurs. Je suis très reconnaissante pour son suivi rigoureux, ses conseils et ses relectures.

Merci également à Diana La Forgia pour son encadrement tout au long de ce travail, sa disponibilité, ses conseils et encouragements.

Je remercie toute l'équipe d'entomologie, Solène, Nicolas, Clément, Chloé, Rémi et Catherine pour leur accueil, les conseils et les discussions enrichissantes.

Merci particulièrement à Clément Martin pour son aide précieuse pour l'analyse de mes prélèvements d'odeurs. Merci également au Professeur Purcaro pour ses conseils pour l'analyse des résultats de GC-MS.

Merci au Professeur Brostaux (Laboratoire SIMa) pour ses conseils pour les analyses statistiques.

Merci aussi à Frédéric Dresen pour m'avoir fournis un espace pour planter le maïs dans la serre, pour ses conseils et son aide. Merci à Nicolas Poncelet de m'avoir permis d'utiliser l'autoclave.

Je remercie la Ferme de la faculté de m'avoir fournis les graines de froment et d'orge pour l'élevage des larves de taupins et Arvalis pour la fourniture des graines de maïs des variétés A et C. Merci aussi aux différentes institutions (Ilvo, Inagro, Julius Kühn-Institut, Agroscope et Arvalis) qui nous ont permis d'avoir un grand nombre de larves de taupins.

Merci également aux autres mémorants : Valérie, Florence, Anne, Damien et Mélanie. Merci d'avoir rendu cette période plus gaie, merci pour l'entraide, les conseils et tout simplement la bonne ambiance que vous avez apporté au laboratoire.

Merci aussi à mes amis de Gembloux, Manon, Marie, Elodie, Adeline, Pauline, Shannon, Farah et Clémence pour leur soutien et tous les bons moments passés ensemble. Merci également à Fanny et Sylvie d'être à mes côtés depuis un bon nombre d'années, dans les bons comme les moins bons moments. Un merci particulier à Faustel pour avoir toujours cru en moi et pour ses nombreux encouragements.

Enfin, un grand merci à ma famille, particulièrement à ma maman et Pierre-Jean, à mes sœurs Margaux et Katleen et à mon papy pour leur soutien tout au long de mes études !

Résumé

Les larves de taupins sont des ravageurs importants du système racinaire et causent des dégâts dans de nombreuses cultures d'intérêt économique. Les restrictions actuelles des produits phytopharmaceutiques autorisés entraînent la nécessité de développer des méthodes de lutte alternative contre les taupins.

Cette étude est ciblée sur les interactions entre les larves de taupins et les racines des plantes de maïs avec pour finalité de permettre le développement de nouvelles méthodes de lutte biologique.

La première partie du travail a pour objectif d'étudier le comportement des larves de taupins par rapport à une plante de maïs infestée de larves de taupins ainsi que l'agrégation des larves de taupins. Des essais comportementaux dans des olfactomètres ont permis de mettre en évidence l'agrégation des larves de taupins ainsi que l'attraction des larves vers une plante de maïs infestée de conspécifiques par rapport à une plante attaquée dont les larves ont été retirées. Le second objectif est de caractériser le profil d'odeurs des plantes infestées de larves. Des prélèvements d'odeurs de plantes saines, plantes induites, larves et plantes induites avec larves montrent que le 2-pentyl-furan est présent en plus grande quantité chez les larves que sur les plantes saines ou les plantes infestées de larves.

La seconde partie a pour but de confirmer la différence d'attractivité de deux variétés de maïs observée sur le terrain. Les essais de laboratoire menés démontrent une préférence des larves pour la variété A au stade une feuille et pas de préférence aux stades deux et trois feuilles. L'attraction vers la variété C, plus sensible sur le terrain, semble toutefois augmenter avec le stade des plantes de maïs. Ensuite, une tentative de quantification des dégâts dus aux larves de taupins ne montre pas de différences significatives entre les deux variétés tant pour les symptômes foliaires que pour les poids frais et secs des racines.

Une perspective de ce travail est la valorisation du 2-pentyl-furan, attractant pour les larves, dans un piège à appât pour la surveillance des larves de taupins.

Mots clefs :

Agriotes spp., racines de maïs, sémiochimiques, réponse induite, agrégation, sensibilité variétale, lutte biologique

Abstract

Wireworms, the larvae of click beetles are important pests of the roots and cause damage on many crops of economic interest. The current restrictions about plant protection products create the need of alternative control methods against wireworms.

This study focusses on the interactions between wireworms and corn roots with the ultimate aim to develop new strategies of biological control.

The first part of the work intends to study the behaviour of wireworms towards an infested corn plant as well as the aggregation of wireworms. Behavioural assays in olfactometers showed the aggregation of wireworms and the attraction of wireworms towards a plant infested with conspecifics over an attacked plant where the wireworms were removed. The second objective was to determine the odour profile of corn roots infested with wireworms. Odour collections of healthy plants, induced plants, larvae and induced plants with larvae showed that 2-pentyl-furan is present in larger amount in the larvae than in the healthy plants or plants infested with larvae.

The second part of the work aims to confirm the differential attraction of two corn varieties observed on the field. The olfactometer assays performed show a slight preference of wireworms for variety A at the one leaf stage and no preference at the two and tree leaves stages. The attraction towards variety C, more susceptible on the field, seems however to increase with the stage of the corn plants. Afterwards, an attempt to quantify the wireworm damage does not show significant differences between the two varieties for the symptoms on the leaves, as well as for the fresh and dry weights of the roots.

A perspective of this work is the valorisation of 2-pentyl-furan, attractant for the larvae, in a bait trap for the monitoring of wireworms.

Key words:

Agriotes spp., corn roots, semiochemicals, induction, aggregation, varietal susceptibility, biological control

Table des matières

| | | |
|--------|--|----|
| 1. | Introduction..... | 1 |
| 2. | Synthèse bibliographique..... | 2 |
| 2.1. | Les taupins..... | 2 |
| 2.1.1. | Classification, identification et morphologie..... | 2 |
| 2.1.2. | Distribution géographique, habitat et dispersion..... | 3 |
| 2.1.3. | Cycle biologique..... | 4 |
| 2.1.4. | Régime alimentaire et plantes hôtes..... | 7 |
| 2.1.5. | Dégâts..... | 9 |
| 2.2. | Méthodes de lutte..... | 10 |
| 2.2.1. | Surveillance..... | 10 |
| 2.2.2. | Méthodes culturales..... | 12 |
| 2.2.3. | Lutte chimique..... | 13 |
| 2.2.4. | Lutte biologique..... | 16 |
| 3. | Objectifs et hypothèses..... | 25 |
| 4. | Matériels et méthodes..... | 26 |
| 4.1. | Élevage des taupins et culture du maïs..... | 26 |
| 4.2. | Induction des racines de maïs par des larves de taupins..... | 27 |
| 4.2.1. | Essais comportementaux..... | 28 |
| 4.2.2. | Prélèvements d'odeurs..... | 29 |
| 4.3. | Préférences entre deux variétés de maïs..... | 31 |
| 4.3.1. | Essais comportementaux..... | 32 |
| 4.3.2. | Quantification des dégâts..... | 32 |
| 4.4. | Analyses statistiques..... | 33 |
| 5. | Résultats..... | 34 |
| 5.1. | Induction des racines de maïs par des larves de taupins..... | 34 |
| 5.1.1. | Essais comportementaux..... | 34 |
| 5.1.2. | Prélèvements d'odeurs..... | 35 |
| 5.2. | Préférences entre deux variétés de maïs..... | 39 |
| 5.2.1. | Essais comportementaux..... | 39 |
| 5.2.2. | Quantification des dégâts..... | 39 |
| 6. | Discussion..... | 42 |
| 6.1. | Induction des racines de maïs par des larves de taupins..... | 42 |
| 6.1.1. | Essais comportementaux..... | 42 |

| | | |
|--------|---|------|
| 6.1.2. | Prélèvements d'odeurs | 43 |
| 6.2. | Préférences entre deux variétés de maïs..... | 46 |
| 6.2.1. | Essais comportementaux | 46 |
| 6.2.2. | Quantification des dégâts..... | 47 |
| 7. | Conclusion | 48 |
| 8. | Perspectives..... | 49 |
| 9. | Références bibliographiques | i |
| 10. | Annexes | xx |
| | Annexe 1 : Figures supplémentaires des prélèvements d'odeurs des plantes de maïs infestées de larves de taupins | xx |
| | Annexe2 : Résultats précédents des variétés A et C d'Arvalis | xxii |

Table des figures

| | |
|--|-------|
| Figure 1: A. <i>Agriotes</i> sp. adulte ; B. Larve d' <i>Agriotes</i> sp. (INRA, 2019) | 3 |
| Figure 2: Cycle de développement d' <i>Agriotes</i> spp. (Poidatz, 2019) | 6 |
| Figure 3: Boîte d'élevage d'une larve de taupin..... | 26 |
| Figure 4: Culture du maïs en serre | 27 |
| Figure 5: Schéma de synthèse des différents tests comportementaux menés en olfactomètres (larves et olfactomètres : Levicek Carolina, maïs : Syngenta, brosse : Hubo) | 28 |
| Figure 6: Olfactomètre avec plante induite avec larves (gauche) versus plante saine (droite)..... | 29 |
| Figure 7: Dispositif de prélèvements d'odeurs des racines de maïs infestées par des larves de taupins | 30 |
| Figure 8: Olfactomètres avec variétés A (gauche) versus C (droite) au stade une feuille (A) et deux feuilles (B)..... | 32 |
| Figure 9: Résultats des tests de choix avec 1) plante saine vs. plante infestée de larves et 2) plante saine vs. plante infestée mais dont les larves ont été retirées | 34 |
| Figure 10: Résultats des tests de choix avec 1) plante saine vs. plante induite avec larves; 2) plante saine versus plante induite; 3) terreau vs. larves; 4) plante induite vs. plante induite avec larves; 5) plante saine vs. plante avec dégâts mécaniques | 35 |
| Figure 11: Quantités des molécules émises dans les différentes modalités (ng/h)..... | 36 |
| Figure 12: Analyse en composantes principales pour les différentes modalités dans le premier plan factoriel | 37 |
| Figure 13: Contribution des molécules aux dimensions | 38 |
| Figure 14: Olfactomètres variété A vs. C, aux stades une, deux et trois feuilles | 39 |
| Figure 15: Apparition des symptômes sur les variétés A et C..... | 40 |
| Figure 16: Boxplots des poids frais et secs des racines des variétés A et C, en absence et en présence de larves de taupins | 41 |
| Figure 17: Exemple de chromatogramme (larves)..... | xx |
| Figure 18: Valeurs propres de l'ACP | xxi |
| Figure 19: Cercle des corrélations des variables (molécules) dans le premier plan factoriel..... | xxi |
| Figure 20: Pourcentages (%) de plantes de maïs infestées des variétés A, B, C et D de 2009 à 2012 (La Forgia et al., 2019)..... | xxii |
| Figure 21: Aires relatives (%) des molécules (moyennes avec erreurs standards) dans les variétés A et C (La Forgia et al., 2019)..... | xxiii |
| Figure 22: ACP sur les profils de COVs des variétés de maïs A et C (La Forgia et al., 2019)..... | xxiii |

Table des tableaux

| | |
|--|------|
| Tableau 1: Produits phytopharmaceutiques contre les taupins homologués actuellement en Belgique et leurs caractéristiques principales (Phytoweb, 2019)..... | 14 |
| Tableau 2: Composition principale des phéromones identifiées chez les espèces de taupins du genre <i>Agriotes</i> importantes en Europe, adapté de Tóth, 2013..... | 22 |
| Tableau 3: Liste des provenances des différentes espèces de taupins utilisées au laboratoire..... | 26 |
| Tableau 4: quantités des molécules dans les différentes modalités (ng/h*g MS de racines ou larve) | 37 |
| Tableau 5: P-valeurs pour les différences entre les modalités de chaque molécule..... | 38 |
| Tableau 6: p-valeurs pour le 2-pentyl-furan entre les modalités, deux à deux..... | 38 |
| Tableau 7: Poids frais (g MF) et secs (g MS) des racines des variétés A et C, avec ou sans larves de taupins..... | 41 |
| Tableau 8: Relevé de la littérature concernant les molécules identifiées dans les échantillons d'odeurs de racines de maïs et de larves de taupins..... | 44 |
| Tableau 9 : Liste des molécules dans les différentes modalités et aires relatives (%)..... | xx |
| Tableau 10 : Pourcentage moyen de plantes infestées et analyse statistique pour les variétés A à D de 2009 à 2012 (La Forgia et al., 2019)..... | xxii |

1. Introduction

Les larves de taupins (Coleoptera : Elateridae), communément appelées vers fil de fer sont des ravageurs édaphiques importants pour une large gamme de plantes réparties sur l'ensemble de l'hémisphère Nord. Ils sont responsables de pertes significatives de rendement dans de nombreuses cultures et ont un impact économique important (Pic *et al.*, 2008). Les restrictions progressives concernant les usages de produits phytopharmaceutiques ont créé le besoin de développer des méthodes de lutte alternatives (Barsics *et al.*, 2013). En effet, on constate une évolution des lois européennes allant vers une diminution globale de l'utilisation des insecticides, et le soutien de plus en plus important pour l'implémentation de stratégies de lutte intégrée : Régulation (EC) No 1107/2009 et Directive 2009/128/EC (European Council, 2009b, 2009a). En conséquence, une réémergence des populations de taupins est observée actuellement suite à la diminution des résidus d'insecticides dans les champs, aux itinéraires techniques sans labours et à la mise en place de jachère (Jedlička and Frouz, 2007). Ainsi, les études fleurissent autour de la recherche de méthodes de lutte dites biologiques, c'est à dire employant des agents de lutte biologique tels que les champignons, les nématodes et les bactéries entomopathogènes (Wraight *et al.*, 2009).

Le présent travail a pour objectif d'étudier les interactions entre les racines de maïs et les larves de taupins afin de permettre le développement de nouvelles méthodes de lutte biologique contre ce ravageur. Il s'insère dans le projet européen Elatpro qui a pour but de développer des méthodes de surveillance et de lutte contre les larves de taupins (Wechselberger *et al.*, 2018). Ce projet fait partie du programme C-IPM (Coordinated Integrated Pest Management in Europe) (European Commission, 2016).

2. Synthèse bibliographique

2.1. Les taupins

2.1.1. Classification, identification et morphologie

Les taupins (Coleoptera : Elateridae) (EPPO Global Database, 2019) présentent une grande diversité taxonomique, avec plus de 9000 espèces identifiées par l'Homme (Traugott *et al.*, 2015). Ils font preuve d'une grande complexité liée aux variations de présence des espèces, de leur abondance et de leur préférence d'hôte (Riley and Keaster, 1979; Parker and Howard, 2001; Willis, Abney and Kennedy, 2010; Vernon and van Herk, 2013b).

En Europe, les espèces du genre *Agriotes* sont les plus dommageables pour les cultures, avec plus de 200 espèces dans le monde (Jeuniaux, 1996; Pic *et al.*, 2008; Barsics *et al.*, 2013). Les principales espèces d'importance économique en Europe sont *A. lineatus* L., *A. obscurus*, L., *A. sputator* L., *A. sordidus* Illiger, *A. rufipalpis*, Brulle, *A. brevis* Candeze, *A. litigiosus* Rossi et *A. ustulatus* Schaller (Furlan *et al.*, 2001; Ritter and Richter, 2013). D'autres genres importants en agriculture sont *Melanotus* (Kuhar and Alvarez, 2008; Arakaki *et al.*, 2010), *Limonius* (Williams *et al.*, 1993; Pantoja *et al.*, 2010), *Athous* Eschscholtz (Hemerik *et al.*, 2003; Jedlička and Frouz, 2007), *Conoderus* Eschscholtz (Willis *et al.*, 2010; Chalfant *et al.*, 2015), *Ctenicera* Latreille (Doane *et al.*, 1975; Vernon *et al.*, 2008) et *Hypolithus* Eschscholtz (Lafrance and Cartier, 1964; van Herk *et al.*, 2007).

Les espèces importantes d'un point de vue agronomique ont été bien décrites, les adultes de ces espèces sont ainsi facilement différenciables à l'espèce (Ritter and Richter, 2013; Traugott *et al.*, 2015). Les larves sont cependant difficilement identifiables au-delà du genre (Traugott *et al.*, 2015; Jeuniaux, 1996; Furlan, 2005).

L'identification des larves de taupins *Agriotes* peut être réalisée sur base de caractères morphologiques ou des empreintes génétiques en ayant recours à des méthodes moléculaires (Traugott *et al.*, 2015; Pic *et al.*, 2008; Ellis *et al.*, 2009; Staudacher *et al.*, 2011). Des méthodes moléculaires utilisées pour distinguer les espèces d'*Agriotes* sont le Polymorphisme de longueur de fragments de restriction terminaux (T-RFLP) (Ellis *et al.*, 2009) et la PCR multiplexe (Staudacher *et al.*, 2011). Par ailleurs, les espèces de différents genres d'Elateridae ont pu être identifiées par DNA barcoding du gène mitochondrial cytochrome oxydase 1 (Etzler *et al.*, 2014; Lindroth and Clark, 2009; Pic *et al.*, 2008). Une autre méthode consiste à utiliser la variation interspécifique dans le 16S rRNA mitochondrial, grâce à un séquençage de cette région (Benefer *et al.*, 2013).



Figure 1: A. *Agriotes* sp. adulte ; B. Larve d'*Agriotes* sp. (INRA, 2019)

Les adultes (figure 1A) d'*A. sordidus* sont de couleur foncée. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel mais les femelles sont néanmoins un peu plus grandes que les mâles (Furlan, 2004). Les œufs sont blancs, ovoïdes et de forme et taille irrégulière (Furlan, 2004). Les larves (figure 1B) sont de forme cylindrique allongée et de couleur jaune-brunâtre (Jeuniaux, 1996). Les différents stades larvaires sont difficiles à différencier (Zacharuk, 1962).

2.1.2. Distribution géographique, habitat et dispersion

On retrouve des taupins partout dans l'hémisphère Nord dans des habitats très diversifiés comme des prairies, des forêts et des surfaces agricoles. Les larves de taupins vivent dans le sol, la litière et le bois mort (Traugott *et al.*, 2015). Les taupins du genre *Agriotes* sont répartis dans toute l'Europe (Kudryavtsev *et al.*, 1993; Furlan *et al.*, 2001; Furlan and Tóth, 2007; Pic *et al.*, 2008; Burghause and Schmitt, 2011; Mulerčikas *et al.*, 2012; Kozina *et al.*, 2013), ainsi qu'en Amérique du Nord (Lafrance and Cartier, 1964; Vernon *et al.*, 2001; Vernon *et al.*, 2005). Le genre *Melanotus* Eschscholtz a été bien étudié au Japon et aux Etats-Unis (Kuhar and Alvarez, 2008; Lindroth and Clark, 2009; Arakaki *et al.*, 2010; Cherry and Nuessly, 2010). En Amérique du Nord, la majorité des dégâts sont dus au genre *Limonius* (Williams *et al.*, 1993; Pantoja *et al.*, 2010; Van Herk *et al.*, 2010). La distribution de densité spatiale diffère selon les différentes espèces de taupins comme pour *Agriotes obscurus*, *A. lineatus* et *A. sputator* en Angleterre (Brian, 1947). Plusieurs espèces de larves de taupins peuvent coexister dans un même environnement (Staudacher *et al.*, 2013). Les larves de taupins ne sont pas capables de se déplacer sur de grandes distances. Si elles se trouvent dans un endroit pauvre en nourriture, elles ont tendance à migrer vers des zones plus riches en nourriture (Sonnemann, Grunz and Wurst, 2014) mais ne passent pas d'une culture à une autre si elles ont suffisamment de nourriture (Schallhart *et al.*, 2011). Leur déplacement moyen a été estimé à environ 1 mètre sur toute leur durée de vie (Arakaki *et al.*, 2010). La vitesse de déplacement des larves de taupins augmente avec la température (van Herk and Vernon, 2013b). Bien que les larves puissent se déplacer, ce sont les taupins adultes qui sont responsables de la dispersion (Traugott *et al.*, 2015). Ces derniers peuvent se déplacer en marchant ou en volant mais ne se déplacent généralement pas sur de grandes distances

(Brian, 1947) : La dispersion des adultes mâles a été estimée via capture-marquage-recapture à 80 à 190 m selon les espèces (Yamamura *et al.*, 2003; Arakaki *et al.*, 2008; Schallhart *et al.*, 2009).

2.1.3. Cycle biologique

Les cycles de développement des Elateridae (figure 2) varient principalement en fonction des genres et espèces, la disponibilité alimentaire, la latitude, la température et l'humidité du sol (Furlan, 2004; Vernon and van Herk, 2013; Traugott *et al.*, 2015; Furlan, 2005). Les taupins sont caractérisés par un cycle pluriannuel. Deux groupes se distinguent : les espèces du premier groupe (*e.g.* *A. ustulatus*, *A. litigiosus*) voient leurs adultes mourir avant l'hiver. Ils ne vivent que quelques jours et pondent peu après l'essaimage ; Les adultes appartenant aux espèces du deuxième groupe (*e.g.* *A. sordidus*, *A. brevis*, *A. lineatus*, *A. sputator*, *A. obscurus*, *A. rufipalpis* et *A. proximus*) survivent à l'hiver, ont une durée de vie de plusieurs mois et pondent longtemps après leur émergence de la nymphe (Furlan, 2005). Ils émergent du sol au printemps, de fin mars à début avril pour *A. sordidus* (Furlan, 2004). Les femelles d'*A. obscurus*, *A. sputator* et *A. sordidus* déposent leurs œufs en mai-juin, seuls ou en lots, sous la surface du sol (Evans and Gough, 1941; Miles, 1942; Furlan, 2004). L'oviposition est moins abondante en surfaces agricoles qu'en prairie et les larves des premiers stades y survivent moins bien (Gough and Evans, 1942; Jary, 1942).

Le développement embryonnaire est inversement proportionnel à la température : les œufs éclosent en 13 jours à 29°C et en 45 jours à 15°C pour *A. ustulatus* (Furlan, 1998, 2004) et sur le terrain au Royaume-Uni, les œufs d'*Agriotes* spp. éclosent seulement après 4-6 semaines (Miles, 1942; Parker and Howard, 2001).

Selon les espèces, la latitude, la température et disponibilité en nourriture pendant le développement larvaire, les taupins ont un nombre de stades larvaires variable : huit à treize stades larvaires pour *A. sordidus* selon le nombre de degrés-jours accumulés depuis l'éclosion. La durée des stades larvaires augmente avec l'âge des larves (Furlan, 2004). Le nombre de degrés-jours détermine aussi le nombre d'années nécessaires pour compléter le cycle (Furlan, 1998, 2004). En général, il y a sept à neuf stades larvaires sur deux à quatre ans (Vernon and van Herk, 2013b; Traugott *et al.*, 2015).

Au Royaume-Uni, les larves d'*Agriotes* (*A. obscurus*, *A. lineatus*, *A. sputator*) se développent pendant quatre à cinq ans avant la nymphose (Miles, 1942). Selon la latitude, *A. sordidus* peut finir son cycle complet en 36 mois, voire en 24 mois, sur deux années de calendrier quand les conditions sont optimales (Furlan, 2004). Pour *Agriotes* (*A. criddlei*, *A. lineatus*, *A. mancus*, *A. obscurus*, *A. sputator*) au Canada, il y a jusque onze stades larvaires sur trois à cinq ans (Kabaluk *et al.*, 2013). Pour *A. sordidus*, la température minimale de développement larvaire étant de 9°C, 3900 degrés-jours au-dessus du seuil de 9°C sont nécessaires pour passer de l'œuf à l'adulte dont 3400 degrés-jours pour les stades larvaires (Furlan, 2004).

Pour *A. ustulatus*, environ 4000 degrés-jours sont nécessaires pour le cycle complet qui peut être réalisé en 24 mois (Furlan, 1998).

Chaque stade larvaire est composé de trois phases : (1) le durcissement et assombrissement des mandibules, (2) l'alimentation et (3) la pré-mue. La phase d'alimentation qui est dommageable pour les plantes, dure moins de 25% du développement larvaire pour *A. sordidus*, 20% pour *A. ustulatus* et 29% pour *A. obscurus* (Evans and Gough, 1941; Furlan, 1998, 2004). Les périodes d'activité larvaire sont variables selon les espèces, le stade de développement et les conditions environnementales (Traugott *et al.*, 2015). Les larves de taupins ont généralement deux périodes d'activité par an où elles occasionnent des dégâts aux cultures, selon les conditions de température et d'humidité du sol : au printemps (mars-mai) et au début de l'automne (septembre-octobre) (Balachowsky and Mesnil, 1936; Parker and Howard, 2001; Traugott *et al.*, 2015). La profondeur à laquelle se trouvent les larves d'*A. ustulatus* est de 60 cm en hiver alors qu'au printemps, la plupart des larves sont dans les 20 premiers cm du sol si sa température est supérieure à 10°C et son humidité est suffisante (Furlan, 1998). Entre ces périodes actives, les larves creusent vers le bas pour éviter les mauvaises conditions de sol, elles effectuent des migrations verticales selon la température, l'humidité, le type de sol, la disponibilité en nourriture et en fonction des saisons (Balachowsky and Mesnil, 1936; Furlan, 1998; Jung *et al.*, 2014; Parker and Howard, 2001; Traugott *et al.*, 2015; Fisher *et al.*, 2015; Zacharuk, 1962b).

Les larves des différents stades passent l'hiver en s'enfouissant profondément dans le sol. Les larves (*A. sordidus*) effectuent des migrations verticales sur l'année en fonction de la température du sol d'octobre jusqu'au début du printemps (Furlan, 2004).

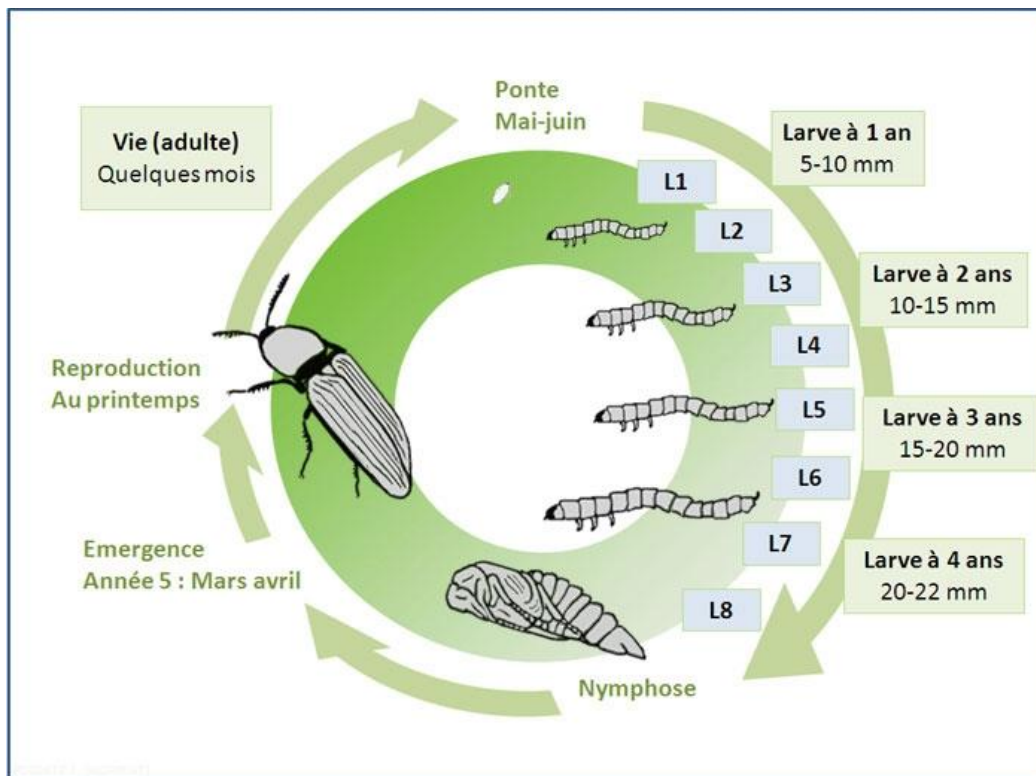


Figure 2: Cycle de développement d'*Agriotes* spp. (Poidatz, 2019)

La longueur d'une larve de 10 mm est typiquement associée aux pertes de rendement, et est atteinte entre le cinquième et sixième stade larvaire pour *A. sordidus* et *A. lineatus*, en septembre de l'année d'oviposition pour le premier tandis que le deuxième prend deux ans pour l'atteindre (deux stades par an) (Balachowsky and Mesnil, 1936; Furlan, 2004). Pour *A. ustulatus*, c'est le septième stade et il est atteint en juin suivant l'année d'oviposition (Furlan, 1998). Pour *A. obscurus*, le premier stade dommageable pour la culture arrive pendant le premier printemps, un an après l'éclosion des œufs (Balachowsky and Mesnil, 1936).

Les larves d'*Agriotes* spp. du dernier stade se transforment en nymphes et adultes à la fin de l'été, elles se nymphosent dans les 30 premiers cm du sol et passent l'hiver en restant dans le sol jusqu'à l'émergence des adultes au printemps suivant (Furlan, 2004; Kabaluk *et al.*, 2013). Pour d'autres espèces comme *A. sordidus*, les derniers stades sont atteints en novembre et la nymphose a lieu l'année suivante fin du printemps/début d'été, les adultes émergent quelques semaines après (Traugott *et al.*, 2015; Furlan, 2004). Les nymphes d'*A. sordidus* peuvent être trouvées de fin mai à septembre dans les couches supérieures de sol. Leur transformation en adultes en été prend environ seize jours à 25°C. Les adultes passent l'hiver dans le sol puis émergent fin mars-début avril et pondent en mai du printemps suivant (Furlan, 2004). Pour *A. ustulatus*, la période d'essaimage se déroule de fin juin à début septembre (Furlan, 1996). Ensuite ont lieu l'accouplement et l'oviposition à la base des plantes (Kabaluk *et al.*, 2013). Pour *A. ustulatus*, l'oviposition commence cinq à sept jours après l'assombrissement des adultes et se termine en deux à quatre jours. Les œufs sont déposés en amas dans la couche supérieure du sol (Furlan, 1996). Plusieurs Elateridae

ont des formes parthénogénétiques (Zacharuk, 1958; Van Herk and Vernon, 2014), certains s'accouplent une seule fois (Zacharuk, 1962) alors que d'autres s'accouplent plusieurs fois (Furlan, 1996).

