

VÉGÉPHYL – 12^{ÈME} CONFERENCE INTERNATIONALE SUR LES RAVAGEURS ET AUXILIAIRES EN
AGRICULTURE
26,27 ET 28 OCTOBRE 2021 - MONTPELLIER SUPAGRO

RECOURIR AUX COMPOSES ORGANIQUES VOLATILS POUR PROTEGER LE MAÏS CONTRE LES TAUPINS

J-B. THIBORD⁽¹⁾, D. LA FORGIA⁽²⁾, P. LARROUDE⁽¹⁾, F. VERHEGGEN⁽²⁾

⁽¹⁾ ARVALIS – INSTITUT DU VEGETAL - 21 chemin de Pau - 64 121 Montardon – France

⁽²⁾ GEMBLOUX-AGRO-BIO-TECH, TERRA, University of Liège, Avenue de la Faculté d'Agronomie 2B, 5030 Gembloux - Belgium
jb.thibord@arvalis.fr

RÉSUMÉ

Les plantules de maïs sont sensibles aux attaques de larves de taupins. Des expérimentations ont été réalisées au champ en conditions naturellement infestées par les taupins dans le but d'évaluer les éventuelles différences de niveaux d'attaques selon les variétés. La synthèse de 5 essais, réalisés de 2009 à 2012, a permis de mettre en évidence des différences significatives concernant la fréquence de plantes attaquées par les taupins selon les variétés avec des fréquences de plantes attaquées variant de 4% pour la variété la moins attaquée à 19% pour la variété la plus attaquée. Une des hypothèses susceptibles d'expliquer ce résultat est que les composés organiques volatils (COV) émis par les plantules i) diffèrent selon les lots de semences et ii) agissent sur le comportement des larves de taupins.

Les COV des racines de plantules issues de quatre lots de semences de maïs représentant quatre variétés distinctes et ayant connu des comportements contrastés au champ en situation d'attaques de taupins ont été collectés, séparés, identifiés et quantifiés. Les résultats ont montré que les profils de COV étaient différents selon les variétés sans qu'il soit toutefois possible de relier le profil de COV obtenu au laboratoire et la fréquence de plantes attaquées mesurée au champ.

Des essais biologiques à double choix conduits au laboratoire ont montré que les larves de taupins étaient attirées par les COV libérés par les racines de maïs. Cependant, lorsque les larves se sont vu proposer deux variétés de maïs ayant eu des comportements contrastés au champ et présentant des profils de COV distincts, aucune préférence n'a été mise en évidence.

Le profil de COV libéré par la plantule, qui varie selon le lot de semence étudié, est susceptible d'influencer l'orientation de la larve de taupin vers la plante hôte. Les travaux doivent être poursuivis en élargissant les analyses à d'autres lots de semences et en investiguant d'autres caractéristiques pour identifier les composés susceptibles d'expliquer les différences de sensibilité des plantules de maïs aux attaques de taupins.

Mots-clés : Taupins, maïs, composés organiques volatils

ABSTRACT USE VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS TO PROTECT MAIZE AGAINST WIREWORMS

Maize crops are susceptible to attacks by wireworm larvae during young stages. Trials were carried out in the fields under natural infestation by wireworms in order to assess possible differences of level of damage depending on the varieties. The synthesis of 5 trials, carried out from 2009 to 2012, highlighted significant differences concerning the frequency of plants attacked by wireworms according to the varieties with frequencies of plants attacked varying from 4% for the variety least attacked to 19% for the most attacked variety. One of the hypotheses likely to explain this result is that the volatile organic compounds (VOCs) emitted by the seedlings i) differ according to the seed lots and ii) act on the behavior of wireworms.

VOCs from seedling roots from four lots of maize seeds representing four distinct varieties and contrasting behavior in the field under wireworm attacks were collected, separated, identified and quantified. The results showed that the VOC profiles were different according to the varieties. However, it is not possible to identify a link between the VOC profile obtained in the laboratory and the frequency of attacked plants measured in the field.

Double-choice tests in the laboratory have shown that wireworms are attracted to VOCs released by roots of maize. However, when wireworms were offered two varieties of maize that had contrasted behavior in the field and exhibited distinct VOC profiles, no preferences were identified.

The profile of VOC released by young plants, which varies according to the seed lot studied, is likely to influence the orientation of the wireworms towards the host plant. This work should be continued by widening the analyzes to other seed lots and investigating other characteristics to identify the compounds involved in maize sensitivity to wireworm attacks.