Le nombre d'œufs pondus varie fortement selon les espèces de taupins, de moins de 20 pour *Melanotus caudex* jusqu'à plus de 1000 pour *Ctenicera destructor* (Vernon and van Herk, 2013b). Chaque femelle d'*A. sordidus* pond en moyenne 150 œufs déposés par lots dans les dix premiers cm du sol (Furlan, 2004) et une femelle d'*A. ustulatus* pond en moyenne 78 œufs (Furlan, 1996). Quand les œufs éclosent, les larves se nourrissent de tissus végétaux tendres et s'établissent dans le sol (Kabaluk *et al.*, 2013).

Les moments clefs pour la protection des cultures sont à l'émergence de la population adulte, avant oviposition et/ou implantation de la culture et pendant les périodes où les larves se nourrissent activement (Furlan, 2004). Le mouvement vertical des larves les rend difficiles à atteindre par les produits de protection des plantes (Kabaluk *et al.*, 2013). La distribution et le comportement des taupins doivent être pris en considération pour déterminer le moment et les conditions optimales pour intervenir (Vernon and van Herk, 2013b).

2.1.4. Régime alimentaire et plantes hôtes

Les taupins adultes se nourrissent de matériel végétal alors que les larves sont phytophages, carnivores ou omnivores selon les genres et espèces (Traugott *et al.*, 2015). Les larves d'*Agriotes* spp. sont généralement phytophages généralistes et se nourrissent des racines de plantes cultivées et d'adventices mais peuvent aussi se nourrir de proies animales (Traugott *et al.*, 2008).

Beaucoup d'espèces de larves de taupins (Elateridae) sont des herbivores polyphages racinaires (Hemerik *et al.*, 2003). Les larves de taupins phytophages se nourrissent en mastiquant les tissus végétaux avec leurs mandibules, régurgitant des fluides contenant de l'amylase et assimilant les produits liquéfiés via un filtre dense de poils ramifiés dans la cavité préorale (Eidt, 1959).

Les larves de taupins sont des ravageurs de nombreuses cultures dont la pomme de terre, les céréales (froment, orge, maïs ...), les carottes, la betterave sucrière, la canne à sucre et le fraisier (Miles, 1942; Hall, 1990; Blot *et al.*, 1999; Vernon *et al.*, 2000; Johnson *et al.*, 2008). Les taupins sont plus présents dans les prairies que dans les terres cultivées (Salt and Hollick, 1949). La prairie est le meilleur habitat pour les taupins (Brian, 1947) car les conditions y sont plus stables (Miles, 1942; Hemerik *et al.*, 2003). La stabilité des conditions permet aux larves de taupins de rester pendant tout leur développement dans les douze premiers centimètres du sol (Miles, 1942). Les larves de taupins se nourrissent donc pendant toute la durée de végétation en prairie (Wallinger *et al.*, 2014). En effet, une couverture permanente

du sol permet une meilleure survie des larves de taupins (Furlan *et al.*, 2009) et les taupins sont également plus abondants en présence de zones herbeuses en bordure de champ (Hermann *et al.*, 2013).

La matière organique du sol pourrait être une source de nourriture alternative mais de façon négligeable (Traugott *et al.*, 2007, 2008). Cette hypothèse est controversée car les taupins n'aiment pas les plantes en décomposition (Wallinger *et al.*, 2013). Les larves les plus jeunes ont besoin de matériel végétal vivant pour survivre (Evans and Gough, 1941; Furlan, 1998, 2004; Wallinger *et al.*, 2014). La plupart des larves d'*A. ustulatus* meurent dans les 30 jours sans tissus végétaux vivants, mais la résistance au jeûne augmente avec l'âge des larves, les derniers stades d'*A. sordidus* pouvant survivre sans s'alimenter pendant un an à 20°C (Furlan, 1998, 2004). En effet, les larves de taupins peuvent rester plus de 100 jours sans s'alimenter (Traugott *et al.*, 2007).

Du cannibalisme a été observé chez plusieurs espèces de taupins phytophages, quand la densité larvaire est élevée et la nourriture est peu présente (Edwards and Evans, 1949; Rabb, 1963; Furlan, 1998). Celui-ci peut être élevé en laboratoire mais est généralement faible en champs pour *Ctenicera destructor* (Zacharuk, 1962).

Le choix alimentaire des larves semble être dû à une appétence à courte distance et non à une attractivité à longue distance (Chaton *et al.*, 2003). Ces préférences peuvent varier selon les saisons (Wallinger *et al.*, 2014). En prairie, les Plantaginaceae et Asteraceae sont préférées et les Apiaceae évitées, les Poaceae ayant une position intermédiaire (Wallinger *et al.*, 2014). Les taupins montrent une préférence pour certaines graminées riches en nutriments comme *Lolium perenne* et *Holcus lanatus* (Miles, 1942; Hemerik *et al.*, 2003). Les taupins évitent par exemple de se nourrir de pommes de terre ayant une teneur élevée en glycoalcaloïdes (solanine et chaconine) et faible en sucres (Jonasson and Olsson, 1994). Les taupins adultes montrent une nette préférence pour les parcelles de seigle par rapport à celles de lin (Brian, 1947). Les taupins ont plus difficile de se nourrir de racines plus lignifiées (Johnson *et al.*, 2010) et préfèrent se nourrir de racines fines (Erwin *et al.*, 2013).

Les larves d'*Agriotes* spp. sont polyphages et leur durée de développement ne change pas en fonction du type de plante hôte dont elles se nourrissent (Furlan, 1998, 2004). Cependant, la plante hôte semble avoir une influence sur la croissance (Evans and Gough, 1941) : certaines plantes hôtes conviennent mieux que d'autres aux larves de taupins. Par exemple, pour *Melanotus depressus*, le plus grand taux de croissance a été observé sur des graines germées de maïs, de froment ou de sorgho et pour *Limonius dubitans*, sur froment, soja et sorgho (Keaster *et al.*, 1975). En prairie, la meilleure graminée pour les taupins semble être *Agrostis* (Brian, 1947). Le poids des femelles adultes ainsi que la progéniture d'*Agriotes obscurus* semblent plus importants sur *Festuca* et *Agrostis*, que sur trèfle et *Lolium* alors qu'ils diminuent sur froment, moutarde, lin et pomme de terre (Brian, 1947).

2.1.5. Dégâts

Les taupins adultes n'occasionnent généralement pas de dégâts (Traugott *et al.*, 2008, 2015). Les larves se nourrissant surtout des parties endogées des plantes ont pour effet principal la mortalité des semences et toutes les pertes de rendement impliquées (Balachowsky and Mesnil, 1936). Les larves de taupins occasionnent des dégâts à plusieurs parties de la plante dont les racines, les graines, les tiges et certaines parties destinées à la récolte (Traugott *et al.*, 2015). Les pertes quantitatives ou qualitatives sont dues à un éclaircissage, une faible croissance, des dégâts esthétiques ou des contaminations au moment de la récolte (Parker and Howard, 2001; Barsics *et al.*, 2013; Ritter and Richter, 2013; Vernon and van Herk, 2013b; Traugott *et al.*, 2015).

Les dégâts aux tubercules de pomme de terre consistent en de petits trous et des entailles dans le périoderme, ce qui peut significativement réduire la qualité des tubercules (Johnson *et al.*, 2008). Les symptômes typiques sur maïs sont le flétrissement de la feuille centrale, la feuille centrale endommagée suite à des trous dans le collet, le flétrissement de la jeune plante entière et des dégâts sur semences et plantules empêchant la levée (Furlan *et al.*, 2017).

En conditions contrôlées, deux plants de salade peuvent être détruits totalement par 10-20 larves de taupins *A. ustulatus* alors que la chou ou le poivron (*Capsicum*) ne subiraient aucune perte dans les mêmes conditions (Furlan, 2005). Une larve d'*A. obscurus* en phase d'alimentation peut détruire 1.5 à 1.8 plantules de froment en 14 jours à 22°C (van Herk and Vernon, 2013b).

Pour les pommes de terre, des dégâts supérieurs à 10-15% rendent le produit invendable (Ansari *et al.*, 2009). À une densité larvaire de moins de 100 000 larves par hectare, 20 à 80% des tubercules peuvent subir des dégâts (Parker *et al.*, 1994). Un traitement d'Ethoprophos permet de diminuer les dégâts sur tubercules de 70 à 18% (Parker, 1996). Les attaques en pomme de terre sont en effet plus importantes en agriculture biologique (Keiser *et al.*, 2012b).

En culture de maïs, il n'y a pas de perte de rendement lorsque les dégâts dus aux larves de taupins (*A. brevis*, *A. sordidus*) concernent moins de 15% des plantes. Une perte de rendement considérable apparaît lorsque 25% des plantes sont infestées par les larves de taupins (Furlan *et al.*, 2017). Les dégâts dus à *A. obscurus* et *A. lineatus* sur maïs peuvent aller jusqu'à 100% de pertes aux États-Unis, après deux cultures de maïs successives en agriculture biologique (Lagasa *et al.*, 2006).

Les dégâts des taupins peuvent en outre favoriser l'apparition de dégâts secondaires dus à des pathogènes comme par exemple *Rhizoctonia solani* chez la pomme de terre (Keiser *et al.*, 2012a). De plus, en se nourrissant des racines, les larves de taupins peuvent affecter des relations multitrophiques, notamment avec des herbivores foliaires (Wäckers and Bezemer,

2003; Bezemer *et al.*, 2004; Anderson *et al.*, 2011; Kostenko *et al.*, 2013; Johnson and Rasmann, 2015).

2.2. Méthodes de lutte

2.2.1. Surveillance

La difficulté d'échantillonnage due au mode de vie édaphique des larves de taupins empêche une bonne prédiction des dégâts culturels (Traugott *et al.*, 2015). Actuellement, les trois méthodes principales d'échantillonnage sont (1) le carottage du sol, (2) les pièges à appâts pour les larves dans le sol, et (3) les pièges à phéromones sexuelles pour les mâles adultes (Traugott *et al.*, 2015). L'absence de relation entre la distribution des espèces d'*Agriotes* adultes mâles et celle des larves, différentes selon ces trois méthodes d'échantillonnage, rend préférable d'échantillonner les larves de taupins dans le sol au lieu des adultes (Benefer *et al.*, 2012; Blackshaw and Hicks, 2013). D'autre part, l'échantillonnage de carottes de sol et le comptage d'individus dans les pièges ne sont pas des méthodes très prisées (Parker and Howard, 2001) car elles demandent beaucoup de temps (Lafrance and Tremblay, 1964; Furlan, 2005) et peuvent engendrer des erreurs significatives dues entre autres à la distribution non aléatoire des larves qui ont tendance à s'agréger (Salt and Hollick, 1944), surtout quand il s'agit de petites populations (Yates, Sc and Finney, 1942).

Des méthodes d'échantillonnage avec appât se sont avérées au moins aussi efficaces que le carottage de sol pour détecter les larves de taupins (Parker, 1994, 1996; Horton and Landolt, 2002). Une des méthodes d'échantillonnage les plus efficaces pour déterminer les populations de larves de taupins consiste en des pièges à graines de céréales (froment et orge) germées (Kirfman *et al.*, 1986; Parker, 1994; Simmons *et al.*, 1998; Horton and Landolt, 2002; N. Brunner *et al.*, 2005; Arakaki *et al.*, 2009). D'autres pièges à appâts de nourriture (graines germées de maïs, tranches de carotte, etc.) pourraient être utiles pour surveiller les populations de larves de taupins (Horton and Landolt, 2002).

Ces pièges à appâts sont des meilleurs indicateurs de présence/absence d'infestation de taupins que les carottages de sol surtout quand ce sont des petites populations (Parker, 1994, 1996). La limite de détection des pièges doit être inférieure au seuil dommageable de population (Parker and Howard, 2001). Dans un champ de canne à sucre, le seuil économique de dégâts a été défini à neuf larves de taupins (*Melanotus communis*, *Conoderus* spp.) sur 25 échantillonnages de carottes de sol. L'échantillonnage permet d'économiser 100\$US par hectare lorsqu'un traitement insecticide n'est pas nécessaire (Cherry *et al.*, 2013). En Italie, une corrélation a été trouvée entre le nombre de larves par piège à appât et les dégâts sur maïs pour *A. brevis*, *A. sordidus* et *A. ustulatus* (Furlan, 2005). Les symptômes varient cependant selon les espèces : *A. brevis* cause beaucoup de dégâts au maïs à plus d'une larve par piège alors que *A. ustulatus* cause le même niveau de dégâts à

plus de cinq larves par piège, *A. sordidus* ayant une position intermédiaire. Ces seuils sont valables pour un échantillonnage avant plantation dans un sol nu labouré, à la température du sol supérieure à 8°C à 10cm de profondeur pendant dix jours et l'humidité du sol élevée (Furlan, 2014). Une approche combinée de carottes de sol et pièges à appâts pourrait donner une meilleure précision des niveaux d'infestation par les espèces de taupins et de leur distribution (Benefer *et al.*, 2012).

Les différences comportementales et écologiques doivent être prise en compte lors de la recherche de ce ravageur à l'échelle du champ (Benefer *et al.*, 2010; Blackshaw and Hicks, 2013; Staudacher *et al.*, 2013). Une combinaison d'une analyse géostatistique des caractéristiques agronomiques du sol et des conditions climatiques de la zone étudiée et de la répartition des adultes pourrait permettre d'établir des zones de risques (Burgio *et al.*, 2012). Dans le même ordre d'idées, SIMAGRIO-W est un modèle de prédiction des dégâts dus aux larves de taupins en relation avec l'humidité, la température et le type de sol qui a été développé en Allemagne (Jung *et al.*, 2014).

Les pièges à phéromones sont également utilisés pour la surveillance des larves de taupins. Plusieurs pièges à phéromones sexuelles ont été développés pour surveiller la plupart des espèces d'*Agriotes* (Kudryavtsev *et al.*, 1993; Vernon, 2004; Milonas *et al.*, 2010). Le YATLORfunnel est un piège à grande capacité, efficace pour la surveillance des taupins adultes (Furlan *et al.*, 2001). Il a permis de détecter le niveau des populations dans différents pays européens (Furlan *et al.*, 2001) et d'établir des cartes de distribution des espèces prédominantes (Furlan and Tóth, 2007). En effet, des pièges permettant de capturer les taupins volant et rampant présentent un taux de capture plus élevé que ceux capturant seulement les taupins volant, surtout en début de saison (Tóth *et al.*, 2002). Un autre piège à phéromones basé au sol et très efficace pour la surveillance de *A. lineatus* et *A. obscurus* a été développé au Canada : le Vernon Beetle Trap (Phero Tech Inc., Delta, Colombie-Britannique) (Vernon, 2004). Des essais de surveillance sur le terrain ont montré que les pièges à phéromones devraient être privilégiés pour les études en Amérique du Nord (Vernon and Tóth, 2007). Le piégeage à phéromones peut être utilisé comme méthode d'échantillonnage pour étudier la stabilité spatiotemporelle de mâles d'*A. lineatus* et *A. obscurus* (Blackshaw and Vernon, 2006). Les taupins adultes ont été surveillés à grande échelle grâce à des pièges à phéromones en Croatie (Kozina *et al.*, 2013). Une surveillance des taupins adultes *Agriotes* spp. a également été effectuée en Allemagne de 2008 à 2010 (Burghause and Schmitt, 2011). Une évaluation des relations spatiales entre les taupins adultes et les larves d'*A. lineatus* et *A. obscurus* a abouti à la conclusion que les pièges à phéromones ne reflètent pas la distribution des larves de taupins et que le nombre d'adultes mâles piégés ne reflète pas avec exactitude la taille de la population larvaire (Blackshaw and Vernon, 2008). De plus, ils ne donnent pas d'information concernant les femelles adultes (Traugott *et al.*, 2015). Cela souligne l'importance d'évaluer le champ d'attraction des pièges à phéromones (Sufyan *et al.*, 2011). Les taux de recapture et les distances de recapture (4 à 32m) étant différents selon les espèces (*A. lineatus*, *A. obscurus*, *A. sputator*), le coût

minimal pour mettre en place une méthode de piégeage de masse afin d'éviter que les mâles puissent s'accoupler a été estimé à 165€/ha/an pour *A. lineatus*, 247€/ha/an pour *A. obscurus* et 2343€/ha/an pour *A. sputator* (Hicks and Blackshaw, 2008). Pour *A. lineatus* et *A. obscurus*, le champ d'attraction de pièges à phéromones YATLOR est relativement faible et une distance de maximum 20m entre les pièges permet d'assurer une stratégie de piégeage de masse optimale, ce qui demanderait un nombre important de pièges (Sufyan *et al.*, 2011).

La séparation des espèces peut permettre une meilleure interprétation de la relation entre la distribution des adultes et des larves (Benefer *et al.*, 2012). L'utilité des pièges à phéromones pour évaluer les populations d'*Agriotes* spp. pourrait se limiter à des échelles plus grandes que celle habituelle pour le contrôle des ravageurs (Furlan, 2005).

Une surveillance efficace des adultes peut aussi être effectuée avec des pièges collants ou avec des filets de balayage sur des fleurs d'*Apiaceae*, le jaune et le blanc étant des couleurs les plus attrayantes (Furlan, 1996).

Furlan, 2017 suggère une démarche en deux étapes : (1) cartographie des facteurs de risques (caractéristiques du sol, agronomiques et populations de taupins) ; (2) surveillance du champ avec pièges à appât dans les régions à risque élevé. Si le seuil d'infestation (Furlan, 2014) est dépassé, il faut traiter ou planter le maïs dans un autre champ.

2.2.2. Méthodes culturales

Dans la première moitié du vingtième siècle, les options de gestion des cultures incluaient différentes méthodes culturales telles que le travail du sol, la jachère, la rotation culturale, le paillage, le choix du moment de la plantation et de la récolte et les plantes compagnes attractives (Thomas, 1940).

Pour éviter les dégâts des taupins, il est tout d'abord fortement déconseillé d'insérer des cultures sensibles dans la rotation comme le maïs et la salade pour *A. sordidus* quand le taux d'infestation est important (Balachowsky and Mesnil, 1936; Furlan, 2004, 2005). Ensuite, les principales stratégies culturales consistent à éviter les prairies temporaires dans la rotation car celles-ci favorisent l'oviposition, la survie des œufs et des larves et sont généralement corrélées avec des dégâts aux cultures suivantes (Balachowsky and Mesnil, 1936; Gough and Evans, 1942; Jary, 1942; Miles, 1942; Furlan *et al.*, 2009; Keiser *et al.*, 2012b) ; à la fin du printemps, il faut drainer les champs à forte rétention d'eau propices au développement des larves ; choisir une culture appropriée en fonction du taux d'infestation et effectuer des rotations prolongées avec des cultures couvrantes en mai pour éviter les conditions favorables à la ponte ; le travail du sol à la fin du printemps et de l'été quand les larves ou les œufs se retrouvent dans les couches supérieures du sol pour entraîner leur mortalité par dessiccation, blessures mécaniques ou exposition aux prédateurs (Balachowsky and Mesnil, 1936; Furlan, 2005). Un labour intensif peut aussi limiter l'abondance des taupins adultes

(Mulerčikas *et al.*, 2012), avec une réduction de la population chaque année après le retournement d'une prairie permanente (Miles, 1942). L'inondation du champ peut être envisagée en cas de fortes infestations, et est plus efficace à température élevée (van Herk and Vernon, 2006). Les taupins adultes peuvent aussi être exclus physiquement sur froment par une tranchée (rigole en PVC extrudé) (Vernon and van Herk, 2013a). Il est également intéressant d'augmenter la densité de semis (Price and Jones, 1947).

Selon le niveau d'infestation, certaines cultures sont préconisées : à forte population de larves de taupins, le lin, haricot et pois sont les plus résistants ; les céréales (l'orge étant la céréale la plus tolérante), betteraves sucrières et pommes de terre à faible population de taupins ; les crucifères à niveau intermédiaire (Jary, 1942). Des variétés moins sensibles ont été identifiées en pommes de terre (Jonasson and Olsson, 1994; Parker and Howard, 2000; Johnson *et al.*, 2008), canne à sucre (Hall, 1990; Larsen *et al.*, 2013) et patate douce (Schalk *et al.*, 1993).

Une plus grande diversité de plantes dans les agroécosystèmes en instaurant des cultures pièges afin d'éloigner les taupins de la culture principale permet de diminuer les dégâts racinaires et donc une augmentation du rendement (Staudacher *et al.*, 2013). L'implantation de rangs de froment intercalés une semaine avant les fraisiers permet de réduire la mortalité des semences dues aux larves *Agriotes* spp. de 38,5% (Vernon *et al.*, 2000), des lignes de froment peuvent aussi être implantées entre les lignes de betteraves (Price and Jones, 1947) et les cultures pièges de froment peuvent éventuellement être traitées par des insecticides (Vernon, 2005).

2.2.3. Lutte chimique

Dans la première moitié du vingtième siècle, en plus des méthodes culturales, on utilisait aussi la fumigation (chloropicrine, cyanures, disulfure de carbone), des poisons à base d'arsenic et de mercure mélangés au sol, des insecticides de contact (pyréthre, roténone) et le traitement des semences (Thomas, 1940).

Pendant la deuxième moitié du vingtième siècle, la recherche a été plus orientée vers les insecticides organochlorés (lindane, métoxychlor, aldrine), organophosphorés (chlorpyrifos, diazinon) et carbamates (étoprophos, fonofos) (Parker and Howard, 2001; Barsics, Haubruge and Verheggen, 2013; Vernon and van Herk, 2013b). Ces insecticides permettaient de tuer les taupins (Lange *et al.*, 1949; Edwards and Thompson, 1971; Vernon *et al.*, 2009). Parmi les organochlorés, un traitement unique avec de l'aldrine ou heptachlor suffisait pour empêcher une ré-infestation par des larves de taupins pendant neuf ans (Wilkinson *et al.*, 1964). Au Royaume-Uni, le lindane et l'aldrine sont restés les principales matières actives efficaces en pomme de terre jusque les années 1990. La diminution des insecticides organochlorés autorisés a entraîné une recrudescence des taupins et le développement de nouvelles molécules (Parker, 2005; Traugott *et al.*, 2015).

Des insecticides organophosphorés et carbamates incorporés au sol ont remplacé les organochlorés mais leur efficacité est variable (Edwards and Thompson, 1971) et un retrait progressif du marché a eu lieu (Waliwitiya *et al.*, 2005; Kuhar and Alvarez, 2008) dû aux mêmes effets adverses sur l'environnement dont les espèces non cibles et la santé humaine (Elliott *et al.*, 2008),

Depuis le début du 21^{ème} siècle, les insecticides développés sont des pyréthrinoïdes (téfluthrine, bifenthrine, cyfluthrine), néonicotinoïdes (imidaclopride, clothianidine, thiaméthoxame, acétamipride, thiaclopride) et un phénylpyrazole (fipronil) (Parker and Howard, 2001; Barsics *et al.*, 2013; Ritter and Richter, 2013; Vernon and van Herk, 2013b). Les néonicotinoïdes agissent par intoxication prolongée et les pyréthrinoïdes par répulsion et morbidité à court terme. Ces insecticides ne tuent donc pas les larves de taupins alors que le fipronil permet de tuer les taupins (Vernon *et al.*, 2008, 2009; van Herk and Vernon, 2013a; van Herk *et al.*, 2013; Vernon *et al.*, 2013). En Europe, les néonicotinoïdes ont été bannis récemment (European Commission, 2018; Jactel *et al.*, 2019).

Le spinosad et quelques nématicides et fongicides ont également été testés contre *Agriotes* spp. (Barsics *et al.*, 2013). Très peu de produits phytopharmaceutiques contre les taupins sont homologués actuellement en Belgique (tableau 1).

Tableau 1: Produits phytopharmaceutiques contre les taupins homologués actuellement en Belgique et leurs caractéristiques principales (Phytoweb, 2019).

| Famille chimique | Produit commercial | Substance active | Formulation | Application | Cultures |
|------------------|--------------------|------------------|--------------------------------------|--|--|
| Organophosphorés | DORBANG GRANULAAT | Chlorpyrifos | Granulé | Incorporation au sol avant plantation, localisé | Fraisier, <i>Allium</i> spp., chou (<i>Brassica oleracea</i>), asperge |
| | PYCHLOREX 5 G | | | | |
| | PYRIFOS 5G | | | | |
| | PYRISOL GR | | | | |
| | NEMATHORIN 10 G | Fosthiazate | Granulé | Juste avant/à la plantation, incorporation au sol. | Pomme de terre |
| Carbamates | MOCAP 15 MG | Ethoprophos | Granulé | À la plantation, dans la ligne | Pomme de terre |
| Pyréthrinoïdes | FORCE | Téfluthrine | Suspension de capsules | Traitement des semences | Betterave |
| | FORCE 200 CS | | | | |
| | LANGIS | Cyperméthrine | Émulsion pour traitement de semences | Traitement des semences | Froment, orge, seigle, avoine, triticale, épeautre |
| | SHERPA 0,8 GR | Cyperméthrine | Granulé | Incorporation au sol à la plantation | Maïs, pomme de terre, colza |

Un traitement insecticide pour contrôler les larves de taupins n'est souvent pas nécessaire (Furlan, 2005) mais quand il est inévitable, des alternatives à l'application d'insecticides du sol sont préférables (Barsics *et al.*, 2013).

L'une d'entre elles était l'enrobage des semences qui permet de réduire drastiquement la surface traitée tout en étant aussi efficace qu'un traitement en plein sol (Popov *et al.*, 2001; Huiting and Ester, 2009). Les insecticides ayant souvent une faible pénétration trans-tégumentaire, une stratégie associant la substance active insecticide à l'alimentation des larves de taupins, comme pour le traitement des semences, est intéressante (Chaton *et al.*, 2003). Dans ce cas, les substances actives doivent être disponibles pendant les phases culturales critiques, les larves de taupins étant temporairement repoussées des graines et plantules en germination se nourrissent alors de plantes plus âgées et moins vulnérables (Williams *et al.*, 1993; Chaton *et al.*, 2008). Les impacts économiques pour le maïs peuvent être minimisés lorsqu'il est protégé durant les trois premières semaines de croissance (Waliwitiya *et al.*, 2005). Un traitement des tubercules de pommes de terre avec des néonicotinoïdes (imidaclopride, thiaméthoxame) à la plantation permettait de réduire significativement les tubercules attaqués et n'avait pas d'effet adverse sur le rendement en tubercules. La quantité d'insecticide pouvait ainsi être réduite de 90% par rapport à un traitement du sol avec des composés organophosphorés (Huiting and Ester, 2009). Un traitement des semences de froment au fipronil apportait une excellente protection avec une diminution de la population larvaire, ce qui le rendait aussi efficace que le lindane. En revanche, un traitement des semences avec néonicotinoïdes (imidaclopride, clothianidine, thiaméthoxame) pouvait fournir une bonne protection à la levée mais n'entraînait pas de mortalité larvaire significative. (Vernon *et al.*, 2009). Un mélange de fipronil et thiaméthoxame permettait d'améliorer la levée et le rendement du blé par rapport à chacun des traitements individuels. Il entraînait une forte mortalité larvaire, ce qui implique que le traitement devait être appliqué seulement tous les trois ans avec une dose beaucoup plus faible que le Vitavax Dual contenant du lindane utilisé précédemment (Vernon *et al.*, 2013). Le traitement des semences de froment avec pyréthrinoïdes (téfluthrine) est encore autorisé actuellement. Il apporte une bonne protection mais ne réduit pas significativement les populations larvaires (Vernon *et al.*, 2009).

Des produits chimiques naturels dérivés de plantes ont aussi été testés contre les taupins, sans oublier d'évaluer leurs effets phytotoxiques potentiels sur la culture (Waliwitiya *et al.*, 2005). Parmi ces méthodes se trouve la biofumigation dont l'efficacité dépendant de la richesse du tissu de plante ou de la farine en glucosinolates (Williams *et al.*, 1993), qui subissent une hydrolyse enzymatique et se dégradent ainsi en isothiocyanate d'allyle (Furlan *et al.*, 2010). Les effets létaux et sublétaux de l'isothiocyanate d'allyle ont été mis en évidence pour *Limonijs californicus* (Williams *et al.*, 1993). L'incorporation de matière fraîche de la partie aérienne de plantes biocides peut significativement réduire la population de larves de taupins (Furlan *et al.*, 2009). Dans des essais en pots et en champ, l'effet de plantes fraîches hachées de *Brassica juncea* (L.) Czern n'est pas évident mais une mortalité

larvaire de *A. brevis*, *A. sordidus* et *A. ustulatus* élevée a été observée avec un apport de farine de graines dégraissées de *Brassica carinata* A. Braun, le niveau de protection étant comparable à celui d'un traitement insecticide conventionnel et ne présentant pas de phytotoxicité (Furlan *et al.*, 2010). L'activité volatile ne subsistant que 24 à 36h, un facteur critique est le choix du moment d'application, lorsque les larves de taupins sont dans les couches supérieures du sol (Furlan *et al.*, 2004, 2010).

L'azadirachtine, le principe actif majeur des insecticides à base de neem (*Azadirachta indica* A. Juss), a un effet répulsif sur les larves de taupins *Melanotus communis* mais celui-ci diminue progressivement après son application (Cherry and Nuessly, 2010). Le cinnamaldéhyde est une autre substance active dérivée de plantes qui peut réduire significativement les dégâts aux tubercules mères de pomme de terre (Ester and Huiting, 2007).

Parmi des constituants monoterpénoïdes d'huiles essentielles naturelles, le thymol a la toxicité de contact la plus élevée et le citronellal a la plus grande toxicité volatile contre *A. obscurus* mais le thymol, eugénol et citronellal ont également des effets phytotoxiques significatifs sur maïs (Waliwitiya *et al.*, 2005).

Les effets secondaires de tous les produits phytopharmaceutiques sur les organismes non-cibles ainsi que les effets chroniques et aigus sur la santé humaine doivent toujours être étudiés (Furlan *et al.*, 2004; Waliwitiya *et al.*, 2005).

2.2.4. Lutte biologique

2.2.4.1. Ennemis naturels

a) Prédateurs

Les Elateridae peuvent être la proie de prédateurs généralistes dont le taux de prédation dépendrait de la disponibilité d'autres ravageurs, comme les pucerons, pour se nourrir (von Berg *et al.*, 2009).

Très peu de recherches ont été effectuées sur les prédateurs, mais les dernières en date concernent les larves de Carabidae se nourrissant de *Ctenicera destructor* et d'*Agriotes sputator* (Fox and MacLellan, 1956; Zacharuk, 1962). Les larves de Therevidae se nourrissent de *Conoderus vespertinus* et *C. destructor* (Zacharuk, 1962; Rabb, 1963) et des larves de *Thereva nobilitata* (Fabricius) se nourrissent de larves d'*Agriotes obscurus* (Van Herk *et al.*, 2015). Il a été aussi montré que certains Staphylinidae se nourrissent d'*A. sputator* (Fox and MacLellan, 1956).

Les acariens *Caloglyphus anomalus* Nes. et *Tyrophagus* sp. sont des ectoparasites des taupins, trouvés sur *C. destructor* mais ne tuent pas l'hôte (Zacharuk, 1962).

Il y a aussi des prédateurs vertébrés comme les oiseaux, les grenouilles, les crapauds et les taupes (Thomas, 1940; Edwards and Evans, 1949).

b) Parasitoïdes

Peu de données sont disponibles concernant les parasitoïdes des larves de taupins. Les dernières sont très anciennes et il n'y a pas de recherche en cours sur les parasitoïdes des taupins actuellement. En effet, il est très compliqué d'observer le parasitisme dans le sol et de trouver des momies qui le prouvent (la Forgia and Verheggen, 2019).

Pristocera armifera (Say) de la famille des Bethyilidae est un parasite de *Melanotus communis* (Gyll.) en Floride (Hall, 1982). *Anomalon reticulatum* (Cresson) est un Ichneumonidae parasite de *Conoderus vespertinus* aux États-Unis (Rabb, 1963). *Anomalon ejuncidum* (Ichneumonidae) est un parasitoïde des larves de taupins trouvé sur canne à sucre en Floride (Hall, 1988).

Le taux de parasitage en champs a tendance à être faible, par exemple de 4% pour les larves de *M. communis* (Hall, 1982; Traugott *et al.*, 2015), suggérant que les parasitoïdes ne sont pas les meilleurs agents de lutte biologique.

2.2.4.2. Micro-organismes entomopathogènes

a) Champignons

Dans des larves d'*Agriotes* mortes, différents pathogènes ont été isolés tels que *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, *Isaria fumosorosea*, *Isaria* spp., *Lecanicillium* sp. et *Tolyocladium cylindrosporum* (Kabaluk *et al.*, 2005; Kleespies *et al.*, 2012; Leclerque *et al.*, 2013).

Metarhizium anisopliae est un pathogène des larves de taupins (Zacharuk, 1973). Il a été reclassé comme *M. brunneum* (Bischoff *et al.*, 2009; Brandl *et al.*, 2017). Il peut être appliqué en champ afin d'infecter et tuer les larves de taupins (Kabaluk *et al.*, 2007). Les souches V1002 et LRC181A ont causé respectivement 90 et 100% de mortalité sur *A. lineatus* en laboratoire trois semaines après inoculation (Ansari *et al.*, 2009). *M. anisopliae* (Sorokin 1883) est efficace contre les larves de taupins (Zacharuk and Tinline, 1968), il peut notamment infecter *Limonius californicus* (Rockwood, no date), *A. obscurus*, *A. sputator* (Fox and Jaques, 1958) et les larves d'*A. lineatus* mais surtout ses adultes (Kabaluk *et al.*, 2005). La souche ART-2825 de *M. anisopliae* est très virulente contre *A. obscurus* mais moins envers *A. lineatus* et *A. sputator* (Kölliker *et al.*, 2011).

Sur le terrain, un traitement des semences de maïs avec la souche F52 de *M. anisopliae*, seule ou avec clothianidine ou spinosad, peut augmenter le rendement de maïs (Kabaluk *et al.*, 2007). Une synergie existe entre *M. anisopliae* et le spinosad appliqués en combinaison contre *A. lineatus* et *A. obscurus* : cela permet de diminuer la quantité d'insecticide et ce dernier améliore la persistance du traitement (Ericsson *et al.*, 2007).

Malgré le fait que les résultats obtenus en laboratoire avec *M. anisopliae* sont plutôt positifs, ceux sur le terrain restent partagés (Kabaluk *et al.*, 2005; Ericsson *et al.*, 2007; Tharp *et al.*, 2007). Au Canada, des essais en champ ont donné une réduction des dégâts aux tubercules de pomme de terre de 30% et une mortalité significative des larves de taupins (Kabaluk *et al.*, 2005).

La mortalité des larves d'*A. obscurus* par *M. anisopliae* augmente avec le poids des larves (van Herk and Vernon, 2011) et la température (Kabaluk *et al.*, 2007) et est plus forte en-dehors des phases d'alimentation (van Herk and Vernon, 2013b).

Une formulation commerciale de *M. brunneum* F52 (Met52[®] EC by Novozymes Biologicals, Salem, Virginia) a été mise sur le marché (Reddy *et al.*, 2014).

Beauveria bassiana (Bals.-Criv.) Vuill. seul ou en combinaison avec une faible dose d'imidaclopride a le potentiel de contrôler *Agriotes* spp. en culture de pomme de terre (Ester and Huiting, 2007), notamment la souche ATCC 74040 (Ladurner *et al.*, 2009). Naturalis[®] (souche ATCC 74040 de *B. bassiana*, Intrachem Bio Italia) est un produit commercial disponible pour contrôler les larves de taupins (Intrachem, 2005; Kölliker *et al.*, 2011; Kabaluk *et al.*, 2013). L'efficacité de Naturalis[®] est cependant remise en question pour contrôler les larves de taupins en pomme de terre en Suisse (Kölliker *et al.*, 2011). Il existe un autre produit commercial de *B. bassiana* (BotaniGard[®] ES by Laverlam International, Butte, Montana) (Reddy *et al.*, 2014).

L'efficacité de champignons entomopathogènes varie aussi selon la formulation pour *M. brunneum* F52, *B. bassiana* GHA et *Metarhizium robertsii* DWR 34. L'enrobage des semences est moins efficace que les granulés ou la formulation liquide appliqués dans les lignes qui ont pu apporter une protection comparable voire supérieure à un traitement des semences à l'imidaclopride (Reddy *et al.*, 2014).

b) Nématodes

Les nématodes entomopathogènes sont utilisés en lutte biologique contre des insectes du sol et sont généralement efficaces. Parmi ceux-ci on retrouve particulièrement *Steinernema* et *Heterorhadtis* qui sont les genres les plus utilisés (Campos-Herrera *et al.*, 2015; la Forgia and Verheggen, 2019).

Des nématodes ont déjà été trouvés dans des cadavres de larves d'*Agriotes* (Kleespies *et al.*, 2012), ils pourraient donc constituer un agent de lutte biologique approprié contre les taupins. La sensibilité est variable selon l'espèce de taupin et la souche de nématode (Toba *et al.*, 1983; Ansari *et al.*, 2009). Cette variabilité pourrait être expliquée par les mécanismes physiques de défense des taupins tels que la cuticule épaisse, les stigmates biforés et la cavité préorale couverte de poils (Eidt and Thurston, 1995). Ces barrières morphologiques peuvent contribuer à l'efficacité limitée de certains nématodes comme les juvéniles infectieux (IJs) de *Steinernema* spp. et *Heterorhabditis* spp. (Poinar and Georgis, 1990; Eidt and Thurston, 1995).

Les larves d'*A. obscurus* sont sensibles à plusieurs souches d'*Heterorhabditis bacteriophora* Poinar et de *Steinernema carpocapsae* (Weiser) et à une souche de *Steinernema feltiae* (Filipjev). Cependant, seul *S. carpocapsae* B14 permet d'obtenir une mortalité élevée (75%) à une dose basse de 100 IJs/cm² (Morton and Garcia-del-Pino, 2016). La souche UWS1 d'*H. bacteriophora* Poinar a causé 67% de mortalité chez *A. lineatus* trois semaines après inoculation (Ansari *et al.*, 2009). Des nématodes *Hexameris* spp. infectent aussi les taupins dont *A. obscurus* (Thomas, 1940; Doane *et al.*, 1973). *S. feltiae* et *Steinernema glaseri* ont causé une mortalité de 29% de *L. californicus* en champ mais une application inondative au sol n'est pas une méthode rentable économiquement (Toba *et al.*, 1983). Cependant, un traitement en champ avec *S. feltiae* s'est avéré inefficace contre *Agriotes* spp. (Ester and Huiting, 2007). Les larves de taupins *Agriotes fuscicollis* ne sont pas infectées par plusieurs souches des nématodes *S. feltiae*, *Steinernema bibionis* et *S. glaseri* (Zhao *et al.*, 1996).

Les souches indigènes qui ont coévolué avec le ravageur devraient limiter l'impact sur les espèces non-cibles. Dans cette optique, la souche espagnole *S. feltiae* Rioja a été étudiée, mais la mortalité larvaire d'*A. sordidus* n'a pas dépassé 7% (Campos-Herrera and Gutiérrez, 2009).

L'approche combinée de nématodes entomopathogènes et *M. anisopliae* est suggérée pour augmenter la mortalité des larves de taupins (Ansari *et al.*, 2009).

c) Bactéries

L'utilisation de bactéries pour lutter contre les taupins n'a pas été beaucoup étudiée (Wraight *et al.*, 2009). La pénétration des bactéries dans l'intestin moyen des larves de taupins est rendue difficile par un filtre préoral pubescent. Cependant, pendant la période de mue, les bactéries peuvent envahir l'intestin moyen des larves via l'espace ecdysial oesophagien (Eidt, 1959; Zacharuk, 1973).

Pseudomonas aeruginosa et *P. plecoglossicida* sont respectivement pathogènes des larves de *L. californicus* et d'*A. lineatus* (Zacharuk, 1973; Danismazoglu *et al.*, 2012). *Pseudomonas* semble donc prometteur comme bioinsecticide (Kupferschmied *et al.*, 2013).

Bacillus semble également avoir du potentiel comme agent de biocontrôle. En effet, *Bacillus thuringiensis*, *B. circulans* et *B. thuringiensis* subsp. *kurstaki* entraînent 100% de mortalité des larves d'*A. lineatus* en 10 jours (Danismazoglu *et al.*, 2012).

D'autres bactéries ont été isolées à partir de larves de taupins mortes telle que *Rickettsiella agriotidis*, une bactérie intracellulaire (Leclerque *et al.*, 2011, 2013; Kleespies *et al.*, 2012). Elles peuvent avoir la capacité de tuer les larves de taupins comme c'est le cas pour *Arthrobacter gandavensis*, isolée à partir de la flore bactérienne d'*A. lineatus* (Danismazoglu *et al.*, 2012). Enfin, la possibilité de modifier génétiquement ces bactéries pour qu'elles expriment une toxine est discutée pour *Bacillus megaterium* et *Rahnella aquatilis*, identifiées dans la flore intestinale de *Limonius canus* (Lacey *et al.*, 2007).

2.2.4.3. Sémiochimiques

a) Allélochimiques

Des sémiochimiques répulsifs et attractifs peuvent être utilisés dans la lutte contre les taupins (Thomas, 1940), par exemple pour attirer des prédateurs et parasitoïdes (Rodriguez-Saona *et al.*, 2012). Il a aussi été suggéré d'incorporer des plantes ou extraits avec propriétés allélochimiques dans le sol pour contrôler les larves (Thomas, 1940).

Le CO₂ émis par les racines de plantes attire les larves de taupins (Doane *et al.*, 1975). Les larves de taupins sont capables de percevoir le CO₂ grâce à des sensilles réceptrices aux extrémités des palpes labiaux et maxillaires (Doane and Klingler, 1978). Ils sont attirés par des sources de CO₂ naturelles ou artificielles à des distances de l'ordre de 20cm et peuvent détecter des concentrations à partir de 2ppm (Doane *et al.*, 1975). Le CO₂ a ainsi été utilisé efficacement comme attractant avec des appâts de farine d'avoine pour la surveillance de *Ctenicera destructor* (Doane, 1981). Le CO₂ agit comme un attractif généraliste indiquant la présence d'une plante vivante alors que d'autres molécules spécifiques à l'espèce indiquent si la plante convient pour s'en nourrir (Johnson and Nielsen, 2012; Barsics *et al.*, 2017). Les larves de taupins utilisent en effet les composés organiques volatiles (COVs) émis par les racines de la plante pour localiser la plante hôte (Gfeller *et al.*, 2013). Une stimulation chimique par des exsudats racinaires entraîne alors l'alimentation par le taupin (Thorpe *et al.*, 1946). Des acides aminés et acides carboxyliques émis par les racines attirant *Agriotes* spp. ont été identifiés (acide aspartique, asparagine, acide malique, acide succinique, glutamine, acide glutamique) et la mise en contact avec des jus extraits de plantes ou des solutions contenant des hydrates de carbone, acides gras, protéines ou sucres (glucose, galactose, saccharose, maltose, stachyose) provoque une réaction de morsure des larves de taupins *Agriotes*. Ces réactions apparaissent plus rapidement lorsque les larves sont mises à jeun jusqu'à sept jours et sont variables selon les saisons et l'état de mue (Thorpe *et al.*, 1946).

Les larves d'*Agriotes sordidus* Illiger sont également attirées par le 2-pentylfurane (Barsics *et al.*, 2012) et par des aldéhydes volatiles (hexanal, (E)-hex-2-enal, (E)-non-2-enal et (E,Z)-nona-2,6-dienal) (Barsics *et al.*, 2017), ces substances étant des COVs émis par les racines d'orge. D'autres COVs émis par des tubercules de pomme de terre ont été identifiés (éthylhexanol, limonène, acide 4-hydroxymandélique et acide carbamique) mais leur attractivité en mélange et leurs rôles doivent encore être évalués (La Forgia and Verheggen, 2017).

Enfin, des attractants floraux synthétiques, (E)-anéthol et (E)-cinnamaldéhyde, ont également été utilisés pour piéger les femelles adultes d'*A. ustulatus* (Tóth *et al.*, 2011).

L'azadirachtine, un extrait de neem (*Azadirachta indica* A. Juss), est quant à lui un allélochimique répulsif contre les larves de taupins (Cherry and Nuessly, 2010).

De nombreuses plantes émettent également des composés organiques volatiles induits par l'attaque d'insectes phytophages (HIPVs, herbivore-induced plant volatiles) dont certains agissent comme attractant pour les phytophages (Heil, 2014). Cette réponse induite a surtout été étudiée sur les feuilles mais existe aussi sur les racines. L'induction de racines de maïs par des larves d'*A.ustulatus* engendre la production de (E)- β -caryophyllène qui attire des nématodes entomopathogènes *Heterorhabditis megidis*, mais en beaucoup plus faible proportion que les racines de maïs induites par *Diabrotica* (Rasmann and Turlings, 2008). On ignore néanmoins si des COVs racinaires induits par l'alimentation des larves de taupins peuvent attirer d'autres larves vers la plante hôte.

b) Phéromones

Les phéromones sont généralement spécifiques aux espèces (Witzgall *et al.*, 2010). Ce sont principalement des phéromones sexuelles produites par les femelles qui attirent les mâles (Tóth, 2013). Cependant, certains pièges à phéromones (hexanoate de géranyle) attirant aussi les femelles d'*A. sordidus*, il semble que les phéromones sexuelles peuvent aussi agir comme des phéromones d'agrégation (Tóth, 2013; Tóth *et al.*, 2015).

Les phéromones sexuelles ont été identifiées pour de nombreuses espèces de taupins, surtout d'*Agriotes*, en Europe (tableau 2) dont beaucoup d'esters de géranyle ou farnésyle (Borg-Karlson *et al.*, 1988; Witzgall *et al.*, 2010; Tóth, 2013). L'octanoate de géranyle est un des composés principaux des phéromones de taupins (Witzgall *et al.*, 2010).

Tableau 2: Composition principale des phéromones identifiées chez les espèces de taupins du genre *Agriotes* importantes en Europe, adapté de Tóth, 2013.

| Espèce | Composés | Références |
|---------------------------|--------------------------|-------------------------------|
| <i>A. brevis</i> | Geranyl butanoate | Tóth <i>et al.</i> , 2002 |
| | (E,E)-farnesyl butanoate | |
| <i>A. lineatus</i> | (E,E)-farnesyl acetate | Yatsynin <i>et al.</i> , 1980 |
| | Geranyl butanoate | Yatsynin <i>et al.</i> , 1991 |
| | | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |
| | Geranyl octanoate | Yatsynin <i>et al.</i> , 1991 |
| | | Siirde <i>et al.</i> , 1993 |
| Tóth <i>et al.</i> , 2003 | | |
| <i>A. litigiosus</i> | Geranyl isovalerate | Yatsynin <i>et al.</i> , 1980 |
| | | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |
| <i>A. obscurus</i> | Geranyl hexanoate | Siirde <i>et al.</i> , 1993 |
| | | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |
| | Geranyl octanoate | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |
| <i>A. sordidus</i> | Geranyl hexanoate | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |
| | (E,E)-farnesyl hexanoate | |
| <i>A. sputator</i> | Geranyl butanoate | Yatsynin <i>et al.</i> , 1986 |
| | | Siirde <i>et al.</i> , 1993 |
| | | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |
| <i>A. ustulatus</i> | (E,E)-farnesyl acetate | Tóth <i>et al.</i> , 2003 |

Les différentes espèces d'*Agriotes* ont des réponses différentes aux pièges à phéromones (Hicks and Blackshaw, 2008) et la réponse du taupin varie selon la structure de la phéromone, selon les groupements acyle et allylique. Une phéromone sexuelle attractive pour une espèce peut être répulsive pour une autre espèce (Siirde *et al.*, 1993), dû à un des composés du mélange (Tóth *et al.*, 2008). Un composé peut attirer plusieurs espèces comme l'hexanoate de géranyle qui attire *A. sordidus* et *A. rufipalis* Brullé (M. Tóth, L. Furlan, *et al.*, 2002). Le butanoate de géranyle et le (E,E)-butanoate de farnésyle sont les composés majeurs des phéromones sexuelles d'*A. brevis*. Sur le champ, des pièges contenant ces molécules ont capturé seulement *A. brevis* alors que le butanoate de géranyle est également le composé principal des phéromones d'*A. sputator*, suggérant que le (E,E)-butanoate de farnésyle permet l'isolation reproductive (Tóth *et al.*, 2002). D'autre part, une phéromone sexuelle peut attirer d'autres espèces que l'espèce cible, de façon différente selon la localisation géographique (Tóth *et al.*, 2003, 2008; Furlan and Tóth, 2007; Burghause and Schmitt, 2011), montrant l'existence de dialectes géographiques de phéromones (Kudryavtsev *et al.*, 1993; Siirde *et al.*, 1993; Yatsynin *et al.*, 1996).

Les glandes phéromonales de certaines espèces contiennent jusqu'à 24 substances différentes (Yatsynin *et al.*, 1996). La composition d'extrait de glande phéromonale ne suit pas toujours les mêmes proportions que la collection de molécules volatiles pour *A. lineatus* et *A. proximus* (Vuts *et al.*, 2012), le ratio optimal des composés dans un appât à phéromones différant encore des deux extraits précédents (Tóth *et al.*, 2008). L'analyse de

phéromones par collection de volatiles pourrait permettre d'obtenir des résultats plus exacts que via les analyses d'extraits de glandes phéromonales réalisées par le passé (Tóth, 2013).

De nombreuses phéromones peuvent être synthétisées chimiquement (Tóth *et al.*, 2003; Tóth, 2013; Reddy and Tangtrakulwanich, 2014), ce qui facilite leur utilisation dans une méthode de lutte ou de surveillance. Les phéromones sexuelles peuvent être utilisées afin de réduire l'oviposition des femelles par piégeage de masse des adultes mâles ou pour causer la confusion sexuelle. Ces méthodes ont cependant souvent un coût élevé. Les pièges à phéromones sexuelles, très efficaces comme appâts, sont aussi utiles pour la surveillance (Tóth *et al.*, 2003; Tóth, 2013; Vernon and van Herk, 2013b; Reddy and Tangtrakulwanich, 2014). Il est également possible de déterminer la distribution d'espèces d'*Agriotes* avec des phéromones sexuelles synthétiques (Kudryavtsev *et al.*, 1993).

Des pièges à appâts contenant des phéromones sexuelles ont été optimisés pour différentes espèces d'*Agriotes* et sont utilisées pour la surveillance des larves de taupins (Tóth *et al.*, 2003) : butanoate de géranyle et (E,E)-butanoate de farnésyle pour *Agriotes brevis* (Tóth *et al.*, 2003), hexanoate de géranyle pour *Agriotes sordidus* et *A. rufipalpis* (Tóth *et al.*, 2003), octanoate de géranyle et butanoate de géranyle pour *Agriotes lineatus* (Tóth *et al.*, 2003), isovalérate de géranyle pour *Agriotes litigiosus* (Kamm *et al.*, 1983), hexanoate de géranyle et octanoate de géranyle pour *Agriotes obscurus* (Borg-Karlson *et al.*, 1988; Kudryavtsev *et al.*, 1993), butanoate de géranyle pour *Agriotes sputator* (Yatsynin *et al.*, 1996), (E,E)-acétate de farnésyle pour *Agriotes ustulatus* (Kudryavtsev *et al.*, 1993), acide pentanoïque pour *Limonius californicus* (Lilly and McGinnis, 1968) et acide hexanoïque pour *Limonius canus* (Butler *et al.*, 1975).

Des produits attractifs à base de phéromones a été mis sur le marché comme le Pherodis AGXX par Koppert Biological Systems (Koppert, 2013). Des capsules de phéromones contre *A. sputator*, *A. lineatus* et *A. obscurus* sont également commercialisées par Décamp'Radical (Décamp'Radical, 2019a). Elles sont utilisables associée à un piège à phéromones (Décamp'Radical, 2019b).

c) Méthode « attract-and-kill »

La méthode attract-and-kill peut associer des micro-organismes entomopathogènes à des sémiochimiques attractifs. Cette approche semble prometteuse pour contrôler les larves de taupins (Brandl *et al.*, 2017; la Forgia and Verheggen, 2019). Un système attract-and-kill a été mis au point en associant des conidies de *Metarhizium brunneum* (Metschnikoff) Sorokin et *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex Hansen, avec de la levure de boulangerie agissant comme une source de CO₂ pour attirer les larves d'*Agriotes* spp. Eschscholtz. Les deux composés sont encapsulés dans des billes d'alginate séparément et le mélange des deux types de billes est ensuite appliqué. L'application de ces billes se fait entre les lignes à la

plantation et entraîne une réduction des dégâts aux tubercules de 37-75%. Cette approche combinée améliore l'efficacité de *M. brunneum* de 35% (Brandl *et al.*, 2017).

Une stratégie attract-and-kill a été mise en place en champ de pomme de terre avec des rangs de blé intercalés dont les semences ont été traitées au fipronil et/ou thiaméthoxame. Cette méthode permet de réduire la population de larves de taupins de 89 à 100% et présente une efficacité comparable à une application dans les lignes de granulés Thimet 15G (Vernon *et al.*, 2016). Une autre stratégie attract-and-kill pour les taupins adultes *A. obscurus* a été réalisée avec grain de riz contenant des conidies de *Metarhizium brunneum* LRC112 et des granules de phéromones sexuelles (geranyl hexanoate et geranyl octanoate). Cela a réduit la recapture des adultes de plus de 80% par rapport à *M. brunneum* seul (Kabaluk *et al.*, 2015).

3. Objectifs et hypothèses

Ce travail a pour but d'étudier les interactions maïs-taupins avec pour finalité le développement de nouvelles méthodes de lutte biologique contre les larves de taupins. Il est subdivisé en deux parties explorant deux voies de recherche :

- **Partie 1** : Induction des racines de plantes de maïs par des larves de taupins.
 - **Objectif 1** : Déterminer l'attraction des larves de taupins envers une plante induite par d'autres larves de taupins via un comportement d'agrégation.
 - **Hypothèse 1** : Les larves de taupins sont attirées par des racines de maïs attaquées par d'autres larves de taupins.
 - **Objectif 2** : Déterminer le profil de composés organiques volatils (COVs) de racines de maïs mangées par les larves de taupins.
 - **Hypothèse 2** : Les racines de maïs infestées par les larves de taupins émettent des COVs différents des COVs émis par les racines saines.
- **Partie 2** : Préférences des larves de taupins entre deux variétés de maïs (nommées A et C) ayant des profils de COVs racinaires différents. Sur le terrain, la variété C est plus sensible aux larves de taupins que la variété A (La Forgia *et al.*, 2019).
 - **Objectif 3** : Identifier la variété de maïs la plus attractive pour les larves de taupins, en conditions contrôlées de laboratoire, et aux stades une, deux et trois feuilles.
 - **Hypothèse 3** : Les larves de taupins sont plus attirées par les racines de la variété C que par les racines de la variété A, et ce aux différents stades de développement de la plantule.
 - **Objectif 4** : Quantifier les dégâts dus aux larves de taupins sur les deux variétés de maïs.
 - **Hypothèse 4** : Les dégâts de morsures occasionnés par les larves de taupin sont plus importants sur la variété C que sur la variété A.

4. Matériels et méthodes

4.1. Élevage des taupins et culture du maïs

Les larves de taupins ont été collectées sur le terrain. Le tableau 3 liste les sites de collecte.

Tableau 3: Liste des provenances des différentes espèces de taupins utilisées au laboratoire.

| Espèce | Origine | Pays | Date de récolte |
|-----------------------------------|----------------------|-----------|------------------------|
| Majorité <i>Agriotes obscurus</i> | Ilvo (Herent) | Belgique | Mai 2018 |
| Majorité <i>A. obscurus</i> | Inagro (Roesselaere) | Belgique | 28 juin 2019 |
| <i>A. obscurus</i> | Julius Kühn-Institut | Allemagne | Élevage en laboratoire |
| <i>A. obscurus</i> | Agroscope | Suisse | Janvier 2018 et 2019 |
| <i>A. sputator</i> | Agroscope | Suisse | Janvier 2018 et 2019 |
| <i>A. sordidus</i> | Arvalis | France | 28 juin 2019 |

Il s'agit d'un élevage de maintenance de larves de taupins du genre *Agriotes* (La Forgia and Verheggen, 2017). Il n'y a donc pas de reproduction réalisée au laboratoire. Les larves d'Herent et de Roesselaere ont été prélevées directement sur le terrain, d'où le fait de la possibilité qu'il s'agisse d'un mélange d'espèces du genre *Agriotes*.

Les taupins sont maintenus dans des boîtes individuelles (80ml) (figure 3) afin d'éviter le cannibalisme (Edwards and Evans, 1949; Rabb, 1963; Furlan, 1998). Ces boîtes contiennent un mélange de 50% de terreau et 50% de vermiculite légèrement humidifiée (16,5%) et cinq à sept graines (mélange de 50% de froment d'hiver, *Triticum aestivum*, et 50% d'escourgeon, *Hordeum vulgare*, obtenus à la ferme expérimentale de la faculté de Gembloux Agro-Bio Tech). Ces graines ont été préalablement trempées dans l'eau puis recouvertes de terreau pour que les boîtes soient remplies environ aux $\frac{3}{4}$. Après une semaine, quand les graines ont germé, une larve unique est mise par boîte.

Les boîtes sont gardées dans le laboratoire à température ambiante (21-22°C) à l'obscurité. Le contenu des boîtes est changé une fois par mois, quand les plantes commencent à flétrir. Les boîtes vides sont lavées à l'eau et séchées entre chaque utilisation.



Figure 3: Boîte d'élevage d'une larve de taupin

Pour toutes les expérimentations, seules des larves de 1,5 à 2cm de longueur qui ne sont pas en pré-mue (observable lorsque les lignes blanches latérales s'élargissent), ni en post-mue (les larves sont blanches) ont été utilisées. Effectivement, les larves proches de la mue ne sont pas dans une phase d'alimentation active et pourraient ne pas effectuer de choix lors des essais comportementaux (Evans and Gough, 1941; Furlan, 1998, 2004).

La plantation du maïs est réalisée en semant une graine par pot. Les pots sont placés dans une serre (température 25°C, photopériode naturelle) avec un arrosage quotidien (figure 4).

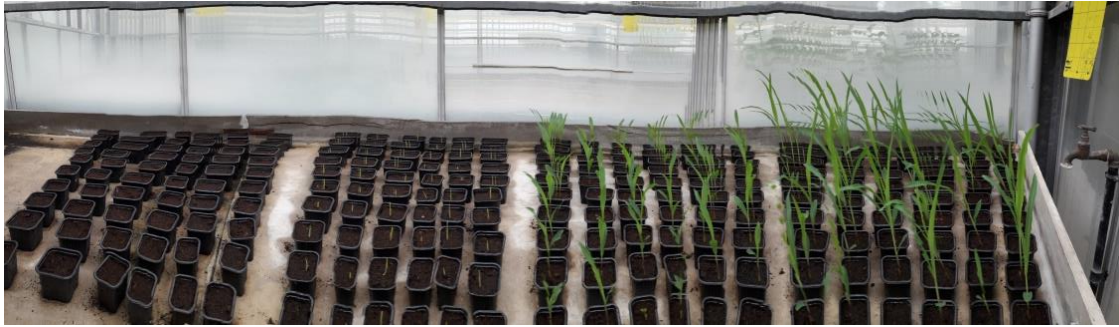


Figure 4: Culture du maïs en serre

4.2. Induction des racines de maïs par des larves de taupins

Afin d'étudier l'induction des racines de maïs par des larves de taupins, les plantes sont préparées de la façon suivante pour les expérimentations de cette première partie du travail.