Keywords: Wireworms, maize, volatile organic compounds

INTRODUCTION

Les larves de taupins occasionnent d'importants dégâts sur une grande diversité d'espèces cultivées dont le maïs. En France, les taupins représentent les principaux ravageurs du maïs : environ 25% des surfaces de maïs sont exposées à ce ravageur et les pertes potentielles de rendement en l'absence de protection insecticide sont estimées à environ 8% de la production nationale de maïs grain (Thibord, 2017).

Au cours des dernières décennies, plusieurs stratégies de lutte insecticides ont été mises en œuvre pour protéger les semis de maïs : application de produits en plein puis incorporés dans le sol (organochlorés), en microgranulés localisés dans la raie de semis (carbamates, organo-phosphorés, néonicotinoïdes, pyréthrinoïdes, spinosynes) ou en traitement de semences (néonicotinoïdes, pyréthrinoïdes). A ce jour, parmi les solutions qui demeurent autorisées, seuls les produits en microgranulés localisés dans la raie de semis et dont la substance active appartient à la famille des pyréthrinoïdes présentent un intérêt technique avec des niveaux d'efficacité qui oscillent seulement entre 50 et 75%. Il est donc nécessaire de poursuivre la recherche de solutions permettant de limiter l'incidence des attaques de taupins sur maïs.

Parmi les différentes voies de recherche susceptibles d'être mises en œuvre figurent celles qui concernent les substances sémiiochimiques. Les insectes phytophages localisent généralement les plantes hôtes à l'aide de signaux olfactifs (kairomones) libérés par les plantes. Ces substances sémiiochimiques peuvent être libérées sous forme de mélanges de composés volatils, permettant aux insectes de localiser les hôtes même lorsqu'ils sont cachés parmi un ensemble de plantes non hôtes (Bruce et al. 2005). Les substances sémiiochimiques qui influencent les interactions des ravageurs souterrains ont fait l'objet d'un nombre de travaux plus limité, sans doute parce que l'analyse des émissions volatiles des racines demeure complexe. Les larves de taupin (Coleoptera: Elateridae) localisent les plantes hôtes à l'aide de klinotaxis (Klingler 1957), qui activent des amas de sensilles (organe sensoriel chez les arthropodes) sur les palpes labiaux et maxillaires exposés à des signaux chimiques spécifiques à l'hôte (Doane et Klingler 1978). Plusieurs études ont rapporté que les substances volatiles des racines des plantes affectent l'orientation des larves de taupins (la Forgia et Verheggen 2017; Gfeller et al. 2013; Johnson et Gregory 2006). En particulier, les composés aldéhydiques pourraient influencer la capacité d'*Agriotes sordidus* à localiser les racines d'orge (Barsics et al. 2017), tandis que le CO₂ est la principale source d'attraction (Doane et al. 1975). Récemment, une source artificielle d'émission de dioxyde de carbone, utilisant la levure de boulangerie *Saccharomyces cerevisiae*, a été utilisée pour proposer une stratégie attract-and-kill (Brandl et al. 2017). Par conséquent, la possibilité d'utiliser des substances volatiles des racines pour modifier le comportement des larves de taupins mérite des recherches approfondies.

Nos travaux ont consisté à identifier les composés organiques volatils émis par des plantules de maïs et susceptibles d'agir sur le comportement des larves de taupins. Une première étape a permis de comparer le comportement de différentes variétés de maïs en situations exposées aux larves de taupins en conditions naturelles et en conditions contrôlées. Les racines issues des variétés ayant eu des comportements contrastés dans les essais réalisés au champ ont ensuite fait l'objet d'analyses dans le but de comparer les profils d'odeur et d'identifier les COV (Composés Organiques Volatils) susceptibles d'expliquer les différences de taux de plantes attaquées.

MATERIEL ET METHODES

EXPERIMENTATIONS AU CHAMP

Arvalis a réalisé des expérimentations au champ, en situation comportant une infestation naturelle de larves de taupins, dans le but de comparer le comportement de différentes variétés de maïs. Les essais ont été réalisés de 2009 à 2012 dans deux parcelles distinctes situées dans le sud de la Nouvelle Aquitaine

(Coublucq, 64 et Montardon, 64), zone géographique où l'espèce de taupin *Agriotes sordidus* est dominante.