Le maïs (variété hybride Delprim, Delley Semence et Plantes SA, n° lot : 12. 10349, Suisse) est planté dans des petits pots (Nature, 6x7x7cm, Horta Gembloux). Au stade trois feuilles du maïs (BBCH 13) (Meier, 2001), après deux semaines de croissance dans la serre, les plantes sont ramenées au laboratoire et quatre larves (*Agriotes* spp.) sont mises sur le terreau de chaque plante. Pour les premiers essais comportementaux, les plants infestés de larves ont été couverts d'aluminium afin de garder les larves dans les pots. Par la suite, tous les pots ont été recouverts d'aluminium afin d'éviter un éventuel biais dû à la différence d'humidité du terreau. Les larves peuvent donc se nourrir des racines de maïs pendant une semaine. Pour les plantes avec des dégâts mécaniques, ceux-ci sont infligés à l'aide d'une brosse en acier (KRT561005, Kreator, Hubo) en effectuant quatre coups sur l'entièreté de la longueur des racines, la veille des essais comportementaux. À cet effet, les plantes sont retirées du pot puis remises dedans jusqu'au lendemain.

4.2.1. Essais comportementaux

Cette première expérience permet de tester si les larves de taupins se nourrissant sur les racines d'une plante de maïs pourraient attirer une nouvelle larve de taupin et si un comportement d'agrégation existe chez les larves de taupins.

Différents tests de choix ont été menés en olfactométrie (figure 5) :

- | | | |
|--|---------------|--------------------------------------|
| 1) Plante infestée de larves | <i>versus</i> | plante saine |
| 2) Plante infestée mais larves retirées | <i>versus</i> | plante saine |
| 3) Larves nourries sur maïs dans terreau | <i>versus</i> | terreau |
| 4) Plante infestée avec larves | <i>versus</i> | plante infestée mais larves retirées |
| 5) Plante avec dégâts mécaniques | <i>versus</i> | plante saine |

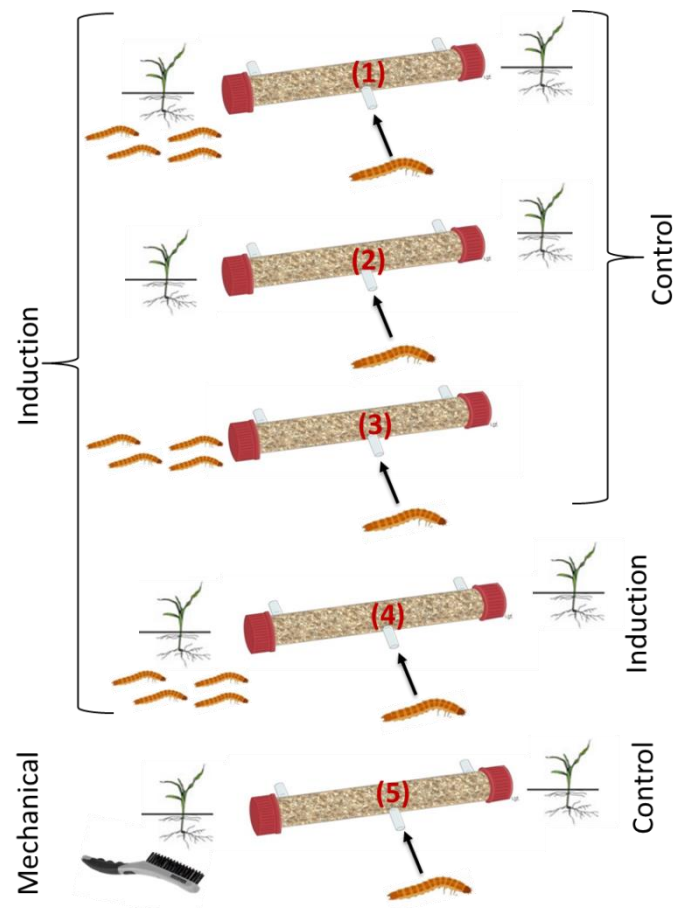


Figure 5: Schéma de synthèse des différents tests comportementaux menés en olfactomètres (larves et olfactomètres : (Levicek, no date), maïs : (Syngenta, 2015), brosse : (Hubo, 2019))

Pour chaque modalité, nous avons répliqué l'expérience autant de fois que nécessaire pour obtenir 50 larves ayant réalisé un choix. Pour cette expérience, une majorité d'*A. obscurus* est utilisée en mélangeant les populations d'Herent, d'Inagro, d'Allemagne et de Suisse.

Quatre jours avant de réaliser les essais comportementaux, les larves sont mises à jeuner dans des boîtes contenant un mélange de terreau et vermiculite légèrement humidifié

(Thorpe *et al.*, 1946). Pour réaliser les tests de choix, on extrait du substrat la plante entière avec ses racines. L'expérience est réalisée dans des olfactomètres en verre (diamètre interne : 3,6 cm, longueur : 32cm) contenant 15g de vermiculite (La Forgia *et al.*, 2019) (figure 6). Le surplus de terreau est enlevé délicatement des racines, les plantes et/ou les larves sont placées dans les grandes entrées latérales, les petites étant bouchées avec du parafilm et des filets séparent les plantes et/ou larves de la larve de taupin testée et placée au centre. Après une heure de temporisation (pour que les odeurs puissent diffuser), une larve de taupin est déposée dans l'ouverture centrale des olfactomètres et celle-ci est directement refermée avec du parafilm. Ensuite, les olfactomètres sont recouverts d'une couverture épaisse afin d'être à l'obscurité. Les essais comportementaux sont réalisés par séries de vingt. Ils sont disposés de manière aléatoire et les essais débutent tous en même temps. Le côté choisi par la larve est relevé après 1h30 : on considère qu'un choix est effectué si la larve se trouve au-delà de 6 cm à partir du centre, sinon il s'agit d'un choix nul.



Figure 6: Olfactomètre avec plante induite avec larves (gauche) versus plante saine (droite)

4.2.2. Prélèvements d'odeurs

Cette deuxième expérience permet de caractériser le profil en composés organiques volatiles émis par les racines de maïs attaquées par des larves de taupins de l'espèce *A. obscurus* provenant des populations d'Allemagne et de Suisse.

Les odeurs ont été analysées à partir des mêmes modalités que l'expérience précédente (à l'exception de la plante avec dégâts mécaniques), huit répétitions étant réalisées par modalité :

- 1) Racines de plante saine ;
- 2) Racines de plante infestée, sans larves ;
- 3) Racines de plante infestée, avec larves ;
- 4) Larves nourries sur maïs ;
- 5) Contrôle (terreau).

Le protocole suivi pour l'échantillonnage des composés volatils racinaires et larvaires se base en partie sur la méthode décrite par Kihika *et al.*, 2017. Avant chaque prélèvement d'odeurs, les cuves en verre (quatre litres) sont trempées une nuit dans des bains d'Extran[®] MA 01 puis rincées à l'eau et à l'eau déminéralisée. Enfin, elles sont séchées à l'étuve à 70°C pendant 3h. Les sondes de prélèvements d'odeurs sont lavées à l'eau puis rincées à l'eau déminéralisée, et chauffées pendant 3h à l'étuve à 70°C. Le terreau est autoclavé (2h, 300°C) afin d'éviter la profusion de micro-organismes.

Les cuves en verre sont remplies de terreau autoclavé (27cm de hauteur, volume de 3dm³, 1kg) et les plantes et larves de taupins sont laissées dans ces cuves pendant 24 heures à la lumière naturelle pour permettre la diffusion et la mise à l'équilibre des COVs dans le substrat. Les COVs sont ensuite collectés pendant 24h (figure 7) sur une cartouche de thermodésorption Tenax (8,9 cm de long et 0,64 cm de diamètre, Markes International, C1-AAXX-5003, Stainless steel conditioned tubes, Tenax TA, (35/60 Mesh), Royaume-Uni) conditionnée au préalable sous un flux d'azote de 50 ml/min pendant 12h à 310°C (TC-20, Markes International, Royaume Uni). Chaque cartouche est disposée dans une sonde pédologique en acier (28 cm de longueur, TDTs 29, Markes International, Royaume Uni) perforée sur toute sa longueur mais dont la moitié inférieure est recouverte d'aluminium afin de cibler la zone des racines (jusqu'à 15 cm de profondeur). Cette sonde est insérée dans le terreau.

L'air du sol est aspiré dans la cartouche via un tube en PTFE relié à une pompe à vide qui extrait l'air à un débit de 170 ml/min (droit à 10% d'erreur) pendant 24 heures. Du charbon actif (0,5 cm d'épaisseur, 10g par cuve, chauffé auparavant pendant 4h à 70°C) est utilisé pour couvrir le terreau afin d'éviter que les molécules volatiles de l'air environnant diffusent dans le terreau dû à l'aspiration de la sonde.

Après le prélèvement, une pesée de la matière sèche des racines est réalisée, après passage à l'étuve à 50°C pendant 15h. Les tubes de prélèvement sont ensuite scellés et stockés à 4°C avant injection.



Figure 7: Dispositif de prélèvements d'odeurs des racines de maïs infestées par des larves de taupins

L'analyse des COVs racinaires et larvaires est ensuite effectuée par chromatographie en phase gazeuse, couplée à la spectrométrie de masse (QP2020 NX, Serial No 0217456, Shimadzu Corp. 50052, Kyoto, Japon). Le standard interne utilisé à des fins de quantification

est le butylbenzene (42.5ng ajouté dans chaque tube) (numéro CAS: 104-51-8, 99%, Sigma Aldrich).

Une cartouche contenant une série de n-alcanes (C7-C30) est injectée en même temps que les échantillons afin d'effectuer le calcul des indices de rétention.

La désorption thermique (TD-30R, Shimadzu, Kyoto, Japon) des cartouches se fait à 280°C pendant 8 min (60mL/min). Les composés thermodésorbés sont ensuite piégés dans un piège refroidi par effet Peltier à -30°C. Enfin, l'injection en tête de colonne est réalisée en chauffant le piège à 280°C. Les composés sont ensuite séparés sur une colonne chromatographique DB5-ms (L=30m, d=0.25mm, e=0.25µm). Le gaz porteur est l'hélium (pression=45,1kPa, flux dans la colonne : 0,94 ml/min, flux total : 3,8 ml/min). Un split ratio de 3 est effectué au niveau du thermo désorbeur. La purge est ensuite réinjectée sur la cartouche afin de permettre une seconde injection. Le programme de température est le suivant : il débute à 40°C pendant 5 minutes, puis la température est augmentée de 5°C/min jusque 250°C puis de 20°C/min jusque 300°C et enfin maintenue à 300°C pendant 5 min. Une tentative d'identification des COVs est réalisée à l'aide du logiciel « Shimadzu Postrun » en comparant le spectre de masse du pic avec les bibliothèques spectrales NIST17-1, NIST17-2 et FFNSC 3 avec un minimum de 80% de similarité. Cette identification est complétée ensuite en calculant les indices de rétention. Un standard de 2-pentyl-furan (numéro CAS: 3777-69-3, 98%, Sigma Aldrich) a été injecté afin de confirmer l'identification de cette molécule. L'alignement est effectué à l'aide du programme GCaligner (Dellicour and Lecocq, 2013), en éliminant les molécules présentes dans les contrôles pour chaque répétition. Une semi-quantification des molécules est réalisée grâce au standard interne.

4.3. Préférences entre deux variétés de maïs

Les deux variétés (nommées A et C) nous ont été fournies par Arvalis (France) et des expériences sur le terrain et en laboratoire ont eu lieu auparavant (Annexe 2), indiquant une différence des dégâts dus aux larves de taupins sur le terrain et un profil odorant différent au stade trois feuilles (La Forgia *et al.*, 2019). Le but ici est de confirmer au laboratoire ce qui est observé sur le terrain. Pour toutes les expériences concernant les variétés d'Arvalis, les larves *A. sordidus* provenant d'Arvalis ont été utilisées afin d'être consistant par rapport aux observations réalisées sur le terrain.

Les variétés A et C sont plantées dans des grands pots (Nature, 9,5x9x9cm). La croissance a lieu pendant une semaine jusqu'au stade une feuille (BBCH 11), dix jours pour atteindre le stade deux feuilles (BBCH 12) et deux semaines jusqu'au stade trois feuilles (BBCH 13).

4.3.1. Essais comportementaux

Sur le terrain, les dégâts dus aux larves de taupins ont surtout été observés sur les stades plus jeunes des plantes de maïs. Il a donc été décidé de réaliser les essais comportementaux sur les stades une, deux et trois feuilles.

Trois jours avant de réaliser les essais comportementaux, les larves de taupins sont mises à jeuner dans des boîtes contenant un mélange de terreau et vermiculite humidifié. Les olfactomètres utilisés sont les mêmes que ceux décrits dans les essais comportementaux de la première partie du travail. Les racines des plantes de maïs des variétés A et C sont insérées de chaque côté (figure 8). Avant d'introduire une larve au centre des olfactomètres, nous avons attendu une heure pour permettre la diffusion des odeurs dans le substrat de vermiculite. Ensuite, on laisse deux heures à la larve pour se déplacer dans l'olfactomètre (placé à l'obscurité). Sans compter les non choix (larves n'ayant pas quitté la zone centrale de l'olfactomètre), 82 répétitions ont été réalisées au stade une feuille, 88 au stade deux feuilles et 103 au stade trois feuilles.

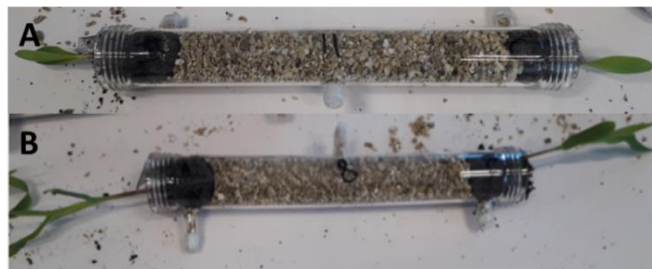


Figure 8: Olfactomètres avec variétés A (gauche) versus C (droite) au stade une feuille (A) et deux feuilles (B)

4.3.2. Quantification des dégâts

Une tentative de quantification des dégâts infligés par les larves de taupins sur les deux variétés A et C a été effectuée au laboratoire.

Au stade trois feuilles, les plantes ont été ramenées au laboratoire où sept larves de taupins ont été mises par plante. Les pots sont tous refermés avec de l'aluminium. Pour chaque variété, quinze répétitions ont été réalisées pour le témoin (plante saine) et la plante infestée de larves. Pendant deux semaines, les éventuels symptômes observables sur les feuilles (feuilles séchées, état général de la plante) ont été relevés trois fois par semaine, afin de noter la rapidité de l'apparition des symptômes foliaires.

Après deux semaines, on extrait la plante de son substrat. Les racines sont séparées des feuilles en coupant au niveau du collet et sont lavées à l'eau, puis séchées avec du papier. Le poids frais des racines est mesuré puis elles sont disposées dans des enveloppes en papier et mises à l'étuve (50°C) pendant douze heures. Enfin, le poids sec des racines est mesuré à l'aide d'une balance analytique.

4.4. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel R (version 3.6.0).

- Pour les essais comportementaux, un test d'ajustement χ^2 goodness-of-fit est effectué avec comme hypothèse nulle l'absence de choix.
- Pour les prélèvements d'odeurs, les différences entre profils odorants ont été mises en évidence à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (ACP). Ensuite, pour chaque molécule séparément, la normalité des populations a été vérifiée avec un test de Shapiro-Wilk et l'homoscédasticité a été vérifiée avec un test de Bartlett. Les conditions d'application n'étant pas respectées, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a permis de quantifier les différences entre les modalités pour chaque molécule. Si une différence significative est observée entre les modalités, celles-ci sont alors comparées deux à deux grâce à un test pairwise de Wilcoxon.
- Pour la quantification des dégâts, la variété A étant légèrement plus développée que la variété C, il a été choisi d'analyser séparément les deux variétés. L'apparition des symptômes est visualisée avec des courbes de survie et les différences entre les courbes sont caractérisées par un test de log-rank.
- Enfin, les poids frais et secs des racines sont représentés par des boxplots. Une analyse de la variance (ANOVA) à un facteur est faite lorsque les conditions d'application sont respectées. Dans le cas contraire, un test de Kruskal-Wallis est appliqué.

5. Résultats

5.1. Induction des racines de maïs par des larves de taupins

5.1.1. Essais comportementaux

Les deux essais (figure 9) ont d'abord été réalisés en mettant une feuille d'aluminium sur les pots contenant les plantes infestées de larves, pour les empêcher de quitter le pot. Aucune feuille d'aluminium n'a été placée sur les pots contenant des plantes non infestées.

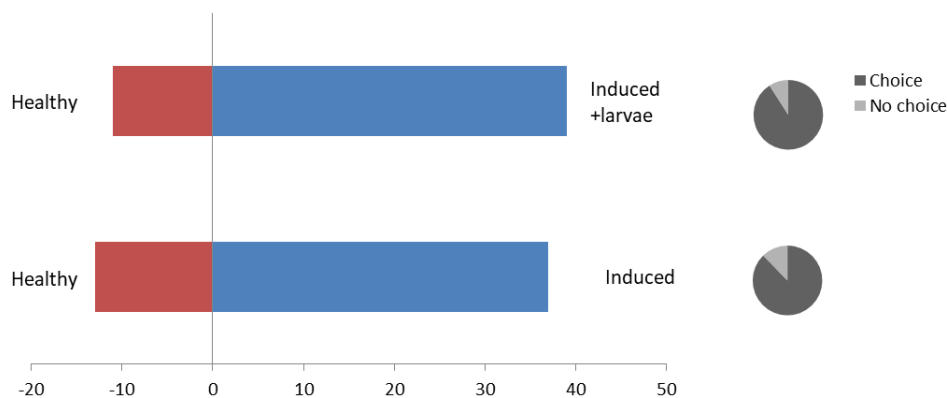


Figure 9: Résultats des tests de choix avec 1) plante saine vs. plante infestée de larves et 2) plante saine vs. plante infestée mais dont les larves ont été retirées

Ces résultats montrent que les larves s'orientent préférentiellement vers une plante infestée avec larves plutôt que vers une plante saine (91% de choix ; $\chi^2 = 15.68$; $p = 0.00008$; $n = 50$).

Elles préfèrent également une plante infestée à une plante saine (88% de choix ; $\chi^2 = 11.52$; $p = 0.00069$; $n = 50$).

Ces deux modalités ont été répliquées (figure 10), en mettant de l'aluminium sur les pots de toutes les plantes pendant la période d'infestation. Les autres modalités ont été réalisées suivant le même protocole.

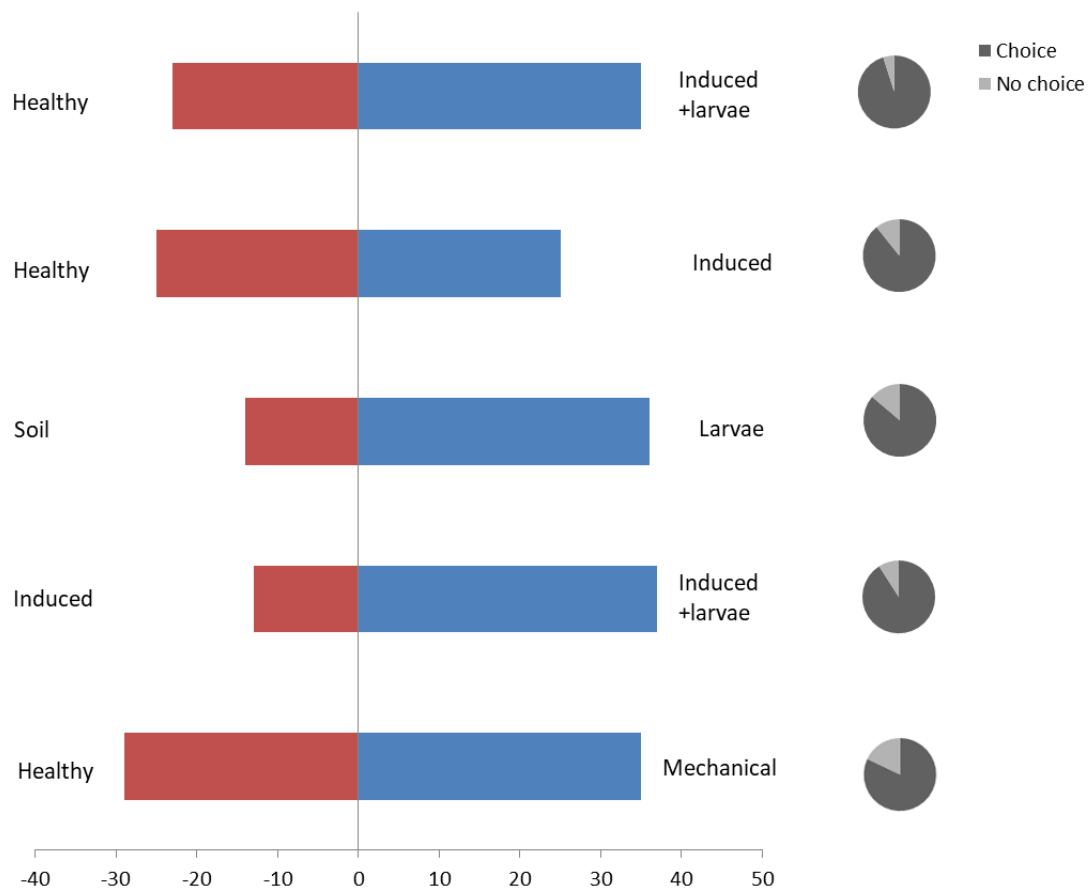


Figure 10: Résultats des tests de choix avec 1) plante saine vs. plante induite avec larves; 2) plante saine versus plante induite; 3) terreau vs. larves; 4) plante induite vs. plante induite avec larves; 5) plante saine vs. plante avec dégâts mécaniques

Ces essais suggèrent que les larves de taupins préféreraient s'orienter vers une plante induite avec larves plutôt que vers une plante saine, mais malheureusement cette conclusion n'est pas supportée statistiquement (95% de choix ; $\chi^2 = 2.483$; $p = 0.1151$; $n = 58$). Les larves ne montrent pas de préférence entre une plante induite sans larves et une plante saine (89% de choix ; $\chi^2 = 0$; $p = 1$; $n = 50$). Les larves s'orientent préférentiellement vers d'autres larves plutôt que vers le contrôle (86% de choix ; $\chi^2 = 9.68$; $p = 0.00186$; $n = 50$). Cette attraction envers les larves est également observée lorsque les larves montrent une préférence significative vers une plante induite avec larves par rapport à une plante induite sans larves (91% de choix ; $\chi^2 = 11.52$; $p = 0.00069$; $n = 50$). Enfin, aucune préférence significative des larves n'est observée entre une plante saine et une plante dont les racines ont subi des dégâts mécaniques (82% de choix ; $\chi^2 = 0.562$; $p\text{-value} = 0.45325$; $n = 64$).

5.1.2. Prélèvements d'odeurs

Des profils d'odeurs ont été obtenus à partir des différents échantillons en intégrant les pics de chaque composé dans les chromatogrammes. Les molécules sélectionnées (figure 11) sont présentes dans au minimum 50% des répétitions pour une modalité. Une semi-

quantification a permis de convertir les aires sous les pics en ng. Celles-ci ont été ramenées par heure de prélèvement pour toutes les modalités (figure 6).

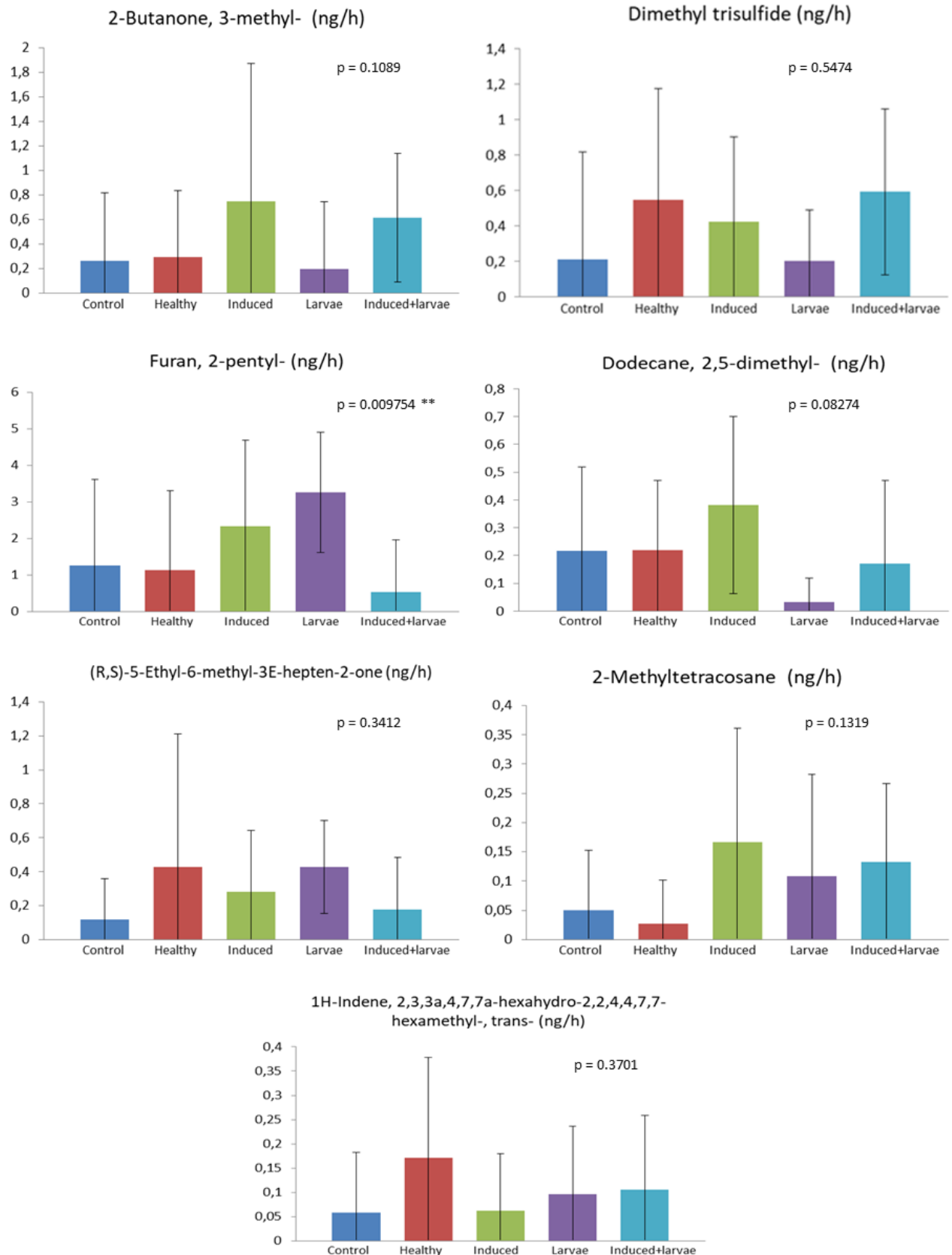


Figure 11: Quantités des molécules émises dans les différentes modalités (ng/h)

Les grands écarts-types sur ces graphes mettent en évidence la grande variabilité entre les échantillons. Le 2-pentyl-furan est présent en plus grande quantité que les autres molécules et est plus élevé chez les larves et les plantes induite.

Ces quantités ont été rapportées par gramme de matière sèche de racines pour les modalités plante saine, plante induite et plante induite avec larves et par larve pour la modalité larves (tableau 4).

Tableau 4: quantités des molécules dans les différentes modalités (ng/h*g MS de racines ou larve)

| Molécules | Healthy (ng/h*g MS) | Induced (ng/h*g MS) | Larvae (ng/h*larve) | Induced+larvae (ng/h*g MS) |
|--|------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------------|
| 2-Butanone, 3-methyl- | 1,52±2,82 | 6,67±13,79 | <LOQ | 6,32±7,61 |
| Dimethyl trisulfide | 3,34±3,94 | 3,43±3,77 | 0,05±0,07 | 4,25±3,31 |
| Furan, 2-pentyl- | <LOQ | 6,78±13,02 | 0,60±0,47 | <LOQ |
| Dodecane, 2,5-dimethyl- | 0,97±1,37 | 1,88±2,06 | 0,01±0,02 | <LOQ |
| (R,S)-5-Ethyl-6-methyl-3E-hepten-2-one | 2,48±5,05 | 0,73±1,93 | 0,07±0,08 | 2,58±6,82 |
| 2-Methyltetracosane | <LOQ | 0,73±1,36 | 0,01±0,03 | 1,92±3,83 |
| 1H-Indene, 2,3,3a,4,7,7a-hexahydro-2,2,4,4,7,7-hexamethyl-, trans- | 0,78±1,07 | 0,14±0,37 | 0,01±0,02 | 1,11±2,00 |

Les figures 12 et 13 montrent les résultats de l'ACP réalisée sur les profils d'odeurs obtenus à partir des différentes modalités, en intégrant les pics de chaque composé (aires) et en ayant enlevés les contrôles.

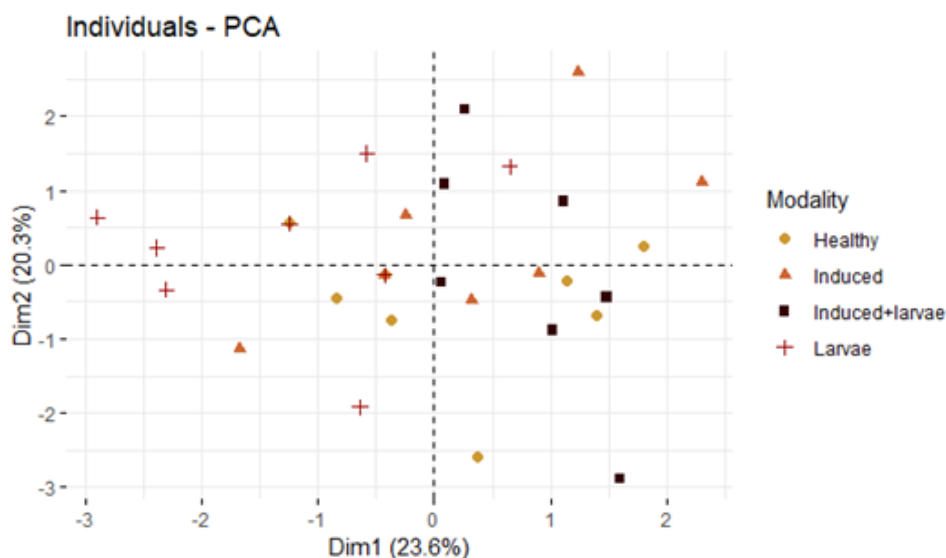


Figure 12: Analyse en composantes principales pour les différentes modalités dans le premier plan factoriel

L'ACP (figure 12) ne permet pas de voir une distinction évidente entre les profils de COVs des différentes modalités. Les dimensions 1 et 2 n'expliquent cependant que 43,9% de la variabilité du jeu de données.

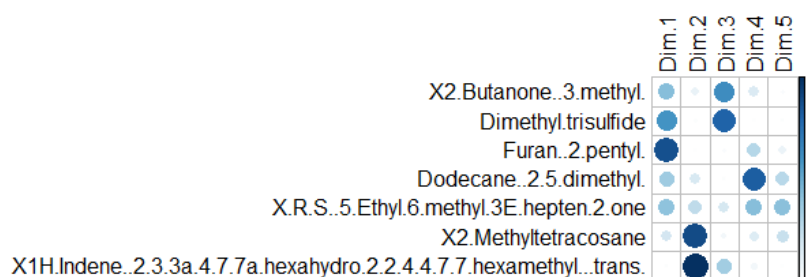


Figure 13: Contribution des molécules aux dimensions

La figure 13 permet d'apprécier la qualité de la représentation des molécules dans les différentes dimensions : le Furan, 2-pentyl- est bien expliqué par la dimension 1 ; la dimension 2 représente principalement les variations de 2-Methyltetracosane et 1H-Indene, 2,3,3a,4,7,7a-hexahydro-2,2,4,4,7,7-hexamethyl-, trans- ; le Dimethyl trisulfide et le 2-Butanone, 3-methyl- sont le mieux représentés par la dimension 3 mais également par la dimension 1 ; la dimension 4 représente surtout le Dodecane, 2,5-dimethyl- et les variations de (R,S)-5-Ethyl-6-methyl-3E-hepten-2-one sont expliquées en faibles proportions par toutes les dimensions.

Pour chacune de ces molécules, la normalité des populations et l'égalité des variances n'étant pas respectées, un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a permis de mettre en évidence qu'il existe des différences significatives de quantités de ces molécules entre les différentes modalités (tableau 5).

Tableau 5: P-valeurs pour les différences entre les modalités de chaque molécule

| Molécule | P-valeur |
|--|-------------|
| 2-Butanone, 3-methyl- | 0.1089 |
| Dimethyl trisulfide | 0.5474 |
| Furan, 2-pentyl- | 0.009754 ** |
| Dodecane, 2,5-dimethyl- | 0.08274 |
| (R,S)-5-Ethyl-6-methyl-3E-hepten-2-one | 0.3412 |
| 2-Methyltetracosane | 0.1319 |
| 1H-Indene, 2,3,3a,4,7,7a-hexahydro-2,2,4,4,7,7-hexamethyl-, trans- | 0.3701 |

Pour le 2-pentyl-furan, une différence hautement significative étant observée entre les modalités, celles-ci ont été comparées deux à deux avec un test pairwise de Wilcoxon (tableau 6).

Tableau 6: p-valeurs pour le 2-pentyl-furan entre les modalités, deux à deux

| P-valeurs | Healthy | Induced | Induced+larvae |
|----------------|---------|---------|----------------|
| Induced | 0.142 | - | - |
| Induced+larvae | 1.0000 | 0.173 | - |
| Larvae | 0.013 * | 0.167 | 0.019 * |

La quantité de 2-pentyl-furan émise par les larves de taupins est significativement supérieure à la quantité retrouvée dans les prélèvements de racines d'une plante saine ou d'une plante induite avec larves.

Suite à l'obtention de ces résultats, l'injection du standard de 2-pentyl-furan a permis de confirmer l'identification de ce composé avec un temps de rétention moyen de 14.559 dans le standard et de 14.644 dans les échantillons. La légère différence peut être attribuée à un shift dû au fait que l'injection n'a pas été réalisée simultanément.

5.2. Préférences entre deux variétés de maïs

5.2.1. Essais comportementaux

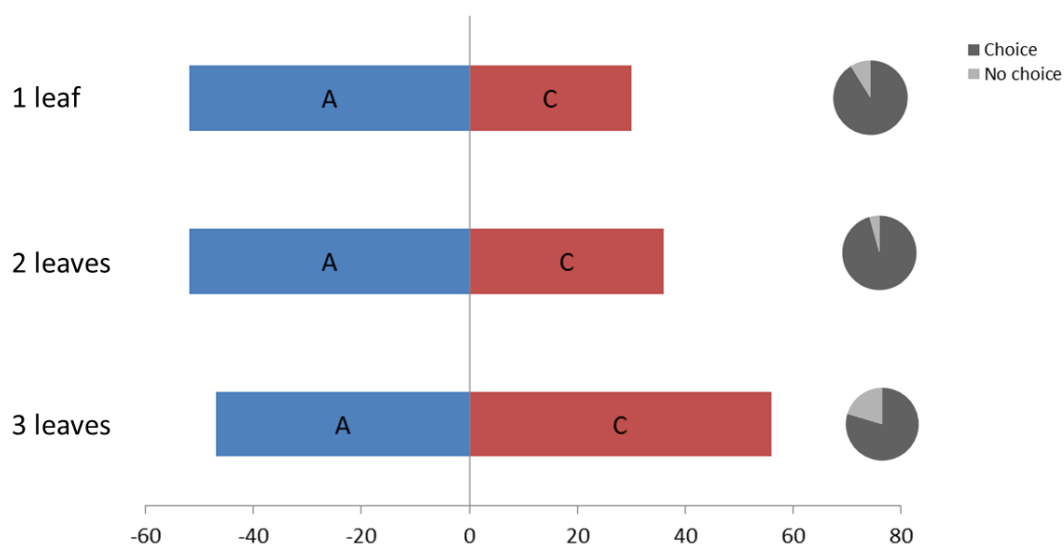


Figure 14: Olfactomètres variété A vs. C, aux stades une, deux et trois feuilles

Aux stades une et deux feuilles du maïs (figure 14), les taupins montrent une légère préférence envers la variété A. Celle-ci est significative au stade une feuille ($\chi^2 = 5.902$; $p = 0.01512$; $n = 82$; 91% de choix) mais pas au stade deux feuilles ($\chi^2 = 2.909$; $p = 0.08808$; $n = 88$; 96% de choix). Au stade trois feuilles, aucune préférence n'est observée ($\chi^2 = 0.786$; $p = 0.375$; $n = 103$; 80% de choix).

5.2.2. Quantification des dégâts

Des courbes de survie (figure 15) permettent de mettre en évidence la rapidité de l'apparition des symptômes sur les deux variétés, avec et sans larves de taupins. Les figures ci-dessous représentent l'évolution dans le temps de l'apparition de symptômes typiques

due to damage from wireworms. The symptoms represented below are the dried cotyledon and the tip of the first leaf dried and the first leaf dried.

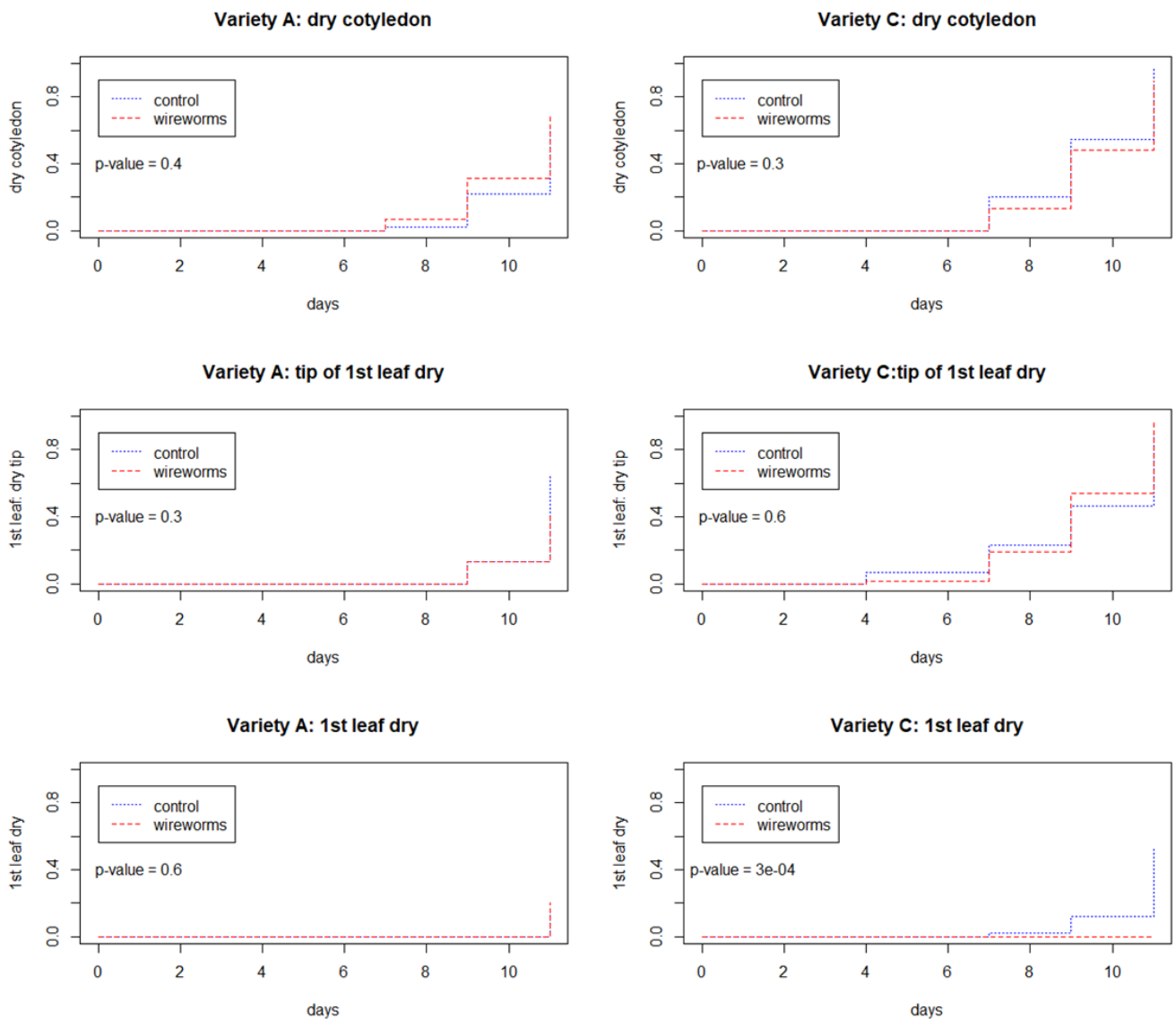


Figure 15: Apparition des symptômes sur les variétés A et C

Sur ces figures, on observe que les symptômes apparaissent en général plus rapidement sur la variété C. Cependant, ils sont présents tant sur les plantes saines que sur les plantes infestées de larves.

Concernant les poids frais et sec des racines (figure 16), il a été choisi d'analyser séparément les deux variétés, les plantes de la variété A étant légèrement plus développées que celles de la variété C.

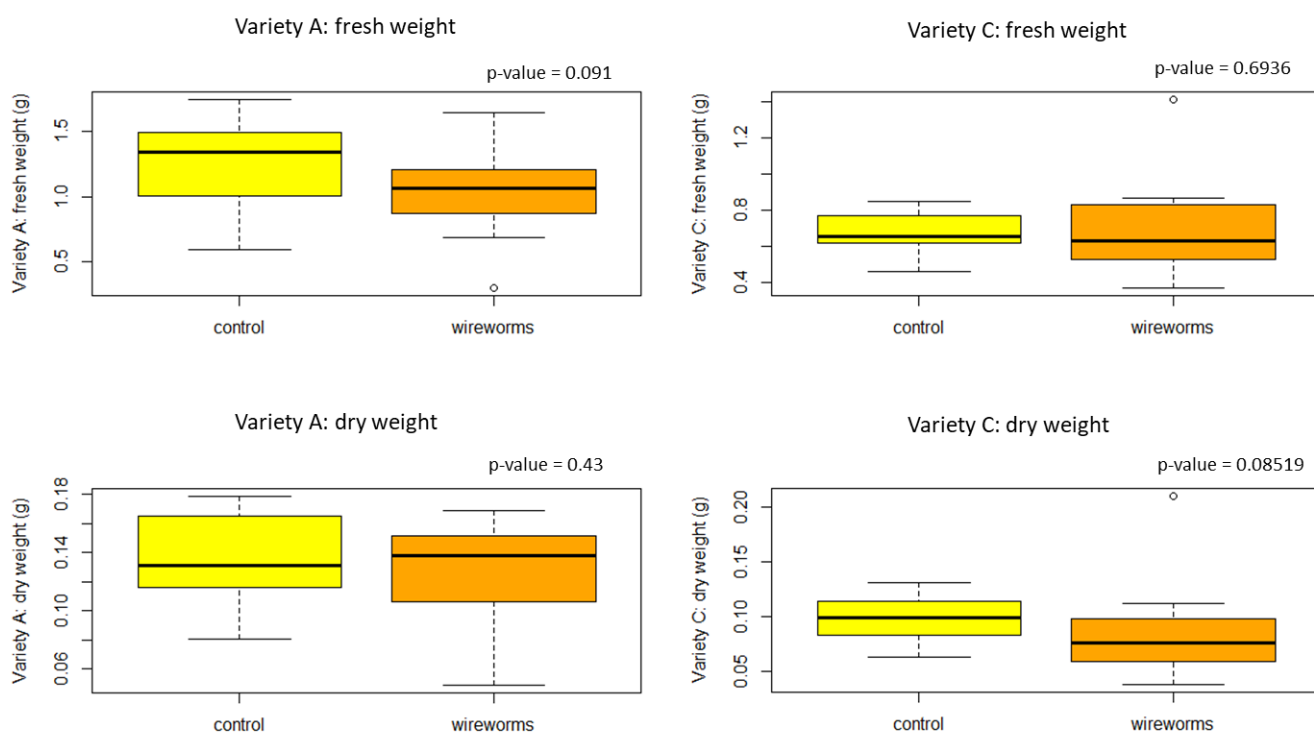


Figure 16: Boxplots des poids frais et secs des racines des variétés A et C, en absence et en présence de larves de taupins

Dans le tableau 7, on déduit que les poids frais des racines de la variété A sont plus élevés que ceux de la variété C. Cette tendance est moins marquée pour les poids secs. Peu de différences apparaissent cependant entre les plantes saines et les plantes infestées de taupins.

Tableau 7: Poids frais (g MF) et secs (g MS) des racines des variétés A et C, avec ou sans larves de taupins

| Poids frais (g MF) | | | |
|--------------------|-----------|-------------|-----------|
| Variété A | | Variété C | |
| Contrôle | Larves | Contrôle | Larves |
| 1.26±0.34 | 1.05±0.32 | 0.68±0.11 | 0.69±0.26 |
| p = 0.091 | | p = 0.6936 | |
| Poids sec (g MS) | | | |
| Variété A | | Variété C | |
| Contrôle | Larves | Contrôle | Larves |
| 0.14±0.03 | 0.13±0.03 | 0.10±0.02 | 0.09±0.04 |
| p = 0.43 | | p = 0.08519 | |

6. Discussion

6.1. Induction des racines de maïs par des larves de taupins

6.1.1. Essais comportementaux

Durant nos essais comportementaux, nous avons mis en évidence que les larves de taupins sont attirées vers l'odeur émise par d'autres larves et sont également plus attirées vers une plante infestée de larves que par une plante infestée mais dont les larves ont été retirées. Elles ne montrent pas de préférence pour une plante infestée de larves par rapport à une plante saine. Elles ne montrent pas non plus de préférence entre une plante induite sans larves par rapport à une plante saine ni entre une plante avec dégâts mécaniques et une plante saine.

Suite à l'obtention de ces résultats, on peut se demander si les COVs induits par l'alimentation des larves de taupins (HIPVs) jouent ici un rôle dans le choix des larves de taupins. En effet, les HIPVs ont déjà été identifiés comme potentielle cause d'agrégation d'insectes ravageurs. Notamment, des feuilles de pommier (*Malus domestica*) émettent des composés volatiles induits par l'alimentation du scarabée japonais (*Popillia japonica* Newman) ou de l'écaille fileuse (*Hyphantria cunea* Drury). Ces composés sont des attractants pour le scarabée japonais (Loughrin *et al.*, 1995) alors que des feuilles avec dégâts mécaniques n'entraînent pas d'attraction préférentielle par rapport à une feuille intacte. Les larves de *Spodoptera frugiperda* sont attirées par des feuilles de plantules de maïs induites par des conspécifiques par rapport à des plantes saines (Carroll *et al.*, 2006). D'autre part, les HIPVs peuvent aussi avoir un effet de répulsion afin d'éviter la compétition (De Moraes *et al.*, 2001).

On peut aussi se demander quel est le rôle de la salive des larves de taupins. Celle-ci pourrait contenir des éliciteurs de COVs racinaires. Ce phénomène est observé lorsque *Spodoptera exigua* se nourrit des feuilles de plantules de maïs (Alborn *et al.*, 1997).

Les racines de maïs, lorsque elles sont infestées de larves du ravageur *Diabrotica virgifera virgifera*, deviennent plus attractives pour d'autres larves de la même espèce (Robert *et al.*, 2012). Le (E)- β -caryophyllène a été identifié comme induit chez le maïs par l'alimentation des larves de *D. virgifera* (Rasmann *et al.*, 2005) et permet aux larves de sélectionner leur plante hôte (Robert *et al.*, 2012). Néanmoins, il a été montré que des plantes dont les racines de maïs ont été infestées par *Agriotes ustulatus* produisent beaucoup moins de (E)- β -caryophyllène que celles infestées par *D. virgifera* (Rasmann and Turlings, 2008), démontrant qu'une plante n'a pas la même réponse lorsqu'elle est infestée par des ravageurs racinaires différents. Cependant, l'étude de Robert *et al.*, 2012 montre que les larves de *Diabrotica* ne sont pas attirées vers des conspécifiques sans la présence de la plante hôte alors que ce phénomène est observé dans les résultats de *A. obscurus*.

Dans la littérature, aucune étude n'a été trouvée concernant l'attraction de larves de taupins vers des COVs racinaires induits par l'alimentation de larves de taupins et les essais réalisés n'ont pas non plus montré ce phénomène.

L'agrégation des larves observée dans les essais en olfactomètres est donc potentiellement due à des sémiouchimiques. D'une part, des molécules volatiles racinaires induites par l'alimentation des larves pourraient engendrer l'agrégation des larves. D'autre part, les larves pourraient émettre une phéromone d'agrégation en présence d'une ressource alimentaire à exploiter, une phéromone d'agrégation existant chez les taupins adultes (Tóth *et al.*, 2015). Chez le doryphore (*Leptinotarsa decemlineata*), un COV foliaire constitutif, le nonanal, associé à une phéromone d'agrégation des mâles engendre un comportement d'agrégation chez les deux sexes (Dickens, 2006), montrant qu'une synergie entre allélochimique et phéromone est également possible.

Une autre composante importante pouvant influencer le choix des larves de taupins est le CO₂ qui est émis par les racines, les larves et également le sol (Doane *et al.*, 1975; Johnson and Gregory, 2006). De nombreux facteurs peuvent influencer l'émission de CO₂ par le sol comme par exemple son humidité (Rastogi *et al.*, 2002). Dans une étude avec *Diabrotica*, les racines des plantes infestées par des larves émettent moins de CO₂ que celles des plantes saines, ce qui pourrait être attribué à la diminution de la biomasse racinaire lorsque celle-ci est consommée par le ravageur (Robert *et al.*, 2012).

Une remarque importante doit être prise en compte dans l'interprétation des résultats de cette expérience. D'une part, il faut prendre en considération que les larves utilisées pour les essais proviennent de différentes populations qui n'ont pas toutes le même vécu. Cela pourrait avoir une influence sur les résultats obtenus. D'un autre côté, utiliser un mélange de populations permet de généraliser les conclusions à l'échelle de l'espèce.

Pour cette expérience, l'objectif de départ a été atteint. En effet, le dispositif permet de détecter si les larves de taupins sont attirées par des plantes induites et/ou par d'autres larves. L'hypothèse a été partiellement confirmée : les larves de taupins semblent être attirées entre-elles, aussi bien lorsque les larves sont seules que lorsqu'elles sont sur une plante. Néanmoins, l'attraction préférentielle des larves vers une plante induite par rapport à une plante saine n'est pas observée.

6.1.2. Prélèvements d'odeurs

Les prélèvements d'odeurs sur plantes saines, plantes induites, larves et plantes induites avec larves ont mis en évidence sept molécules volatiles présentes en différentes quantités. Parmi ces molécules, la quantité de 2-pentylfuran capturée est plus élevée dans les prélèvements réalisés sur un groupe de larves que pour ceux réalisés sur plantes saines et sur plantes infestées de larves.

Le dispositif expérimental n'a pas pu mettre en évidence des molécules différentes qui apparaissent dans les différentes modalités, mais des différences quantitatives ont pu être observées. Ceci est également suggéré par Gfeller *et al.*, 2013 où des dégâts mécaniques sur les racines semblent induire une augmentation des quantités de molécules volatiles émises, tout en gardant le même profil qualitatif.

Deux remarques peuvent être formulées suite à l'observation des résultats : (1) aucune des molécules n'est absente dans les contrôles, suggérant que le substrat de base émet déjà beaucoup de COVs et (2) la modalité plante induite avec larves ne contient pas les mêmes quantités de molécules que la modalité plante induite et la modalité larves.

Parmi les molécules retenues dans les échantillons, certaines ont déjà été trouvées dans la littérature (tableau 8).

Tableau 8: Relevé de la littérature concernant les molécules identifiées dans les échantillons d'odeurs de racines de maïs et de larves de taupins

| Molécule | Origine | Référence |
|-----------------------|---|--|
| 2-Butanone, 3-méthyl- | racines de plantes d' <i>Amaranthus palmeri</i> S. Wats | Connick <i>et al.</i> , 1987 |
| Dimethyl trisulfide | racines de <i>Brassica nigra</i> infestées de larves de <i>Delia radicum</i> | Soler <i>et al.</i> , 2007 Crespo <i>et al.</i> , 2012 |
| | dégradation de la matière organique (déchets alimentaires) | Wu <i>et al.</i> , 2010 |
| | <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> (IN937a) <i>B. subtilis</i> (GB03) <i>Escherichia coli</i> (DH5a) <i>Pseudomonas fluorescens</i> (89B61) | Farag <i>et al.</i> , 2006 |
| | | |
| Furan, 2-pentyl- | racines de vigne | Lawo <i>et al.</i> , 2011 |
| | racines d'orge | Barsics <i>et al.</i> , 2012 Gfeller <i>et al.</i> , 2013 |
| | <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> (IN937a) <i>B. subtilis</i> (GB03) <i>Escherichia coli</i> (DH5a) | Farag <i>et al.</i> , 2006 |
| | <i>Bacillus megaterium</i> , souche XTBG34 | Zou <i>et al.</i> , 2010 |
| | <i>Trichoderma atroviride</i> | Stoppacher <i>et al.</i> , 2010 |
| 2-Methyltetracosane | cuticule de termites, <i>Reticulitermes flavipes</i> (Kollar) | Howard <i>et al.</i> , 1978 |
| | cuticule de charançons, <i>Cylindrocopturus adspersus</i> (LeConte) | Pomonis and Hakk, 1984 |
| | cuticule de pucerons, <i>Sitobion avenae</i> F. | Hebanowska <i>et al.</i> , 1989 |
| | cuticule de Chrysomelidae, <i>Chrysochus</i> | Peterson <i>et al.</i> , 2007 |

Le dimethyl trisulfide a déjà été associé auparavant avec des plantes infestées d'herbivores racinaires, des racines de *Brassica nigra* infestées de larves de *Delia radicum* (Soler *et al.*, 2007; Crespo *et al.*, 2012). Il s'agit d'un composé issu de la dégradation de la matière organique (Wu *et al.*, 2010). Sa présence dans les plantes saines peut indiquer que les racines ont été blessées pendant leur manipulation. Le dimethyl trisulfide a également été identifié chez des rhizobactéries, suggérant que ces COVs pourraient aussi avoir une origine

bactérienne (Farag *et al.*, 2006). Cela pourrait alors expliquer leur présence aussi bien chez les racines de maïs que chez les larves.

Le 2-pentyl-furan est ici le composé émis en plus grande quantité. Dans les prélèvements d'odeurs, on le retrouve dans les plantes infestées, mais surtout dans les larves. Le 2-pentyl-furan a déjà été identifié dans des racines de vigne (Lawo *et al.*, 2011) et d'orge (Barsics *et al.*, 2012; Gfeller *et al.*, 2013). Il a déjà été identifié comme un composé attractant pour les larves de taupins : il a été démontré dans des olfactomètres similaires à ceux utilisés pour les essais comportementaux que des billes d'alginate émettant du 2-pentyl-furan (1 ng/h) sont attractantes pour des larves de taupins *A. sordidus* (Barsics *et al.*, 2012).

Le 2-pentylfuran est également produit par différentes rhizobactéries : *Bacillus megaterium* (Zou, Li and Yu, 2010), *Bacillus amyloliquefaciens* (IN937a), *B. subtilis* (GB03) et *Escherichia coli* (DH5a) (Farag *et al.*, 2006). Ces bactéries sont des PGPR (Plant growth promoting rhizobacteria), favorisant la croissance des plantes (Farag *et al.*, 2006) et il a été démontré que le 2-pentylfuran favorise la croissance d'*Arabidopsis thaliana* (Zou *et al.*, 2010). Enfin, le 2-pentylfuran est produit par *Trichoderma atroviride*, un champignon de biocontrôle contre des phytopathogènes (K. Brunner *et al.*, 2005; Stoppacher *et al.*, 2010). Le 2-pentylfuran pourrait donc aussi avoir une origine microbienne, expliquant alors la présence de cette molécule chez les racines ainsi que chez les larves.

Le 2-methyltetracosane a été identifié sur la cuticule de différents insectes : termites, (Howard *et al.*, 1978), charançons (Pomonis and Hakk, 1984), pucerons (Hebanowska *et al.*, 1989) et Chrysomelidae (Peterson *et al.*, 2007). Cette molécule est donc potentiellement issue de la cuticule des larves de taupins.

Le 2,5-dimethyl- Dodecane, le (R,S)-5-Ethyl-6-methyl-3E-hepten-2-one et le 1H-Indene, 2,3,3a,4,7,7a-hexahydro-2,2,4,4,7,7-hexamethyl-, trans- n'ont pas été trouvés dans la littérature dans un contexte d'interactions plantes-insectes.

Des racines de maïs de la variété Delprim consommées par des larves d'*A. ustulatus* émettent du (E)- β -caryophyllène, mais beaucoup moins que les racines de maïs induites par *Diabrotica* (Rasmann and Turlings, 2008). Le prélèvement d'odeurs n'a cependant pas été réalisé selon la même méthode que nous avons appliquée. Dans cette étude, les racines de maïs ont été broyées sous azote liquide, puis un prélèvement par SPME a été réalisé, suivi d'une analyse par GC-MS.

Certaines recommandations pour des expérimentations similaires futures peuvent être formulées. Il serait préférable d'utiliser un substrat qui émet moins de molécules volatiles comme par exemple du sable. Cela pourrait réduire le risque d'avoir des molécules d'intérêt produites en faibles quantités par la plante noyées dans la masse ou d'avoir la cartouche saturée avec des molécules originaires du substrat, qui ne sont pas d'intérêt. Il pourrait également permettre une meilleure diffusion des odeurs dans les cuves (Hiltpold and

Turlings, 2008). Néanmoins, il faut rester prudent à ne pas stresser les plantes car il a été démontré que le substrat de culture peut avoir une influence sur l'émission de COVs par les racines (Gfeller *et al.*, 2013). Le temps de prélèvement pourrait aussi être diminué pour avoir des chromatogrammes moins chargés, mais le risque existe alors de passer à côté de certains composés.

En revenant aux objectifs de départ, des profils d'odeurs ont été obtenus, mais ne montrent pas de différences qualitatives selon les différentes modalités. Au vu de ces résultats, il se pourrait que ce ne soient pas exclusivement les COVs qui expliquent le comportement des larves dans les essais comportementaux. Néanmoins, le 2-pentyl-furan est présent en plus grande quantité chez les groupes de larves. Cette molécule semble jouer un rôle dans le comportement d'agrégation des larves de taupins.

6.2. Préférences entre deux variétés de maïs

6.2.1. Essais comportementaux

Une attraction des larves de taupins vers la variété A par rapport à la variété C est observée au stade une feuille. Au stade deux feuilles, cette différence n'est plus significative et au stade trois feuilles, aucune différence n'est observée. Une tendance semble se définir : au fur et à mesure de la croissance des plantes, les larves sont plus attirées par la variété C et moins par la variété A. Le maïs est une culture particulièrement sensible aux larves de taupins, de la levée jusqu'au stade huit feuilles (Taupin, 2007; Saussure *et al.*, 2015). Des essais similaires à des stades plus avancés pourraient donc éventuellement montrer une préférence des larves pour la variété C, plus sensible sur le terrain.

Un point important à soulever est la différence des conditions entre le laboratoire et le terrain où il peut y avoir d'autres paramètres qui jouent comme notamment les micro-organismes dans le sol. En effet, des rhizobactéries peuvent influencer l'émission de COVs par les racines (Chiriboga *et al.*, 2018). La dureté des racines pourrait également expliquer pourquoi les larves préfèrent une variété à l'autre (Johnson *et al.*, 2010).

Peut-être que l'attraction pourrait être différente dans une situation plus proche de celle du terrain, lorsque les racines ont au préalable été attaquées par des larves de taupins. Cette induction pourrait induire l'émission d'autres molécules volatiles que ceux émis par une plante saine telles que le β -caryophyllène. Cette molécule est émise quand la plante est induite par *Diabrotica virgifera* et n'est pas émise de la même façon par différentes variétés (Rasmann *et al.*, 2005). Elle est non seulement émise par les tissus endommagés par les larves mais également en plus faible proportion de manière systémique par les racines non endommagées de la plante (Hiltpold *et al.*, 2011).