Les variétés constituant les modalités expérimentales ont été choisies en tenant compte de différents critères intrinsèques à l'hybride (précocité, type de grain, vigueur de départ de la plante). Chaque essai comportait 16 à 20 variétés. La liste de variétés incluses dans les expérimentations a évolué au fil du temps. Seules 6 variétés sont communes dans les 5 essais faisant l'objet de la synthèse.

Le dispositif expérimental était constitué de 8 répétitions au sein desquelles chaque modalité expérimentale était semée sur un rang de six mètres de long. Les semences bénéficiaient d'une protection fongicide. En revanche, aucune protection insecticide n'était appliquée dans ces essais ni en traitement de semences, ni en microgranulés. La densité de semis était d'environ 75 000 grains par hectare, soit environ 35 graines par parcelle élémentaire.

Les notations ont consisté à dénombrer pour chaque parcelle élémentaire le nombre de plantes présentes à la levée (stade 2 feuilles, BBCH 12), puis à dénombrer le nombre de plantes présentes et le nombre de plantes présentant un symptôme d'attaque de taupin à 3 dates différentes après le stade 2 feuilles (BBCH 12) et jusqu'au stade 9-10 feuilles (BBCH 19).

Ainsi, il a été possible de calculer le pourcentage de plantes attaquées par les taupins pour chaque date de notation réalisée après le stade 2 feuilles en additionnant d'une part le nombre de plantes présentant des symptômes d'attaques de taupins et d'autre part les plantes disparues (par comparaison entre le nombre de plantes présentes lors de la notation et le nombre de plantes présentes lors de la notation réalisée au stade 2 feuilles). Les notations ont été réalisées à trois dates différentes dans le but d'obtenir une cinétique et de s'assurer que la disparition de plantes était imputable à des attaques de taupins.

ETUDE DES COMPOSES ORGANIQUES VOLATILS EMIS PAR LES RACINES DE MAÏS

Parmi les variétés de maïs ayant fait l'objet de comparaison au champ, quatre variétés (identifiées plus loin A, B, C et D) ont été sélectionnées pour leur comportement contrasté en situation d'attaques par les taupins : deux variétés présentant les plus faibles taux de plantes attaquées et deux variétés présentant les plus forts taux de plantes attaquées. Des semences de ces variétés ont été envoyées à l'Université de Liège (Gembloux Agro-Bio Tech) qui a procédé à leur mise en culture en conditions contrôlées (germination pendant 3 jours à 25°C dans du coton avec un cycle jour/nuit 16h:8h puis transfert des plantules en pots individuels de 9 cm de diamètre, conservés sous serre à une température de 25-28°C, une humidité relative de 50-65% et une photopériode naturelle).

Les racines des plantules de maïs au stade 3 feuilles (BBCH 13) ont été lavées à l'eau et séchées avant d'être congelées dans de l'azote liquide et immédiatement broyées en poudre. La poudre a été recueillie dans un tube Eppendorf et stockée à -80°C. La poudre a été pesée (500 mg par échantillon), rapidement transférée dans un flacon en verre (20 ml, Gerstel, Allemagne) et placée dans un bain-marie maintenu à 40±1°C pendant 1 h. Cinq répétitions par variété ont été réalisées, ainsi que deux échantillons témoins. Pour la variété C, l'un des échantillons n'a pas été détecté par la machine, réduisant l'expérience à quatre répétitions. Les échantillons de contrôle étaient constitués d'un flacon en verre vide.

Les COV ont été collectés dans l'espace de tête du flacon en verre par micro-extraction en phase solide (SPME; Supelco+, Bellefonte, PA, USA) équipée d'une fibre DVB / CAR / PDMS 50/30 µm préalablement conditionnée à 250°C. La méthode SPME de collecte des COV consistait à mesurer le contenu volatil des racines, qui était considéré comme représentatif de la libération réelle par les racines (Hiltpold et al.2011). La fibre SPME a été désorbée dans l'injecteur d'un chromatographe en phase gazeuse (Agilent Technologies 7890A, Santa Clara, CA, USA) couplé à un spectromètre de masse (Agilent Technologies, modèle 6890n GC System / 5973, Santa Clara, CA, USA). Les COV ont été séparés sur une colonne apolaire (HP-5MS, 30 m de longueur 0,25 mm de diamètre intérieur) en utilisant de l'hélium comme gaz vecteur à un débit de 1,5 ml/min. Après insertion de la fibre, la température de la colonne a été maintenue à 50°C pendant 3 min, puis augmentée à 180°C (+5°C /min), avant une phase finale à +8°C/min pour atteindre 250°C pendant 3 min. L'identification a été effectuée en comparant les spectres de masse enregistrés (EI à 70 eV, gamme de masse scannée 35–350 amu) avec ceux de la bibliothèque Wiley 275.L et en injectant des étalons purs, le cas échéant.