L'objectif de départ a été atteint, mais les résultats ne concordent pas tout à fait avec les observations sur le terrain et la différence des profils chimiques des racines chez les variétés A et C. Le stade de la plante semble influencer la préférence des larves pour une variété.

6.2.2. Quantification des dégâts

Dans cet essai, les symptômes observés sur les feuilles n'ont pas permis de mettre en évidence une différence entre la présence et l'absence de larves de taupins chez les deux variétés A et C. Les poids frais et secs des racines n'affichent pas la même tendance et aucune différence significative entre les variétés n'a pu être observée.

Ce contraste par rapport aux résultats observés sur le terrain peut être dû à différents facteurs dont la croissance dans des conditions différentes. Les caractéristiques du sol (pH, teneur en matière organique, texture du sol) peuvent varier sur le terrain et ont une influence sur les dégâts dus aux larves de taupins (Poggi *et al.*, 2018).

Le rôle des métabolites secondaires dans les exsudats racinaires des variétés pourrait également jouer un rôle dans la préférence variétale. Ceux-ci peuvent être toxiques, inhiber la croissance ou l'alimentation d'un insecte (Maag *et al.*, 2014). Des métabolites de défense des plantes peuvent aussi être utilisés par un ravageur afin de localiser les racines les plus nutritives (Robert *et al.*, 2012).

Dans cette expérience, il y a pu avoir un stress lumineux qui a fait en sorte de détériorer l'état général des plantes, les symptômes ayant été observés tant sur les plantes induites que les plantes saines (Eddy and Hahn, 2010).

La faible différence des poids des racines entre les plantes saines et les plantes avec larves de taupins soulève la question si les larves se sont réellement nourries des racines. Cependant, il faut prendre en considération le cycle très long des larves de taupins (Traugott *et al.*, 2015) et le fait que les larves peuvent rester très longtemps sans se nourrir (Furlan, 2004). Un plus grand nombre de larves pourrait être mis par plante pendant une période plus longue pour être sûr que les larves aient suffisamment mangé les racines. Cependant, cela pourrait alors entraîner du cannibalisme entre les larves, si la ressource en nourriture n'est pas suffisante et la densité des larves trop élevée (Furlan, 1998). Une autre option pourrait être de mettre les larves à jeuner pendant quelques jours pour les stimuler à se nourrir des racines (Thorpe *et al.*, 1946).

Les objectifs de départ ont été atteints mais les hypothèses n'ont pas pu être confirmées. Selon les résultats obtenus en laboratoire, la variété A n'est pas plus résistante que la variété C. Cependant, il est fort probable que le dispositif n'ait pas pu mettre cette différence en évidence, les conditions étant trop éloignées de celles sur le terrain.

7. Conclusion

En conclusion, la première partie de ce travail a permis de démontrer un comportement d'agrégation des larves de taupins. Cette attraction pourrait être expliquée par le 2-pentyl-furan, potentiellement émis par les larves. De plus, cette molécule a déjà été identifiée auparavant comme étant attractante pour les larves de taupins (Barsics *et al.*, 2012). Les autres COVs identifiés ne présentent pas de différences quantitatives significatives entre les différentes modalités.

L'attraction des larves de taupins vers des plantes induites par d'autres larves, émettant potentiellement des HIPVs, n'a pas pu être confirmée. Ces résultats suggèrent que les COVs ne sont pas le seul facteur expliquant le comportement des larves de taupins. Il est donc fortement recommandé de mesurer les émissions de CO₂ des différentes modalités afin de permettre une meilleure compréhension du comportement des larves de taupins. Le dispositif de prélèvements d'odeurs pourrait également être optimisé afin d'obtenir des meilleurs résultats de profils de COVs.

Dans la deuxième partie du travail, la variété la plus sensible sur le terrain n'a pas été identifiée comme étant plus attractive pour les larves de taupins au laboratoire. Elle n'a pas non plus subi plus de dégâts dus aux larves de taupins en conditions de laboratoire. Ces résultats suggèrent que les différences entre le terrain et le laboratoire sont trop importantes afin d'observer les mêmes interactions entre les larves de taupins et les deux variétés de maïs. Pour les essais comportementaux, une tendance est cependant observée où l'attraction des larves de taupins vers la variété la plus sensible augmente avec la croissance des plantes de maïs. La quantification des dégâts sur ces deux variétés montre qu'il faut être prudent lors de l'observation de symptômes. Ceux-ci peuvent aussi être dus à un stress et la résistance à un stress abiotique peut également différer selon les variétés. Des tendances contradictoires sont observées pour le poids frais et le poids sec des racines.

8. Perspectives

Des perspectives intéressantes peuvent être explorées à l'issue de ce travail.

Les molécules volatiles racinaires ne semblent pas être le seul paramètre qui influence le choix des larves de taupins. Il est dès lors recommandé d'étudier un autre paramètre connu comme étant l'attractant principal pour les larves de taupins, le CO₂. La teneur en CO₂ peut être mesurée dans les mêmes modalités que celles de l'expérience des prélèvements d'odeurs afin de mieux comprendre l'influence de ce facteur.

Un nouvel essai comportemental avec un mélange des molécules présentes chez les larves permettrait de voir si celui-ci attire les larves dans un olfactomètre comme cela a été fait par Barsics *et al.* (2017) avec un mélange d'aldéhydes. Une manière de supprimer un éventuel gradient de CO₂ serait d'utiliser un système à lente diffusion des COVs (Heuskin *et al.*, 2011) tel que des billes d'alginate.

Le 2-pentyl-furan a déjà été identifié comme attractant pour les larves de taupins (Barsics *et al.*, 2012). Cependant, le rôle du 2-pentyl-furan dans l'attraction des larves de taupins pourrait être élucidé : s'il est produit par des rhizobactéries, il pourrait potentiellement indiquer aux larves de taupins la proximité de racines. En effet, des interactions entre plantes, herbivores et micro-organismes ont lieu dans le sol (Ballhorn *et al.*, 2013; Peñuelas *et al.*, 2014; Chiriboga *et al.*, 2018). Il serait donc intéressant de pouvoir déterminer l'origine du 2-pentyl-furan émis par les racines de maïs et par les larves de taupins.

Des micro-organismes produisant du 2-pentyl-furan ayant été identifiés auparavant, ils pourraient potentiellement être utilisés dans un appât pour les larves de taupins avec l'avantage de produire cette molécule en continu et donc augmenter la durée d'action par rapport à la molécule volatile seule. De plus, des micro-organismes vivants produisent également du CO₂ qui pourrait donc renforcer l'attraction des larves de taupins vers ces pièges à appâts et non vers la culture d'intérêt.

Le 2-pentylfuran, ou un micro-organisme produisant cette molécule, pourrait donc être utilisé dans un piège à appât dans une optique de surveillance. Une méthode de lutte contre les larves de taupins pourrait également être mise au point en associant cette molécule attractante à un micro-organisme entomopathogène dans la mise au point d'une méthode attract-and-kill.

L'impact de la plante hôte sur le fitness des larves pourrait également être étudié en effectuant le suivi de la croissance (pesées, longueur, mobilité) sur des variétés différentes de maïs, voire sur d'autres plantes hôtes d'intérêt agronomique telles que la pomme de terre. Peut-être qu'on ne peut pas observer de différences entre les variétés A et C à court terme (laboratoire) mais que sur le long terme (terrain), les variétés dont les larves se nourrissent ont un impact sur le fitness de celles-ci, induisant alors une différence dans les

dégâts infligés par ces larves. Par ailleurs, le fitness des larves pourrait également expliquer une préférence pour des plantes induites, des larves de *Diabrotica virgifera* ayant montré une plus forte croissance sur des plantes de maïs infestées par des conspécifiques (Robert *et al.*, 2012). Il peut aussi y avoir un impact négatif des HIPVs sur le fitness d'un ravageur (Veyrat *et al.*, 2016).

La sélection d'une variété de maïs résistante aux larves de taupins pourrait être une méthode de prévention efficace. Il est toutefois recommandé de tester au laboratoire les variétés qui montrent une plus grande tolérance sur le terrain, tout en sachant que les préférences des larves sur le terrain et en laboratoire ne concordent pas toujours.

Enfin, ce travail étant ciblé sur les interactions entre une plante et un insecte phytophage dans le sol, la prochaine étape pourrait être d'étudier les interactions tri-trophiques concernant ce ravageur. Dans le sol, celles-ci sont variables aux trois niveaux trophiques : (1) au niveau des COVs induits des plantes, (2) de l'élicitation par les insectes phytophages et (3) par le comportement des micro-organismes entomopathogènes (Rasmann and Turlings, 2008).

Cela a déjà été fait avec *Diabrotica*, le maïs et le nématode entomopathogène *Heterorhabditis*. En effet, les racines de maïs consommées par des larves de *Diabrotica virgifera virgifera* émettent du (E)- β -caryophyllène qui attire des nématodes entomopathogènes *Heterorhabditis megidis* (Rasmann *et al.*, 2005; Hiltbold *et al.*, 2011).

Une première approche dans ce sens a déjà été réalisée avec les larves de taupins par Rasmann and Turlings, 2008 : il a été montré que des racines de maïs infestées de larves d'*A. ustulatus* attirent des nématodes entomopathogènes, *Heterorhabditis megidis*, mais en plus faible quantité que les racines de maïs infestées par *Diabrotica*. Cependant, cette étude ne compare pas l'attraction par rapport à une plante de maïs saine, ni à des larves sans la plante.

Une étude plus approfondie mériterait donc d'être réalisée sur les COVs impliqués dans les interactions entre le maïs, les larves de taupins et un champignon ou nématode entomopathogène.

Au niveau des variétés, il se pourrait que la variété la plus résistante sur le terrain attire en fait plus d'organismes antagonistes des larves de taupins. Ce phénomène a déjà été observé avec les larves de *Diabrotica virgifera virgifera*, les variétés de maïs émettant plus de (E)- β -caryophyllène permettant une meilleure efficacité des nématodes entomopathogènes, *Heterorhabditis megidis* et *Steinernema feltiae* en champ (Hiltbold *et al.*, 2010).

Les interactions entre les ravageurs des feuilles et ceux des racines, ainsi qu'avec leurs ennemis naturels existent et ont également le mérite d'être étudiées pour les larves de taupins.

Un exemple déjà étudié est celui des larves de *Diabrotica virgifera* qui s'orientent préférentiellement vers les plantes saines par rapport à celles infestées par un ravageur foliaire, *Spodoptera littoralis*, et ont une plus faible croissance sur les plantes infestées par ce ravageur (Robert, Erb, *et al.*, 2012). Des plantes de maïs dont les racines sont infestées par des larves de *Diabrotica virgifera* attirent les nématodes entomopathogènes *Heterorhabditis megidis* et des plantes de maïs dont les feuilles sont attaquées par *Spodoptera littoralis* attirent le parasitoïde *Cotesia marginiventris*. Cependant, des plantes infestées simultanément par les ravageurs foliaire et racinaire attirent beaucoup moins leurs ennemis naturels (Rasmann and Turlings, 2007).

De nombreuses pistes de recherche sur les interactions entre les plantes hôtes et les larves de taupins, ainsi qu'avec des organismes antagonistes restent donc encore à explorer. Ce travail pourrait également être le point de départ du développement d'une nouvelle méthode de surveillance ou de lutte contre les larves de taupins.

9. Références bibliographiques

- Alborn, H. T. *et al.* (1997) 'An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion', *Science*, 276(5314), pp. 945–949. doi: 10.1126/science.276.5314.945.
- Anderson, P., Sadek, M. M. and Wäckers, F. L. (2011) 'Root herbivory affects oviposition and feeding behavior of a foliar herbivore', *Behavioral Ecology*, 22(6), pp. 1272–1277. doi: 10.1093/beheco/arr124.
- Ansari, M. A., Evans, M. and Butt, T. M. (2009) 'Identification of pathogenic strains of entomopathogenic nematodes and fungi for wireworm control', *Crop Protection*. Elsevier Ltd, 28(3), pp. 269–272. doi: 10.1016/j.cropro.2008.11.003.
- Arakaki, N. *et al.* (2008) 'Estimation of abundance and dispersal distance of the sugarcane click beetle *Melanotus sakishimensis* Ohira (Coleoptera: Elateridae) on Kurima Island, Okinawa, by mark-recapture experiments', *Applied Entomology and Zoology*, 43(3), pp. 409–419. doi: 10.1303/aez.2008.409.
- Arakaki, N. A., Hokama, Y. H. and Yamamura, K. Y. (2009) 'Efficient bait for sampling the wireworm *Melanotus okinawensis* (Coleoptera: Elateridae) in a sugarcane field', 44(4), pp. 561–568. doi: 10.1303/aez.2009.561.
- Arakaki, N., Hokama, Y. and Yamamura, K. (2010) 'Estimation of the dispersal ability of *Melanotus okinawensis* (Coleoptera: Elateridae) larvae in soil', *Applied Entomology and Zoology*, 45(2), pp. 297–302. doi: 10.1303/aez.2010.297.
- Balachowsky, A. and Mesnil, L. (1936) *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Leurs moeurs, leur destruction. Traité d'entomologie agricole concernant la France, la Corse, l'Afrique du Nord et les régions limitrophes. Vol. 2.* Edited by L. Méry. Paris. Available at: https://primo.lib.ulg.ac.be/primo_library/libweb/action/display.do;jsessionid=77B0B198C7FAA255D157B4AE029AC821?tabs=detailsTab&ct=display&fn=search&doc=32ULG_ALMA2169246860002321&indx=1&reclds=32ULG_ALMA2169246860002321&recldxs=0&elementId=0&renderMode=po.
- Ballhorn, D. J., Kautz, S. and Schädler, M. (2013) 'Induced plant defense via volatile production is dependent on rhizobial symbiosis', *Oecologia*, 172(3), pp. 833–846. doi: 10.1007/s00442-012-2539-x.
- Barsics, F. *et al.* (2012) 'Do root-emitted volatile organic compounds attract wireworms?', *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 77(4), pp. 561–565.
- Barsics, F. *et al.* (2017) 'Foraging wireworms are attracted to root-produced volatile aldehydes', *Journal of Pest Science*, 90(1), pp. 69–76. doi: 10.1007/s10340-016-0734-y.
- Barsics, F., Haubruge, E. and Verheggen, F. J. (2013) 'Wireworms' management: An overview of the existing methods, with particular regards to *Agriotes* spp. (Coleoptera: Elateridae)', *Insects*, 4, pp. 117–152. doi: 10.3390/insects4010117.
- Benefer, C. *et al.* (2010) 'The spatial distribution of phytophagous insect larvae in grassland soils', *Applied Soil Ecology*. Elsevier B.V., 45(3), pp. 269–274. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.05.002.
- Benefer, C. M. *et al.* (2012) 'Understanding the relationship between adult and larval *Agriotes* distributions: The effect of sampling method, species identification and abiotic variables', *Applied Soil Ecology*. Elsevier B.V., 53(1), pp. 39–48. doi: 10.1016/j.apsoil.2011.11.004.

- Benefer, C. M. *et al.* (2013) 'The molecular identification and genetic diversity of economically important wireworm species (Coleoptera: Elateridae) in Canada', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 19–27. doi: 10.1007/s10340-012-0454-x.
- von Berg, K. *et al.* (2009) 'Cereal aphid control by generalist predators in presence of belowground alternative prey: Complementary predation as affected by prey density', *Pedobiologia*. Elsevier, 53(1), pp. 41–48. doi: 10.1016/j.pedobi.2009.03.001.
- Bezemer, T. M. *et al.* (2004) 'Above- and below-ground terpenoid aldehyde induction in cotton, *Gossypium herbaceum*, following root and leaf injury', *Journal of Chemical Ecology*, 30(1), pp. 53–67. doi: 10.1023/B:JOEC.0000013182.50662.2a.
- Bischoff, J. F., Rehner, S. A. and Humber, R. A. (2009) 'A multilocus phylogeny of the *Metarhizium anisopliae* lineage', *Mycologia*, 101(4), pp. 512–530. doi: 10.3852/07-202.
- Blackshaw, R. P. and Hicks, H. (2013) 'Distribution of adult stages of soil insect pests across an agricultural landscape', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 53–62. doi: 10.1007/s10340-012-0413-6.
- Blackshaw, R. P. and Vernon, R. S. (2006) 'Spatiotemporal stability of two beetle populations in non-farmed habitats in an agricultural landscape', *Journal of Applied Ecology*, 43(4), pp. 680–689. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01167.x.
- Blackshaw, R. P. and Vernon, R. S. (2008) 'Spatial relationships between two *Agriotes* click-beetle species and wireworms in agricultural fields', *Agricultural and Forest Entomology*, 10(1), pp. 1–11. doi: 10.1111/j.1461-9563.2007.00351.x.
- Blot, Y., Brunel, E. and Courbon, R. (1999) 'Survey on the infection of wheat and maize by larvae of wireworms of *Agriotes* and *Athous* genera (Coleoptera : Elateridae) in some areas of West France', *Annales De La Societe Entomologique De France*, 35, pp. 453–457. Available at: https://www.researchgate.net/publication/294361843_Survey_on_the_infection_of_wheat_and_maize_by_larvae_of_wireworms_of_Aagriotes_and_Athous_genera_Coleoptera_Elateridae_in_some_areas_of_West_France.
- Borg-Karlson, A.-K. *et al.* (1988) 'Identification and electroantennographic activity of sex-specific geranyl esters in an abdominal gland of female *Agriotes obscurus* (L.) and *A. lineatus* (L.) (Coleoptera, Elateridae)', 44, pp. 531–534.
- Brandl, M. A. *et al.* (2017) 'Wireworm damage reduction in potatoes with an attract-and-kill strategy using *Metarhizium brunneum*', *Journal of Pest Science*. Springer Berlin Heidelberg, 90(2), pp. 479–493. doi: 10.1007/s10340-016-0824-x.
- Brian, M. V. (1947) 'On the Ecology of Beetles of the Genus *Agriotes* with Special Reference to *A. Obscurus*', 4(2), pp. 267–290.
- Brunner, K. *et al.* (2005) 'Improvement of the Fungal Biocontrol Agent *Trichoderma atroviride* To Enhance both Antagonism and Induction of Plant Systemic Disease Resistance', 71(7), pp. 3959–3965. doi: 10.1128/AEM.71.7.3959.
- Brunner, N. *et al.* (2005) 'Evaluation of different sampling techniques for wireworms (Coleoptera, Elateridae) in arable land', *IOBC/wprs Bulletin*, 28(2), pp. 117–122.
- Burghause, F. and Schmitt, M. (2011) 'Monitoring of the Clickbeetle Genus *Agriotes* (Elateridae, Coleoptera) in Rhineland-Palatinate in the Years 2008 to 2010', *Gesunde Pflanzen*, 63(1), pp. 27–32. doi: 10.1007/s10343-011-0239-9.

- Burgio, G. *et al.* (2012) 'Optimization of *agriotes sordidus* monitoring in northern italy rural landscape, using a spatial approach', *Bulletin of Insectology*, 65(1), pp. 123–131.
- Butler, L. I. *et al.* (1975) 'Sex Pheromones of the Pacific Coast Wireworm , *Limonius*', *Environmental entomology*, 4(2), pp. 229–230.
- Campos-Herrera, R. *et al.* (2015) 'Traditional and molecular detection methods reveal intense interguild competition and other multitrophic interactions associated with native entomopathogenic nematodes in Swiss tillage soils', *Plant and Soil*, 389(1–2), pp. 237–255. doi: 10.1007/s11104-014-2358-4.
- Campos-Herrera, R. and Gutiérrez, C. (2009) 'Screening Spanish isolates of steinernematid nematodes for use as biological control agents through laboratory and greenhouse microcosm studies', *Journal of Invertebrate Pathology*. Elsevier Inc., 100(2), pp. 100–105. doi: 10.1016/j.jip.2008.11.009.
- Carroll, M. J. *et al.* (2006) 'Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings', *Journal of Chemical Ecology*, 32(9), pp. 1911–1924. doi: 10.1007/s10886-006-9117-9.
- Chalfant, R. B. *et al.* (2015) 'Effects of Application Methods, Timing, and Rates of Insecticides and Nematicides on Yield and Control of Wireworms (Coleoptera: Elateridae) and Nematodes (Tylenchida: Heteroderidae) that Affect Sweet Potato', *Journal of Economic Entomology*, 85(3), pp. 878–887. doi: 10.1093/jee/85.3.878.
- Chaton, P. F. *et al.* (2003) 'Feeding behaviour as a limiting step in insecticide absorption for the wireworm *Agriotes* sp. (Coleoptera: Elateridae)', *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 77(3), pp. 106–114. doi: 10.1016/S0048-3575(03)00096-8.
- Chaton, P. F. *et al.* (2008) 'Biological traits and feeding capacity of *Agriotes* larvae (Coleoptera: Elateridae): A trial of seed coating to control larval populations with the insecticide fipronil', *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 90(2), pp. 97–105. doi: 10.1016/j.pestbp.2007.09.001.
- Cherry, R., Grose, P. and Barbieri, E. (2013) 'Validation of a sequential sampling plan for wireworms (Coleoptera: Elateridae) at sugarcane planting', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 29–32. doi: 10.1007/s10340-011-0385-y.
- Cherry, R. and Nuessly, G. (2010) 'Repellency of the Biopesticide, Azadirachtin, to Wireworms (Coleoptera: Elateridae)', *Florida Entomologist Society*, 93(1), pp. 52–55. doi: 10.1653/024.093.0107.
- Chiriboga, X. *et al.* (2018) 'Root-colonizing bacteria enhance the levels of (E)- β -caryophyllene produced by maize roots in response to rootworm feeding', *Oecologia*. Springer Berlin Heidelberg, 187(2), pp. 459–468. doi: 10.1007/s00442-017-4055-5.
- Connick, W. J. *et al.* (1987) 'Identification of volatile allelochemicals from *Amaranthus palmeri* S. Wats', *Journal of Chemical Ecology*, 13(3), pp. 463–472. doi: 10.1007/BF01880093.
- Crespo, E. *et al.* (2012) 'On-line detection of root-induced volatiles in *Brassica nigra* plants infested with *Delia radicum* L. root fly larvae', *Phytochemistry*. Elsevier Ltd, 84, pp. 68–77. doi: 10.1016/j.phytochem.2012.08.013.
- Danismazoglu, M. *et al.* (2012) 'An investigation on the bacterial flora of *Agriotes lineatus* (Coleoptera: Elateridae) and pathogenicity of the flora members', *Crop Protection*, 40, pp. 1–7. doi: 10.1016/j.cropro.2012.04.012.

Décamp'Radical (2019a) 'Pheromone taupin de la pomme de terre (ver fil de fer)', *Fiche produit*. Available at: <https://www.decamp.info/8020.cfm>.

Décamp'Radical (2019b) *Piège à Pheromone Ver de la pomme de terre, de la salade et des cultures repiquées (ver «fil de fer»)*, *Fiche produit*. Available at: <https://www.decamp.info/8005.cfm>.

Dellicour, S. and Lecocq, T. (2013) 'GCAaligner 1.0: An alignment program to compute a multiple sample comparison data matrix from large eco-chemical datasets obtained by GC.', *Journal of Separation Science*, 36, pp. 3206–3209. Available at: <http://ebe.ulb.ac.be/ebe/GCAaligner.html>.

Dickens, J. C. (2006) 'Plant volatiles moderate response to aggregation pheromone in Colorado potato beetle', *Journal of Applied Entomology*, 130(1), pp. 26–31. doi: 10.1111/j.1439-0418.2005.01014.x.

Doane, J. F. *et al.* (1975) 'The orientation response of *Ctenicera destructor* and other wireworms (Coleoptera: Elateridae) to germinating grain and to carbon dioxide', *The Canadian Entomologist*, 107(12), pp. 1233–1252. doi: 10.4039/Ent1071233-12.

Doane, J. F. (1981) 'Evaluation of a Larval Trap and Baits for Monitoring the Seasonal Activity of Wireworms in Saskatchewan', *Environmental Entomology*, 10(3), pp. 335–342. doi: 10.1093/ee/10.3.335.

Doane, J. F. and Klingler, J. (1978) 'Location of CO₂-Receptive Sensilla on Larvae of the Wireworms *Agriotes lineatus-obscurus* and *Limonius californicus*', *Annals of the Entomological Society of America*, 71(3), pp. 357–363. doi: 10.1093/aesa/71.3.357.

Doane, J. F., Klingler, J. and Welch, H. E. (1973) 'Parasitism of *Agriotes obscurus* Linnaeus (Coleoptera: Elateridae) by *Hexameris* sp. (Nematoda: mermithidae)', *Schweiz Entomol Ges Mitt*, 45, p. 299±300. Available at: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201303253009>.

Eddy, R. and Hahn, D. T. (2010) 'Optimizing Greenhouse Corn Production: What Is the Best Lighting and Plant Density?', *Purdue Methods for Corn Growth*, Paper 13. Available at: <https://docs.lib.purdue.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1005&context=pmcg>.

Edwards, C. A. and Thompson, A. R. (1971) 'Control of wireworms with organophosphorus and carbamate insecticides', *Pesticide Science*, 2(5), pp. 185–189. doi: 10.1002/ps.2780020501.

Edwards, E. E. and Evans, J. R. (1949) 'Observations on the biology of *Corymbites cupreus* F. (Coleoptera, Elateridae)', (1883).

Eidt, D. C. (1959) 'Mode of Feeding of the Larva of *Ctenicera aeripennis destructor* (Brown) (Coleoptera: Elateridae)', *The Canadian Entomologist*, 91(2), pp. 97–101. doi: 10.4039/Ent9197-2.

Eidt, D. C. and Thurston, G. S. (1995) 'Physical deterrents to infection by entomopathogenic nematodes in wireworms (Coleoptera: Elateridae) and other soil insects', *The Canadian Entomologist*, 127, pp. 423–429.

Elliott, J. E. *et al.* (2008) 'Fonofos poisons raptors and waterfowl several months after granular application', *Environmental Toxicology and Chemistry*, 27(2), pp. 452–460. doi: 10.1897/07-178R.1.

Ellis, J. S. *et al.* (2009) 'Genetic identification of morphologically cryptic agricultural pests', *Agricultural and Forest Entomology*, 11(1), pp. 115–121. doi: 10.1111/j.1461-9563.2008.00420.x.

EPPO Global Database (2019) *Agriotes(1AGRIG)*, *Overview*. Available at: <https://gd.eppo.int/taxon/1AGRIG>.

- Ericsson, J. D. *et al.* (2007) 'Spinosad interacts synergistically with the insect pathogen *Metarhizium anisopliae* against the exotic wireworms *Agriotes lineatus* and *Agriotes obscurus* (Coleoptera: Elateridae).', *Journal of economic entomology*, 100(1), pp. 31–8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17370806>.
- Erwin, A. C., Geber, M. A. and Agrawal, A. A. (2013) 'Specific impacts of two root herbivores and soil nutrients on plant performance and insect-insect interactions', *Oikos*, 122(12), pp. 1746–1756. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00434.x.
- Ester, A. and Huiting, H. (2007) 'Controlling wireworms (*Agriotes* spp.) in a potato crop with biologicals', in *Insect Pathogens and Insect Parasitic Nematodes IOBC/wprs Bulletin*, pp. 189–196.
- Etzler, F. E. *et al.* (2014) 'DNA Barcoding to Improve the Species-Level Management of Wireworms (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of Economic Entomology*, 107(4), pp. 1476–1485. doi: 10.1603/ec13312.
- European Commission (2016) *Final Report Summary - C-IPM (Coordinated Integrated Pest Management in Europe)*. Available at: <https://cordis.europa.eu/project/id/618110/reporting>.
- European Commission (2018) *Neonicotinoids*. Available at: https://ec.europa.eu/food/plant/pesticides/approval_active_substances/approval_renewal/neonicotinoids_en.
- European Council (2009a) 'Directive 2009/128/EC of the European Parliament and of the Council of 21 October 2009 establishing a framework for Community action to achieve the sustainable use of pesticides', *Official Journal of the European Union*, 52, pp. 71–86. doi: 10.3000/17252555.L_2009.309.eng.
- European Council (2009b) 'Regulation (EC) No 1107/2009 of the European Parliament and of the Council of 21 October 2009 concerning the placing of plant protection products on the market and repealing Council Directives 79/117/EEC and 91/414/EEC', *Official Journal of the European Union*, 52, pp. 1–50. doi: 10.3000/17252555.L_2009.309.eng.
- Evans, A. C. and Gough, H. C. (1941) 'Observations on some factors influencing growth in wireworms of the genus *Agriotes* Esch.'
- Frag, M. A. *et al.* (2006) 'GC-MS SPME profiling of rhizobacterial volatiles reveals prospective inducers of growth promotion and induced systemic resistance in plants', *Phytochemistry*, 67(20), pp. 2262–2268. doi: 10.1016/j.phytochem.2006.07.021.
- La Forgia, D. *et al.* (2019) 'Linking variety-dependent root volatile organic compounds in maize with differential infestation by wireworms', *Journal of Pest Science*.
- la Forgia, D. and Verheggen, F. (2019) 'Biological alternatives to pesticides to control wireworms (Coleoptera: Elateridae)', *Agri Gene*. Elsevier, 11(December 2017), p. 100080. doi: 10.1016/j.aggene.2018.100080.
- La Forgia, D. and Verheggen, F. (2017) 'The law of attraction : Identification of Volatiles Organic Compounds emitted by potatoes as wireworms attractant .', *Communications in agricultural and applied biological sciences*, 82(2), pp. 167–169.
- Fox, C. J. S. and Jaques, R. P. (1958) 'Note on the Green-Muscardin Fungus, *Metarrhizium anisopliae* (Metch.) Sor., as a Control for Wireworms', *The Canadian Entomologist*, 90(5), pp. 314–315. doi: 10.4039/Ent90314-5.

- Fox, C. J. S. and MacLellan, C. R. (1956) 'Some Carabidae and Staphylinidae Shown to Feed on a Wireworm, *Agriotes sputator* (L.), by the Precipitin Test', *The Canadian Entomologist*, 88(05), pp. 228–231. doi: 10.4039/Ent88228-5.
- Furlan, L. (1996) 'The biology of *Agriotes ustulatus* Schaller (Col., Elateridae). I. Adults and oviposition', *Journal of Applied Entomology*, 120(1–5), pp. 269–274. doi: 10.1111/j.1439-0418.1996.tb01605.x.
- Furlan, L. (1998) 'The biology of *Agriotes ustulatus* Schaller (Col., Elateridae). II. Larval development, pupation, whole cycle description and practical implications', 122, pp. 71–78.
- Furlan, L., Toth, M., Parker, W. E., *et al.* (2001) 'The efficacy of the new *Agriotes* sex pheromone traps in detecting wireworm population levels in different European countries', in *XXI IWGO Conference & VIII Diabrotica Subgroup Meeting*. Legnaro, pp. 293–304. Available at: <https://www.bib.irb.hr/134098>.
- Furlan, L., Toth, M., Yatsynin, V. G., *et al.* (2001) 'The project to implement IPM strategies against *Agriotes* species in Europe: what has been done and what is still to be done', in *XXI IWGO Conference*. Legnaro, pp. 253–262.
- Furlan, L. *et al.* (2004) 'Potential of biocidal meals to control wireworm populations', in *Biofumigation: a possible alternative to methyl bromide?* Firenze, pp. 313–316.
- Furlan, L. (2004) 'The biology of *Agriotes sordidus* Illiger (Col., Elateridae)', *Journal of Applied Entomology*, 128(9–10), pp. 696–706. doi: 10.1111/j.1439-0418.2004.00914.x.
- Furlan, L. (2005) 'An IPM approach targeted against wireworms: What has been done and what has to be done', *IOBC/wprs Bulletin*, 28(2), pp. 91–100.
- Furlan, L. *et al.* (2009) 'Observations on natural mortality factors in wireworm populations and evaluation of management options', *IOBC/wprs Bulletin*, 45, pp. 436–439.
- Furlan, L. *et al.* (2010) 'The efficacy of biofumigant meals and plants to control wireworm populations', *Industrial Crops and Products*, 31(2), pp. 245–254. doi: 10.1016/j.indcrop.2009.10.012.
- Furlan, L. (2014) 'IPM thresholds for *Agriotes* wireworm species in maize in Southern Europe', *Journal of Pest Science*, 87(4), pp. 609–617. doi: 10.1007/s10340-014-0583-5.
- Furlan, L. *et al.* (2017) 'Risk assessment of maize damage by wireworms (Coleoptera: Elateridae) as the first step in implementing IPM and in reducing the environmental impact of soil insecticides', *Environmental Science and Pollution Research*. *Environmental Science and Pollution Research*, 24(1), pp. 236–251. doi: 10.1007/s11356-016-7692-z.
- Furlan, L. and Tóth, M. (2007) 'Occurrence of click beetle pest spp. (Coleoptera, Elateridae) in Europe as detected by pheromone traps: survey results of 1998–2006.', *Bulletin OILB/SROP*, 30(7), pp. 19–25.
- Gfeller, A. *et al.* (2013) 'Characterization of Volatile Organic Compounds Emitted by Barley (*Hordeum vulgare* L.) Roots and Their Attractiveness to Wireworms', *Journal of Chemical Ecology*, 39(8), pp. 1129–1139. doi: 10.1007/s10886-013-0302-3.
- Gough, H. C. and Evans, A. C. (1942) 'Some Notes on the Biology of the Click Beetles *Agriotes Obscurus* L. and *a. Sputator* L.', *Annals of Applied Biology*, 29(3), pp. 275–279. doi: 10.1111/j.1744-7348.1942.tb07594.x.

- Hall, D. G. (1982) 'A Parasite, *Pristocera armifera* (Say), of the Wireworm *Melanotus communis* (Gyll.) in South Florida', *Florida Entomologist*, 65(4), pp. 574–574. doi: 10.2307/3494691.
- Hall, D. G. (1988) 'Insects and mites associated with sugarcane in Florida', *Florida Entomologist*, 71(2), pp. 138–150.
- Hall, D. G. (1990) 'Stand and Yield Losses in Sugarcane Caused by the Wireworm *Melanotus communis* (Coleoptera: Elateridae) Infesting Plant Cane in Florida', *The Florida Entomologist*, p. 298. doi: 10.2307/3494815.
- Hebanowska, E. *et al.* (1989) 'The composition of cuticular hydrocarbons of the cereal aphids *Sitobion avenae* F. (Homoptera, Aphididae)', *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 94(4), pp. 723–727. doi: 10.1016/0305-0491(89)90156-9.
- Heil, M. (2014) 'Herbivore-induced plant volatiles: targets, perception and unanswered questions', *New Phytologist*, 204(2), pp. 297–306. doi: 10.1111/nph.12977.
- Hemerik, L., Gort, G. and Brussaard, L. (2003) 'Food Preference of Wireworms Analyzed with Multinomial Logit Models', *Journal of Insect Behavior*, 16(5), pp. 647–665. doi: 10.1023/B:JOIR.0000007701.04296.45.
- van Herk, W. G. *et al.* (2007) 'Mortality of five wireworm species (Coleoptera: Elateridae) following topical application of clothianidin and chlorpyrifos', *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 104(7), pp. 55–63.
- Van Herk, W. G. *et al.* (2010) 'Possible aversion learning in the Pacific Coast wireworm', *Physiological Entomology*, 35(1), pp. 19–28. doi: 10.1111/j.1365-3032.2009.00705.x.
- Van Herk, W. G. *et al.* (2015) 'Predation of *Thereva nobiletata* (Fabricius) (Diptera: Therevidae) on *Agriotes obscurus* L. (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of Applied Entomology*, 139(1–2), pp. 154–157. doi: 10.1111/jen.12162.
- van Herk, W. G. and Vernon, R. S. (2006) 'Effect of temperature and soil on the control of a wireworm, *Agriotes obscurus* L. (Coleoptera: Elateridae) by flooding', *Crop Protection*, 25(9), pp. 1057–1061. doi: 10.1016/j.cropro.2006.01.007.
- van Herk, W. G. and Vernon, R. S. (2011) 'Mortality of *Metarhizium anisopliae* -infected wireworms (Coleoptera : Elateridae) and feeding on wheat seedlings are affected by wireworm weight', *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 108, pp. 38–40.
- van Herk, W. G. and Vernon, R. S. (2013a) 'Categorization and numerical assessment of wireworm mobility over time following exposure to bifenthrin', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 115–123. doi: 10.1007/s10340-011-0381-2.
- van Herk, W. G. and Vernon, R. S. (2013b) 'Wireworm damage to wheat seedlings: Effect of temperature and wireworm state', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 63–75. doi: 10.1007/s10340-012-0461-y.
- Van Herk, W. G. and Vernon, R. S. (2014) *Click Beetles and Wireworms (Coleoptera: Elateridae) of Alberta, Saskatchewan, and Manitoba*.
- van Herk, W. G., Vernon, R. S. and McGinnis, S. (2013) 'Response of the dusky wireworm, *Agriotes obscurus* (Coleoptera: Elateridae), to residual levels of bifenthrin in field soil', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 125–136. doi: 10.1007/s10340-011-0386-x.

- Hermann, A. *et al.* (2013) 'Correlations between wireworm damages in potato fields and landscape structure at different scales', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 41–51. doi: 10.1007/s10340-012-0444-z.
- Heuskin, S. *et al.* (2011) 'The use of semiochemical slow-release devices in integrated pest management strategies', *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, 15(3), pp. 459–470.
- Hicks, H. and Blackshaw, R. P. (2008) 'Differential responses of three *Agriotes* click beetle species to pheromone traps', *Agricultural and Forest Entomology*, 10(4), pp. 443–448. doi: 10.1111/j.1461-9563.2008.00397.x.
- Hiltpold, I. *et al.* (2010) 'How maize root volatiles affect the efficacy of entomopathogenic nematodes in controlling the western corn rootworm?', *Chemoecology*, 20(2), pp. 155–162. doi: 10.1007/s00049-009-0034-6.
- Hiltpold, I. *et al.* (2011) 'Systemic root signalling in a belowground, volatile-mediated tritrophic interaction', *Plant, Cell and Environment*, 34(8), pp. 1267–1275. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02327.x.
- Hiltpold, I. and Turlings, T. C. J. (2008) 'Belowground chemical signaling in maize: When simplicity rhymes with efficiency', *Journal of Chemical Ecology*, 34(5), pp. 628–635. doi: 10.1007/s10886-008-9467-6.
- Horton, D. R. and Landolt, P. J. (2002) 'Orientation response of Pacific coast wireworm (Coleoptera: Elateridae) to food baits in laboratory and effectiveness of baits in field', *Canadian Entomologist*, 134(3), pp. 357–367. doi: 10.4039/Ent134357-3.
- Howard, R. W., McDaniel, C. A. and Blomquist, G. J. (1978) 'Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae)', *Journal of Chemical Ecology*, 4(2), pp. 233–245. doi: 10.1007/BF00988058.
- Hubo (2019) *Kreator KRT561005 4R brosse abrasive acier*. Available at: <https://www.hubo.be/fr/p/kreator-krt561005-4r-brosse-abrasive-acier/520775.html>.
- Huiting, H. F. and Ester, A. (2009) 'Neonicotinoids as seed potato treatments to control wireworms.', *Communications in agricultural and applied biological sciences*, 74(1), pp. 207–16. Available at: <https://europepmc.org/abstract/med/20218529>.
- INRA (2019) *Agriotes spp. (Taupins), Biologie, Ephytia*. Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/20006/Biocontrol-Biologie>.
- Intrachem (2005) *Contro gli elateridi della patata e della carota*.
- Jactel, H. *et al.* (2019) 'Alternatives to neonicotinoids', *Environment International*. Elsevier, 129(April), pp. 423–429. doi: 10.1016/j.envint.2019.04.045.
- Jary, S. G. (1942) 'Wireworms and Crop Production', *Annals of Applied Biology*, 29(2), pp. 150–155. doi: 10.1111/j.1744-7348.1942.tb07582.x.
- Jedlička, P. and Frouz, J. (2007) 'Population dynamics of wireworms (Coleoptera, Elateridae) in arable land after abandonment', *Biologia*, 62(1), pp. 103–111. doi: 10.2478/s11756-007-0017-4.
- Jeuniaux, C. (1996) *Faune de Belgique: Elateridés (Elateridae)*. Bruxelles: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

- Johnson, S. N. *et al.* (2008) 'Varietal susceptibility of potatoes to wireworm herbivory', *Agricultural and Forest Entomology*, 10(2), pp. 167–174. doi: 10.1111/j.1461-9563.2008.00372.x.
- Johnson, S. N. *et al.* (2010) 'Below-ground herbivory and root toughness: A potential model system using lignin-modified tobacco', *Physiological Entomology*, 35(2), pp. 186–191. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00723.x.
- Johnson, S. N. and Gregory, P. J. (2006) 'Chemically-mediated host-plant location and selection by root-feeding insects', *Physiological Entomology*, 31(1), pp. 1–13. doi: 10.1111/j.1365-3032.2005.00487.x.
- Johnson, S. N. and Nielsen, U. N. (2012) 'Foraging in the Dark - Chemically Mediated Host Plant Location by Belowground Insect Herbivores', *Journal of Chemical Ecology*, 38(6), pp. 604–614. doi: 10.1007/s10886-012-0106-x.
- Johnson, S. N. and Rasmann, S. (2015) 'Root-Feeding Insects and Their Interactions with Organisms in the Rhizosphere', *Annual Review of Entomology*, 60(1), pp. 517–535. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020608.
- Jonasson, T. and Olsson, K. (1994) 'The influence of glycoalkaloids, chlorogenic acid and sugars on the susceptibility of potato tubers to wireworm', *Potato Research*, 37(3), pp. 205–216. doi: 10.1007/BF02360510.
- Jung, J. *et al.* (2014) 'SIMAGRIO-W: Development of a prediction model for wireworms in relation to soil moisture, temperature and type', *Journal of Applied Entomology*, 138(3), pp. 183–194. doi: 10.1111/jen.12021.
- Kabaluk, J. T. and Ericsson, Jerry D (2007) 'Environmental and behavioral constraints on the infection of wireworms by *Metarhizium anisopliae*.' , *Environmental entomology*, 36(6), pp. 1415–20. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18284769>.
- Kabaluk, J. T. and Ericsson, Jerry D. (2007) 'Metarhizium anisopliae seed treatment increases yield of field corn when applied for wireworm control', *Agronomy Journal*, 99(5), pp. 1377–1381. doi: 10.2134/agronj2007.0017N.
- Kabaluk, J. T., Lafontaine, J. P. and Borden, J. H. (2015) 'An attract and kill tactic for click beetles based on *Metarhizium brunneum* and a new formulation of sex pheromone', *Journal of Pest Science*, 88(4), pp. 707–716. doi: 10.1007/s10340-015-0661-3.
- Kabaluk, J. T., Vernon, R. S. and Goettel, M. S. (2007) 'Mortality and infection of wireworm, *Agriotes obscurus* [Coleoptera: Elateridae], with inundative field applications of *Metarhizium anisopliae*', *Phytoprotection*, 88(2), p. 51. doi: 10.7202/018055ar.
- Kabaluk, T. *et al.* (2005) 'Metarhizium anisopliae as a biological control for wireworms and a report of some other naturally-occurring parasites', *IOBC/WPRS Bulletin*, 28(2), pp. 109–115.
- Kabaluk, T. *et al.* (2013) 'Agriotes spp. L., wireworms and click beetles (Coleoptera: Elateridae)', in Mason, P. G. and Gillespie, D. R. (eds) *Biological Control Programmes in Canada 2001-2012*. Wallingford: CABI, pp. 72–82. Available at: https://books.google.be/books?id=txb4AgAAQBAJ&pg=PR4&lpg=PR4&dq=Mason,+P.G.,+Gillespie,+D.R.,+2013.+Biological+Control+Programmes+in+Canada+2001-2012.+CABI.&source=bl&ots=x01xHayZMZ&sig=ACfU3U2JX8rIP0_yvib-SIBsMd1sniJlQ&hl=fr&sa=X&ved=2ahUKEwjD-Lj395fiAh.

- Kamm, J. A., Davis, H. G. and McDonough, L. M. (1983) 'Attractants for Several Genera and Species of Wireworms (Coleoptera: Elateridae)', *The Coleopterists Bulletin*, 36(1), pp. 16–18.
- Keaster, A. J., Chippendale, G. M. and Pill, B. A. (1975) 'Feeding Behavior and Growth of the Wireworms *Melanotus depressus* and *Limonius dubitans*: Effect of Host Plants, Temperature, Photoperiod, and Artificial Diets', *Environmental Entomology*, 4(4), pp. 591–595. doi: 10.1093/ee/4.4.591.
- Keiser, A., Häberli, M. and Stamp, P. (2012a) 'Drycore Appears to Result from an Interaction between *Rhizoctonia solani* and Wireworm (*Agriotes* ssp.)-Evidence from a 3-Year Field Survey', *Potato Research*, 55(1), pp. 59–67. doi: 10.1007/s11540-012-9207-8.
- Keiser, A., Häberli, M. and Stamp, P. (2012b) 'Quality deficiencies on potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers caused by *Rhizoctonia solani*, wireworms (*Agriotes* ssp.) and slugs (*Deroceras reticulatum*, *Arion hortensis*) in different farming systems', *Field Crops Research*. Elsevier B.V., 128, pp. 147–155. doi: 10.1016/j.fcr.2012.01.004.
- Kihika, R. *et al.* (2017) 'Parasitic nematode *Meloidogyne incognita* interactions with different *Capsicum annum* cultivars reveal the chemical constituents modulating root herbivory', *Scientific Reports*, 7(1), pp. 4–13. doi: 10.1038/s41598-017-02379-8.
- Kirfman, G. W., Keaster, A. J. and Story, R. N. (1986) 'An improved wireworm (Coleoptera: Elateridae) sampling technique for midwest cornfields', *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59(1), pp. 37–41.
- Kleespies, R. G. *et al.* (2012) 'A survey of microbial antagonists of *Agriotes* wireworms from Germany and Italy', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 99–106. doi: 10.1007/s10340-012-0447-9.
- Kölliker, U. ; Biasio, L. ; Jossi, W. (2011) 'Potential control of Swiss wireworms with entomopathogenic fungi', *IOBC/WPRS Bulletin*, 66, pp. 517–520. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20113280403>.
- Koppert (2013) *Koppert Biological systems; gamme piégeage*. Available at: http://sd-5.archive-host.com/membres/up/5921a88b40460a8eca7a2e295962cb1e58855fef/Plaquettes_commerciales/GAMME_PIEGEAGE_oct2013__A3__WEB.pdf.
- Kostenko, O., Mulder, P. P. J. and Bezemer, T. M. (2013) 'Effects of Root Herbivory on Pyrrolizidine Alkaloid Content and Aboveground Plant-Herbivore-Parasitoid Interactions in *Jacobaea vulgaris*', *Journal of Chemical Ecology*, 39(1), pp. 109–119. doi: 10.1007/s10886-012-0234-3.
- Kozina, A. *et al.* (2013) 'Influence of climatic conditions on the distribution, abundance and activity of *Agriotes lineatus* L. adults in sex pheromone traps in Croatia', *International Journal of Biometeorology*, 57(4), pp. 509–519. doi: 10.1007/s00484-012-0577-z.
- Kudryavtsev, I. *et al.* (1993) 'Determination of distribution of harmful click beetle species (Coleoptera, Elateridae) by synthetic sex pheromones', *Journal of Chemical Ecology*, 19(8), pp. 1607–1611. doi: 10.1007/BF00982295.
- Kuhar, T. P. and Alvarez, J. M. (2008) 'Timing of injury and efficacy of soil-applied insecticides against wireworms on potato in Virginia', *Crop Protection*, 27, pp. 792–798. doi: 10.1016/j.cropro.2007.11.011.
- Kupferschmied, P., Maurhofer, M. and Keel, C. (2013) 'Promise for plant pest control: root-associated pseudomonads with insecticidal activities', *Frontiers in Plant Science*, 4(July), pp. 1–17. doi: 10.3389/fpls.2013.00287.

- Lacey, L. A. *et al.* (2007) 'Gut bacteria associated with the Pacific Coast wireworm, *Limonius canus*, inferred from 16s rDNA sequences and their implications for control', *Phytoparasitica*, 35(5), pp. 479–489. doi: 10.1007/BF03020607.
- Ladurner, E. *et al.* (2009) 'Efficacy evaluation of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* strain ATCC 74040 against wireworms (*Agriotes* spp.) on potato', *Insect Pathogens and Insect Parasitic Nematodes IOBC/wprs Bulletin*, 45, pp. 445–448.
- Lafrance, J. and Cartier, J. J. (1964) 'Distribution of wireworm population (Coleoptera: Elateridae) in unfrozen and frozen organic soils of southwestern Quebec', *Phytoprotection*, 45(2), pp. 83–87. Available at: <https://www.cabi.org/ISC/abstract/19660500499>.
- Lafrance, J. and Tremblay, R. (1964) 'Apparatus for separating grass and soil from turf for collecting wireworm larvae (Coleoptera : Elateridae) in organic soils', *Can. J. Plant Sci*, 44, pp. 212–213.
- Lagasa, E. H. *et al.* (2006) '2005 Western Washington Delimiting Survey for *Agriotes obscurus* and *A. lineatus* (Coleoptera : Elateridae), Exotic Wireworm Pests New to the United States 2005 Project Objectives', 144.
- Lange, W. H., Carlson, E. C. and Leach, L. D. (1949) 'Seed Treatments for Wireworm Control with Particular Reference to the Use of Lindane¹', *Journal of Economic Entomology*, 42(6), pp. 942–955. doi: 10.1093/jee/42.6.942.
- Larsen, N. A. *et al.* (2013) 'Varietal susceptibility to the corn wireworm *Melanotus communis* (Coleoptera: Elateridae) in sugarcane', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 91–98. doi: 10.1007/s10340-012-0435-0.
- Lawo, N. C. *et al.* (2011) 'The volatile metabolome of grapevine roots: First insights into the metabolic response upon phylloxera attack', *Plant Physiology and Biochemistry*. Elsevier Masson SAS, 49(9), pp. 1059–1063. doi: 10.1016/j.plaphy.2011.06.008.
- Leclerque, A. *et al.* (2011) 'Genetic and Electron-Microscopic Characterization of "Rickettsiella agriotidis", a new Rickettsiella Pathotype Associated with Wireworm, *Agriotes* sp. (Coleoptera: Elateridae)', *Current Microbiology*, 63(2), pp. 158–163. doi: 10.1007/s00284-011-9958-5.
- Leclerque, A. *et al.* (2013) 'Ribosomal RNA phylogeny of bacterial and fungal pathogens of *Agriotes* wireworms', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 107–113. doi: 10.1007/s10340-012-0450-1.
- Levicek, C. (no date) *Illustrations: larve de taupin, olfactomètre*. Available at: <https://carolinelevicek.com/>.
- Lilly, C. E. and McGinnis, A. J. (1968) 'Quantitative responses of males of *Limonius californicus* (Coleoptera: Elateridae) to female sex pheromone.', *The Canadian Entomologist*, 100(10), pp. 1071–1078. Available at: <https://www.cambridge.org/core/journals/canadian-entomologist/article/quantitative-responses-of-males-of-limoni-us-californicus-coleoptera-elateridae-to-female-sex-pheromone/63CE99AB1DEFAE8CBAD360569D651AB5>.
- Lindroth, E. and Clark, T. L. (2009) 'Phylogenetic Analysis of an Economically Important Species Complex of Wireworms (Coleoptera: Elateridae) in the Midwest', *Journal of Economic Entomology*, 102(2), pp. 743–749. doi: 10.1603/029.102.0235.
- Loughrin, J. H., Potter, D. A. and Hamilton-Kemp, T. R. (1995) 'Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for the Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman)', *Journal of Chemical Ecology*, 21(10), pp. 1457–1467. doi: 10.1007/BF02035145.

- Maag, D. *et al.* (2014) '3- β -d-Glucopyranosyl-6-methoxy-2-benzoxazolinone (MBOA-N-Glc) is an insect detoxification product of maize 1,4-benzoxazin-3-ones', *Phytochemistry*. Elsevier Ltd, 102, pp. 97–105. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.03.018.
- Meier, U. (2001) 'Stades phénologiques des mono-et dicotylédones cultivées', *Centre Fédéral de Recherches Biologiques pour l'Agriculture et les Forêts*, pp. 1–86.
- Miles, H. W. (1942) 'Wireworms and agriculture, with special reference to *Agriotes obscurus* L.', *Annals of Applied Biology*, 29(2), pp. 176–180. doi: 10.1111/j.1744-7348.1942.tb07585.x.
- Milonas, P. G. *et al.* (2010) 'Optimization of pheromone trapping method for click beetles (*Agriotes* spp.) in Greece', *Phytoparasitica*, 38(5), pp. 429–434. doi: 10.1007/s12600-010-0125-5.
- De Moraes, C. M., Mescher, M. C. and Tumlinson, J. H. (2001) 'Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females', *Nature*, 410(6828), pp. 577–579. doi: 10.1038/35069058.
- Morton, A. and Garcia-del-Pino, F. (2016) 'Laboratory and field evaluation of entomopathogenic nematodes for control of *Agriotes obscurus* (L.) (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of Applied Entomology*, 141(4), pp. 241–246. doi: 10.1111/jen.12343.
- Mulerčikas, P., Tamutis, V. and Kazlauskaitė, S. (2012) 'Species composition and abundance of Click-Beetles (Coleoptera, Elateridae) in Agrobiocenoses in Southern Lithuania', *Polish Journal of Environmental Studies*, 21(2), pp. 425–433.
- Pantoja, A., Hagerty, A. M. and Emmert, S. Y. (2010) 'A Seasonal Survey of Click Beetles in Two Potato Production Areas of Interior Alaska', *American Journal of Potato Research*, 87(6), pp. 531–536. doi: 10.1007/s12230-010-9163-2.
- Parker, W. E. (1994) 'Evaluation of the use of food baits for detecting wireworms (*Agriotes* spp., Coleoptera: Elateridae) in fields intended for arable crop production', 13(4), pp. 271–276.
- Parker, W. E. (1996) 'The development of baiting techniques to detect wireworms (*Agriotes* spp., Coleoptera: Elateridae) in the field, and the relationship between bait-trap catches and wireworm damage to potato', 1(6), pp. 521–527.
- Parker, W. E. (2005) 'Practical implementation of a wireworm management strategy – lessons from the UK potato industry', *IOBC/wprs Bulletin*, 28(2), pp. 87–90.
- Parker, W. E., Cox, T. and James, D. (1994) 'Evaluation of the use of baited traps to assess the risk of wireworm damage to potato', in *Brighton Crop Protection Conference, Pests and Diseases*. British Crop Protection Council, p. 199±204. Available at: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB9626188>.
- Parker, W. E. and Howard, J. J. (2000) 'Assessment of the relative susceptibility of potato cultivars to damage by wireworms (*Agriotes* spp.)', *Tests of Agrochemicals and Cultivars*, 21, pp. 15–16. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20013124394>.
- Parker, W. E. and Howard, J. J. (2001) 'The biology and management of wireworms (*Agriotes* spp.) on potato with particular reference to the U.K.', *Agricultural and Forest Entomology*, 3, pp. 85–98. doi: 10.1046/j.1461-9563.2001.00094.x.
- Peñuelas, J. *et al.* (2014) 'Biogenic volatile emissions from the soil', *Plant, Cell and Environment*, 37(8), pp. 1866–1891. doi: 10.1111/pce.12340.

Peterson, M. A. *et al.* (2007) 'Profiles of cuticular hydrocarbons mediate male mate choice and sexual isolation between hybridising *Chrysochus* (Coleoptera: Chrysomelidae)', *Chemoecology*, 17(2), pp. 87–96. doi: 10.1007/s00049-007-0366-z.

Phytoweb (2019) *Phytoweb, Rechercher autorisations, ravageur, taupins (Agriotes)*. Available at: <https://fytoweb.be/fr/autorisations>.

Pic, M. *et al.* (2008) 'Les taupins du genre *Agriotes* démasqués par leurs empreintes génétiques', in *AFPP – 8 ème Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture*. Montpellier, pp. 23–32.

Poggi, S. *et al.* (2018) 'Relative influence of climate and agroenvironmental factors on wireworm damage risk in maize crops', *Journal of Pest Science*. Springer Berlin Heidelberg, 91(2), pp. 585–599. doi: 10.1007/s10340-018-0951-7.

Poidatz, J. (2019) *Cycle de développement des taupins, Koppert*. Available at: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/20006/Biocontrol-Biologie>.

Poinar, G. O. and Georgis, R. (1990) 'Characterization and field application of Heterorhabditis bacteriophora ; strain HP88 (Heterorhabditidae : Rhabditida)', *Revue Nematologica*, 13(4), pp. 387–393.

Pomonis, J. G. and Hakk, H. (1984) 'Alkanes from surface lipids of sunflower stem weevil, *Cylindrocopturus adspersus* (LeConte)', *Journal of Chemical Ecology*, 10(9), pp. 1335–1347. doi: 10.1007/BF00988115.

Popov, C. *et al.* (2001) 'Control of wireworms by seed treatment in Romania', pp. 1–12.

Price Jones, D. and Jones, F. G. W. (1947) 'Wireworms and the Sugar-Beet Crop: Field Trials and Observations', *Annals of Applied Biology*, 34(4), pp. 562–574. doi: 10.1111/j.1744-7348.1947.tb06389.x.

Rabb, R. L. (1963) 'Biology of *Conoderus vespertinus* in the Piedmont Section of North Carolina (Coleoptera: Elateridae)1', *Annals of the Entomological Society of America*, 56(5), pp. 669–676. doi: 10.1093/aesa/56.5.669.

Rasmann, S. *et al.* (2005) 'Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots', *Nature*, 434(7034), pp. 732–737. doi: 10.1038/nature03451.

Rasmann, S. and Turlings, T. C. J. (2007) 'Simultaneous feeding by aboveground and belowground herbivores attenuates plant-mediated attraction of their respective natural enemies', *Ecology Letters*, 10(10), pp. 926–936. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01084.x.

Rasmann, S. and Turlings, T. C. J. (2008) 'First insights into specificity of belowground tritrophic interactions', *Oikos*, 117(3), pp. 362–369. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16204.x.

Rastogi, M., Singh, S. and Pathak, H. (2002) 'Emission of carbon dioxide from soil', *Current Science*, 82(5), pp. 510–517.

Reddy, G. V. P. *et al.* (2014) 'Evaluation of the effectiveness of entomopathogens for the management of wireworms (Coleoptera: Elateridae) on spring wheat', *Journal of Invertebrate Pathology*. Elsevier Inc., 120, pp. 43–49. doi: 10.1016/j.jip.2014.05.005.

Reddy, G. V. P. and Tangtrakulwanich, K. (2014) 'Potential Application of Pheromones in Monitoring, Mating Disruption, and Control of Click Beetles (Coleoptera: Elateridae)', *ISRN Entomology*, 2014, pp. 1–8. doi: 10.1155/2014/531061.

- Riley, T. J. and Keaster, A. J. (1979) 'Wireworms Associated with Corn: Identification of Larvae of Nine Species of *Melanotus* from the North Central States', *Annals of the Entomological Society of America*, 72, pp. 408–414. doi: 10.1093/aesa/72.3.408.
- Ritter, C. and Richter, E. (2013) 'Control methods and monitoring of *Agriotes* wireworms (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of Plant Diseases and Protection*, 120(1), pp. 4–15. doi: 10.1007/BF03356448.
- Robert, C. A. M., Veyrat, N., *et al.* (2012) 'A specialist root herbivore exploits defensive metabolites to locate nutritious tissues', *Ecology Letters*, 15(1), pp. 55–64. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01708.x.
- Robert, C. A. M., Erb, M., *et al.* (2012) 'Herbivore-induced plant volatiles mediate host selection by a root herbivore', *New Phytologist*, 194(4), pp. 1061–1069. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04127.x.
- Rockwood, L. P. (no date) 'Entomogenous Fungi of the Genus *Metarrhizium* on Wireworms in the Pacific Northwest', *Annals of the Entomological Society of America*, 43(4), pp. 495–498. doi: 10.1093/aesa/43.4.495.
- Rodriguez-Saona, C., R., B. and Isaacs, R. (2012) 'Manipulation of Natural Enemies in Agroecosystems: Habitat and Semiochemicals for Sustainable Insect Pest Control', *Integrated Pest Management and Pest Control - Current and Future Tactics*. doi: 10.5772/30375.
- Salt, G. and Hollick, F. S. J. (1944) 'Studies of wireworm populations. II. Spatial distribution', *Annals of Applied Biology*, 31(1), pp. 52–64. doi: 10.1111/j.1744-7348.1944.tb06208.x.
- Salt, G. and Hollick, F. S. J. (1949) 'Studies of wireworm population III. Some effects of cultivation', *Annals of Applied Biology*, 36(2), pp. 169–186. doi: 10.1111/j.1744-7348.1949.tb06407.x.
- Saussure, S. *et al.* (2015) 'Management of wireworm damage in maize fields using new, landscape-scale strategies', *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), pp. 793–802. doi: 10.1007/s13593-014-0279-5.
- Schalk, J. M. *et al.* (1993) 'Potential of Non-chemical Control Strategies for Reduction of Soil Insect Damage in Sweetpotato', *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 118(5), pp. 605–608. doi: 10.21273/jashs.118.5.605.
- Schallhart, N. *et al.* (2009) 'Dispersal abilities of adult click beetles in arable land revealed by analysis of carbon stable isotopes', *Agricultural and Forest Entomology*, 11(3), pp. 333–339. doi: 10.1111/j.1461-9563.2009.00428.x.
- Schallhart, N. *et al.* (2011) 'Stable isotope analysis reveals whether soil-living elaterid larvae move between agricultural crops', *Soil Biology and Biochemistry*. Elsevier Ltd, 43(7), pp. 1612–1614. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.03.024.
- Siirde, K. *et al.* (1993) 'Structure-activity relationship of synthetic pheromone components in sex communication of click beetles (Coleoptera, Elateridae)', *Journal of Chemical Ecology*, 19(8), pp. 1597–1606. doi: 10.1007/BF00982294.
- Simmons, C. L., Pedigo, L. P. and Rice, A. E. (1998) 'Evaluation of Seven Sampling Techniques for Wireworms (Coleoptera : Elateridae)', pp. 1062–1068.
- Soler, R. *et al.* (2007) 'Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals', *Oikos*, 116(3), pp. 367–376. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15501.x.

- Sonnemann, I., Grunz, S. and Wurst, S. (2014) 'Horizontal migration of click beetle (*Agriotes* spp.) larvae depends on food availability', *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 150(2), pp. 174–178. doi: 10.1111/eea.12150.
- Staudacher, K. *et al.* (2011) 'PCR-based species identification of *Agriotes* larvae', *Bulletin of Entomological Research*, 101(2), pp. 201–210. doi: 10.1017/S0007485310000337.
- Staudacher, K., Schallhart, N., Pitterl, P., *et al.* (2013) 'Occurrence of *Agriotes* wireworms in Austrian agricultural land', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 33–39. doi: 10.1007/s10340-011-0393-y.
- Staudacher, K., Schallhart, N., Thalinger, B., *et al.* (2013) 'Plant diversity affects behavior of generalist root herbivores, reduces crop damage, and enhances crop yield', *Ecological Applications*, 23(5), pp. 1135–1145. doi: 10.1890/13-0018.1.
- Stoppacher, N. *et al.* (2010) 'Identification and profiling of volatile metabolites of the biocontrol fungus *Trichoderma atroviride* by HS-SPME-GC-MS', *Journal of Microbiological Methods*, 81(2), pp. 187–193. doi: 10.1016/j.mimet.2010.03.011.
- Sufyan, M., Neuhoﬀ, D. and Furlan, L. (2011) 'Assessment of the range of attraction of pheromone traps to *Agriotes lineatus* and *Agriotes obscurus*', *Agricultural and Forest Entomology*, 13(3), pp. 313–319. doi: 10.1111/j.1461-9563.2011.00529.x.
- Syngenta (2015) *L'échelle BBCH pour le maïs*. Available at: <https://www.syngenta.fr/agriculture-durable/reglementation/dossier-bbch/article/echelle-bbch-mais>.
- Taupin, P. (2007) 'Dossier taupin. Culture par culture. Une lutte de longue haleine', *Perspectives Agricoles*, 339, pp. 27–31.
- Tharp, C. I., Blodgett, S. L. and Jaronski, S. (2007) 'Control of Wireworm (Elateridae) in Potatoes With Microbial Metarhizium, 2006', *Arthropod Management Tests*, 32(1), pp. 2–4. doi: 10.1093/amt/32.1.e43.
- Thomas, C. A. (1940) 'The biology and control of wireworms. A review of the literature.', *Bulletin of the Pennsylvania Agricultural Experiment Station*, 392, p. 90. Available at: <https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=coo.31924018345920;view=1up;seq=1>.
- Thorpe, W. H. *et al.* (1946) 'The behaviour of wireworms in response to chemical stimulation', *Journal of Experimental Biology*, 23(3–4), pp. 234–266.
- Toba, H. H. *et al.* (1983) 'Susceptibility of the colorado potato beetle and the sugarbeet wireworm to *Steinernema felfiae* and *S. glaseri*', *Journal of Nematology*, 15(4), pp. 597–601.
- Tóth, M., Furlan, L., *et al.* (2002) 'Geranyl hexanoate attracting male click beetles *Agriotes rufipalpis* Brullé and *Agriotes sordidus* Illiger (Col., Elateridae)', *Journal of Applied Entomology*, 126(6), pp. 312–314. doi: 10.1046/j.1439-0418.2002.00667.x.
- Tóth, M., Furlan, L., Lorenzo, *et al.* (2002) 'Identification of sex pheromone composition of click beetle *Agriotes brevis* Candeze', *Journal of Chemical Ecology*, 28(8), pp. 1641–1652. doi: 10.1023/A:1019984714858.
- Tóth, M. *et al.* (2003) 'Identification of pheromones and optimization of bait composition for click beetle pests (Coleoptera: Elateridae) in Central and Western Europe', *Pest Management Science*, 59(4), pp. 417–425. doi: 10.1002/ps.629.

- Tóth, M. *et al.* (2008) 'New sex attractant composition for the click beetle *Agriotes proximus*: Similarity to the pheromone of *Agriotes lineatus*', *Journal of Chemical Ecology*, 34(1), pp. 107–111. doi: 10.1007/s10886-007-9398-7.
- Tóth, M. *et al.* (2011) 'Development of a female-targeted attractant for the click beetle, *Agriotes ustulatus* Schwarz', *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 46(2), pp. 235–245. doi: 10.1556/aphyt.46.2011.2.7.
- Tóth, M. (2013) 'Pheromones and attractants of click beetles: An overview', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 3–17. doi: 10.1007/s10340-012-0429-y.
- Tóth, M. *et al.* (2015) 'Geranyl hexanoate, the female-produced pheromone of *Agriotes sordidus* Illiger (Coleoptera: Elateridae) and its activity on both sexes', *Chemoecology*, 25(1), pp. 1–10. doi: 10.1007/s00049-014-0170-5.
- Traugott, M. *et al.* (2007) 'Evaluating $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratio analysis to investigate trophic relationships of elaterid larvae (Coleoptera: Elateridae)', *Soil Biology and Biochemistry*, 39(5), pp. 1023–1030. doi: 10.1016/j.soilbio.2006.11.012.
- Traugott, M. *et al.* (2008) 'The feeding ecology of elaterid larvae in central European arable land: New perspectives based on naturally occurring stable isotopes', *Soil Biology and Biochemistry*, 40(2), pp. 342–349. doi: 10.1016/j.soilbio.2007.08.013.
- Traugott, M. *et al.* (2015) 'Biology, Ecology, and Control of Elaterid Beetles in Agricultural Land', *Annual Review of Entomology*, 60, pp. 313–334. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-021035.
- Vernon, B., Lagasa, E. and Philip, H. (2001) 'Geographic and temporal distribution of *Agriotes obscurus* and *A. lineatus* (Coleoptera: Elateridae) in British Columbia and Washington as determined by pheromone trap surveys', *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 98, pp. 257–266. Available at: <http://journal.entsocbc.ca/index.php/journal/article/view/572>.
- Vernon, R. S. (2004) 'A ground-based pheromone trap for monitoring *Agriotes lineatus* and *A. obscurus* (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 101, pp. 141–142.
- Vernon, R. S. (2005) 'Aggregation and Mortality of *Agriotes obscurus* (Coleoptera: Elateridae) at Insecticide-Treated Trap Crops of Wheat', *Journal of Economic Entomology*, 98(6), pp. 1999–2005. doi: 10.1603/0022-0493-98.6.1999.
- Vernon, R. S. *et al.* (2008) 'Transitional Sublethal and Lethal Effects of Insecticides After Dermal Exposures to Five Economic Species of Wireworms (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of Economic Entomology*, 101(2), pp. 365–374. doi: 10.1093/jee/101.2.365.
- Vernon, R. S. *et al.* (2009) 'Wireworm Management I: Stand Protection Versus Wireworm Mortality With Wheat Seed Treatments', *Journal of Economic Entomology*, 102(6), pp. 2126–2136. doi: 10.1603/029.102.0616.
- Vernon, R. S., van Herk, W. G., *et al.* (2013) 'Crop protection and mortality of *Agriotes obscurus* wireworms with blended insecticidal wheat seed treatments', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 137–150. doi: 10.1007/s10340-011-0392-z.
- Vernon, R. S., Van Herk, W. G., *et al.* (2013) 'Further Studies on Wireworm Management in Canada: Damage Protection Versus Wireworm Mortality in Potatoes', *Journal of Economic Entomology*, 106(2), pp. 786–799. doi: 10.1603/ec12180.

- Vernon, R. S. *et al.* (2016) 'Companion planting attract-and-kill method for wireworm management in potatoes', *Journal of Pest Science*. Springer Berlin Heidelberg, 89(2), pp. 375–389. doi: 10.1007/s10340-015-0707-6.
- Vernon, R. S. and van Herk, W. G. (2013a) 'Physical exclusion of adult click beetles from wheat with an exclusion trench', *Journal of Pest Science*, 86(1), pp. 77–83. doi: 10.1007/s10340-012-0472-8.
- Vernon, R. S. and van Herk, W. G. (2013b) *Wireworms as Pests of Potato*, *Insect Pests of Potato*. Elsevier Inc. doi: 10.1016/B978-0-12-386895-4.00005-3.
- Vernon, R. S., Van Herk, W. and Tolman, J. (2005) 'European wireworms (*Agriotes* spp.) in North America: Distribution, damage, monitoring, and alternative integrated pest management strategies', *IOBC/wprs Bulletin*, 28(2), pp. 73–79.
- Vernon, R. S., Kabaluk, T. and Behringer, A. (2000) 'Movement of *Agriotes obscurus* (Coleoptera : Elateridae) in strawberry (Rosaceae) plantings with wheat (Gramineae) as a trap crop.', *The Canadian Entomologist*, 132, pp. 231–241. doi: 10.4039/Ent132231-2.
- Vernon, R. S. and Tóth, M. (2007) 'Evaluation of pheromones and a new trap for monitoring *Agriotes lineatus* and *Agriotes obscurus* in the Fraser valley of British Columbia', *Journal of Chemical Ecology*, 33(2), pp. 345–351. doi: 10.1007/s10886-006-9217-6.
- Veyrat, N. *et al.* (2016) 'Herbivore intoxication as a potential primary function of an inducible volatile plant signal', *Journal of Ecology*, 104(2), pp. 591–600. doi: 10.1111/1365-2745.12526.
- Vuts, J. *et al.* (2012) '*Agriotes proximus* and *A. lineatus* (Coleoptera: Elateridae): A comparative study on the pheromone composition and cytochrome c oxidase subunit I gene sequence', *Chemoecology*, 22(1), pp. 23–28. doi: 10.1007/s00049-011-0091-5.
- Wäckers, F. L. and Bezemer, T. M. (2003) 'Root herbivory induces an above-ground indirect defence', *Ecology Letters*, 6(1), pp. 9–12. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00396.x.
- Waliwitiya, R., Isman, M. B. and Vernon, R. S. (2005) 'Insecticidal Activity of Selected Monoterpenoids and Rosemary Oil to *Agriotes obscurus* (Coleoptera: Elateridae)', *Journal of Economic Entomology*, 98(5), pp. 1560–1565.
- Wallinger, C. *et al.* (2013) 'The effect of plant identity and the level of plant decay on molecular gut content analysis in a herbivorous soil insect', *Molecular Ecology Resources*, 13(1), pp. 75–83. doi: 10.1111/1755-0998.12032.
- Wallinger, C. *et al.* (2014) 'How generalist herbivores exploit belowground plant diversity in temperate grasslands', *Molecular Ecology*, 23(15), pp. 3826–3837. doi: 10.1111/mec.12579.
- Wechselberger, K., Racca, P. and Hann, P. (2018) 'ElatPro - Spotting the needle in a haystack: Predicting wireworm activity in top soil for integrated pest management in arable crops - ERA-NET C-IPM', *Impact*, 2018(6), pp. 45–47. doi: 10.21820/23987073.2018.6.45.
- Wilkinson, A. T. S., Finlayson, D. G. and Morley, H. V. (1964) 'Toxic Residues in Soil 9 Years after Treatment with Aldrin and Heptachlor', *Science*, 143(3607), pp. 682–684. doi: 10.1126/science.143.3607.682.
- Williams, L. *et al.* (1993) 'Toxicity of allyl isothiocyanate-amended soil to *Limonius californicus* (Mann.) (Coleoptera: Elateridae) wireworms', *Journal of Chemical Ecology*, 19(6), pp. 1033–1046. doi: 10.1007/BF00987366.

- Willis, R. B., Abney, M. R. and Kennedy, G. G. (2010) 'Survey of Wireworms (Coleoptera: Elateridae) in North Carolina Sweetpotato Fields and Seasonal Abundance of *Conoderus vespertinus*', *Journal of Economic Entomology*, 103(4), pp. 1268–1276. doi: 10.1603/ec09174.
- Witzgall, P., Kirsch, P. and Cork, A. (2010) 'Sex pheromones and their impact on pest management', *Journal of Chemical Ecology*, 36(1), pp. 80–100. doi: 10.1007/s10886-009-9737-y.
- Wraight, S. P. *et al.* (2009) 'Potential for Microbial Biological Control of Coleopteran and Hemipteran Pests of Potato', *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology*, 3(1), pp. 25–38.
- Wu, T. *et al.* (2010) 'Emission of volatile organic sulfur compounds (VOSCs) during aerobic decomposition of food wastes', *Atmospheric Environment*. Elsevier Ltd, 44(39), pp. 5065–5071. doi: 10.1016/j.atmosenv.2010.09.019.
- Yamamura, K. *et al.* (2003) 'Estimation of dispersal distance by mark-recapture experiments using traps: Correction of bias caused by the artificial removal by traps', *Population Ecology*, 45(2), pp. 149–155. doi: 10.1007/s10144-003-0152-x.
- Yates, B. Y. F., Sc, D. and Finney, D. J. (1942) 'Statistical problems in field sampling for wireworms', *Annals of Applied Biology*, 29(2), pp. 156–167.
- Yatsynin, V. *et al.* (1980) 'Identification of active components of the sex pheromones of click beetles *Agriotes gurgistanus*, *A. litigiosus* and *A. lineatus*.', *Khimiya v Sel'skom Khozyaystve*, pp. 33–35.
- Yatsynin, V. *et al.* (1991) 'Pheromones of the click beetles *Agriotes tadjikistanicus*, *A. lineatus* *A. meticulosus* *A. caspicus* (Coleoptera: Elateridae)', *Problemy Khimicheskoy Kommunikacii Zhivotnykh*, pp. 101–106.
- Yatsynin, V. G., Rubanova, E. V. and Okhrimenko, N. V. (1996) 'Identification of female-produced sex pheromones and their geographical differences in pheromone gland extract composition from click beetles (Col., Elateridae)', *Journal of Applied Entomology*, 120(1–5), pp. 463–466. doi: 10.1111/j.1439-0418.1996.tb01636.x.
- Yatsynin, V., Karpenko, N. and Orlov, V. (1986) 'Sex pheromone of the click beetle *Agriotes sputator* L. (Coleoptera: Elateridae).', *Khimicheskaya Kommunikaciya Zhivotnykh*, pp. 53–57.
- Zacharuk, R. Y. (1958) 'Note on Two Forms of *Hypolithus bicolor* Esch. (Coleoptera: Elateridae)', *The Canadian Entomologist*, 90(9), pp. 567–568. doi: 10.4039/Ent90567-9.
- Zacharuk, R. Y. (1962) 'Distribution, Habits, and Development of *Ctenicera Destructor* (Brown) in Western Canada, With Notes on the Related Species *C. Aeripennis* (Kby.) (Coleoptera: Elateridae)', *Canadian Journal of Zoology*, 40(4), pp. 539–552. doi: 10.1139/z62-046.
- Zacharuk, R. Y. (1973) 'Penetration of the Cuticular by the Fungus Layers of Elaterid Invasion Larvae and Notes *Mefarrhizium* on a Bacterial Invasion', *Journal of Invertebrate Pathology*, 21, pp. 101–106.
- Zacharuk, R. Y. and Tinline, R. D. (1968) 'Pathogenicity of *Metarrhizium anisopliae*, and other fungi, for five Elaterids (Coleoptera) in Saskatchewan', *Journal of Invertebrate Pathology*, 12(3), pp. 294–309. doi: 10.1016/0022-2011(68)90331-5.
- Zhao, K. J. *et al.* (1996) 'On the application of steinernematid nematodes against eight lepidopterous and coleopterous insect pests.', *Acta Phytophylacica Sinica*, 23(1), pp. 20–24. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19961700704>.

Zou, C., Li, Z. and Yu, D. (2010) 'Bacillus megaterium strain XTBG34 promotes plant growth by producing 2-pentylfuran', *Journal of Microbiology*, 48(4), pp. 460–466. doi: 10.1007/s12275-010-0068-z.

10. Annexes

Annexe 1 : Figures supplémentaires des prélèvements d'odeurs des plantes de maïs infestées de larves de taupins

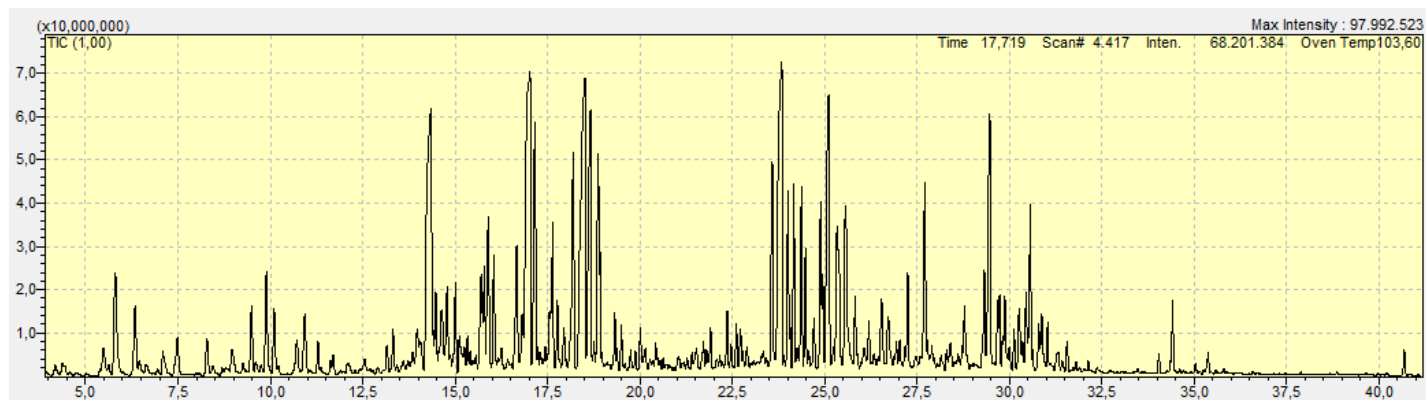


Figure 17: Exemple de chromatogramme (larves)

Tableau 9 : Liste des molécules dans les différentes modalités et aires relatives (%)

| $aire\ relative = \frac{aire\ du\ pic}{aire\ du\ chromatogramme} * 100$ | Control (%) | Healthy (%) | Induced (%) | Larvae (%) | Induced+larvae (%) |
|---|-------------|-------------|-------------|------------|--------------------|
| 2-Butanone, 3-methyl- | 0.07±0.13 | 0.08±0.15 | 0.24±0.29 | 0.08±0.23 | 0.19±0.16 |
| Dimethyl trisulfide | 0.08±0.23 | 0.19±0.24 | 0.15±0.22 | 0.07±0.11 | 0.18±0.14 |
| Furan, 2-pentyl- | 0.50±0.92 | 0.40±0.79 | 0.81±0.87 | 1.08±0.63 | 0.17±0.44 |
| Dodecane, 2,5-dimethyl- | 0.05±0.07 | 0.08±0.08 | 0.11±0.08 | 0.02±0.05 | 0.04±0.06 |
| (R,S)-5-Ethyl-6-methyl-3E-hepten-2-one | 0.04±0.07 | 0.11±0.17 | 0.08±0.12 | 0.15±0.10 | 0.04±0.08 |
| 2-Methyltetracosane | 0.01±0.03 | 0.01±0.03 | 0.05±0.05 | 0.04±0.06 | 0.04±0.04 |
| 1H-Indene, 2,3,3a,4,7,7a-hexahydro-2,2,4,4,7,7-hexamethyl-, trans- | 0.02±0.05 | 0.05±0.05 | 0.02±0.04 | 0.03±0.05 | 0.03±0.05 |

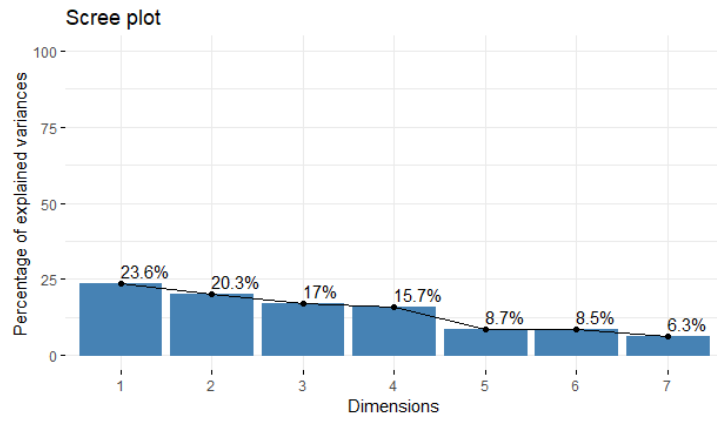


Figure 18: Valeurs propres de l'ACP

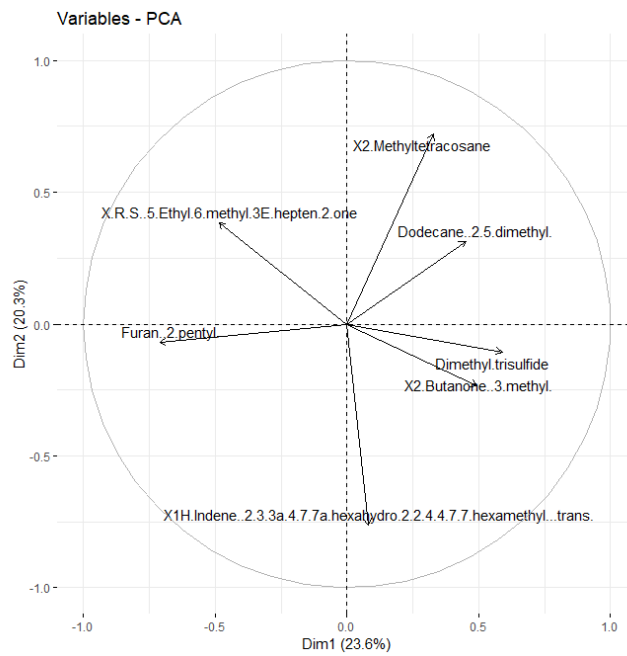


Figure 19: Cercle des corrélations des variables (molécules) dans le premier plan factoriel

Annexe2 : Résultats précédents des variétés A et C d'Arvalis

- Dégâts dus aux larves de taupins sur le terrain :

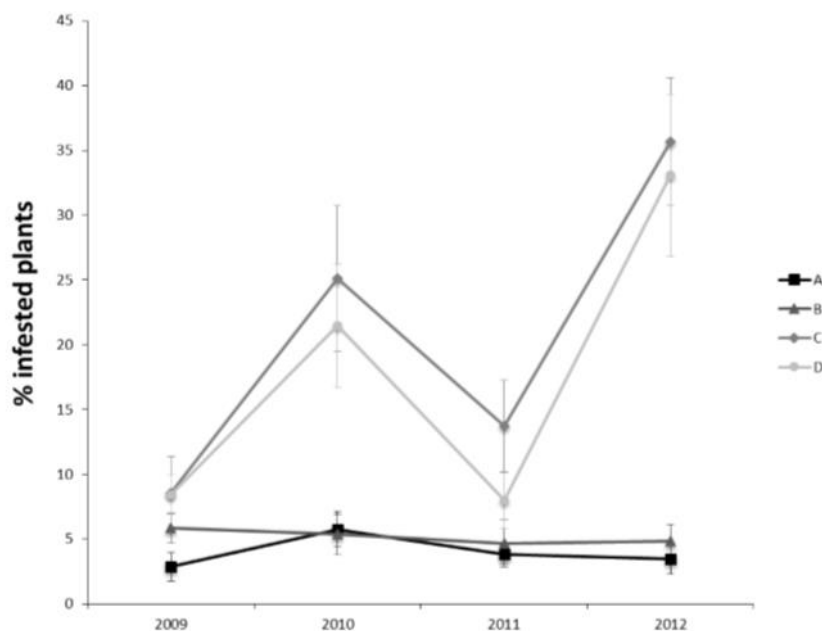


Figure 20: Pourcentages (%) de plantes de maïs infestées des variétés A, B, C et D de 2009 à 2012 (La Forgia et al., 2019)

Tableau 10 : Pourcentage moyen de plantes infestées et analyse statistique pour les variétés A à D de 2009 à 2012 (La Forgia et al., 2019)

| | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | Full period |
|---------------------|------|--------|-------|--------|-------------|
| Var. A | 2.87 | 5.74 | 3.82 | 3.47 | 3,97 |
| Var. B | 5,85 | 5,37 | 4,67 | 4,81 | 5,17 |
| Var. C | 8.54 | 25.11 | 13.73 | 35.67 | 20,76 |
| Var. D | 8.42 | 21.46 | 7.99 | 33.06 | 17,73 |
| F | 2.21 | 7.38 | 3.83 | 18.38 | 18.35 |
| df residuals | 3-28 | 3-28 | 3-28 | 3-28 | 3-124 |
| p-value | 0.11 | <0.001 | 0.02 | <0.001 | <0.001 |

- Analyse des profils de COVs (SPME et GC-MS) :

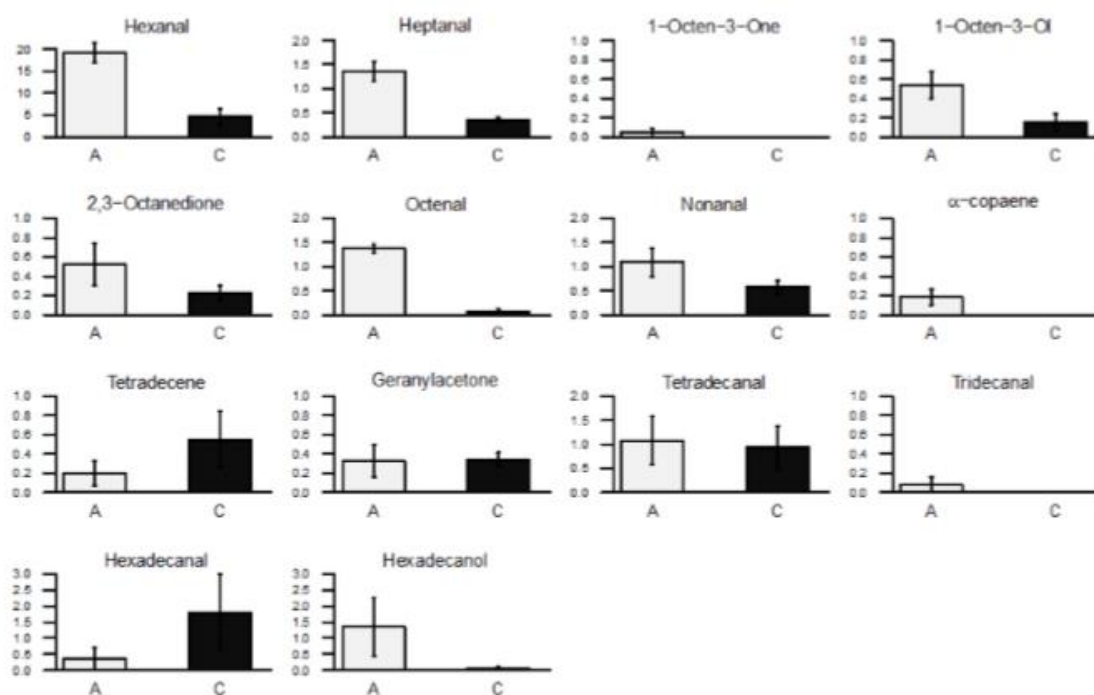


Figure 21: Aires relatives (%) des molécules (moyennes avec erreurs standards) dans les variétés A et C (La Forgia et al., 2019)

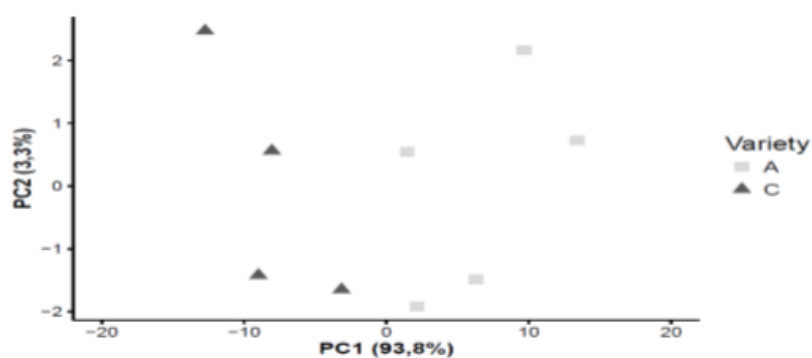


Figure 22: ACP sur les profils de COVs des variétés de maïs A et C (La Forgia et al., 2019)