TESTS DE CHOIX DES LARVES DE TAUPINS

Les olfactomètres décrits dans Gfeller et al. (2013) et Barsics et al. (2017) ont été utilisés pour réaliser des analyses comportementales des larves de taupins. Chaque olfactomètre est un tube en verre (32 cm de long et 3,6 cm de diamètre) avec des ouvertures à chaque extrémité pour l'introduction du substrat ou des racines des plantes, et d'une ouverture située au centre du tube pour l'introduction d'une larve de taupin.

Chaque olfactomètre a été rempli de 15 g de vermiculite. Aux extrémités, une plante de maïs entière au stade BBCH 13 a été placée avec le système racinaire complet 1 h avant l'expérience, pour permettre la diffusion des COV dans l'olfactomètre. Les plantes ont été séparées du reste de l'olfactomètre par un filet pour empêcher que la larve entre directement en contact avec la plante. Dix-neuf olfactomètres ont été utilisés simultanément. Pour chaque test, une seule larve a été insérée au centre de l'olfactomètre. Chaque série de test et comportait les choix suivants :

- racines d'une variété de maïs et un contrôle (n = 25 pour chaque combinaison),
- racines de l'une ou de l'autre variété de maïs au stade une feuille (10 BBCH) (n = 50).
- racines de l'une ou de l'autre variété de maïs au stade trois feuilles (13 BBCH) (n = 103)

Deux heures après introduction de la larve, les plantes ont été retirées et la présence / absence de la larve de taupin à proximité de l'une ou de l'autre extrémité du tube a été immédiatement vérifiée. Dans les cas où la larve de taupin était récupérée dans les 12 centimètres de la zone centrale (c'est-à-dire à moins de 6 centimètres de la zone d'introduction de la larve), nous avons considéré que la larve n'avait pas fait de choix (absence de réponse).

RESULTATS

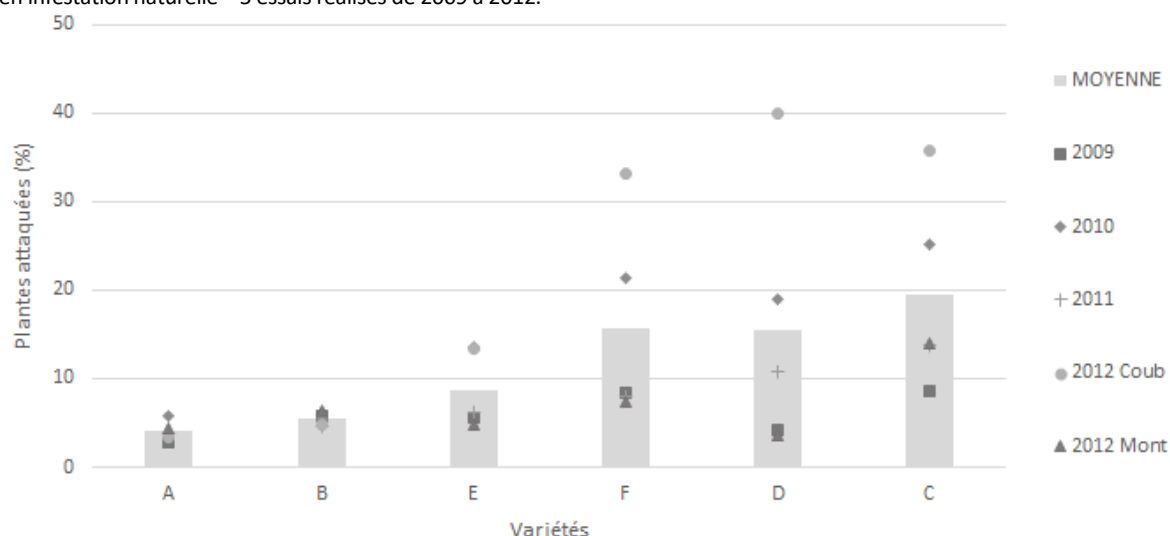
EXPERIMENTATIONS AU CHAMP

Les 5 essais ont subi des attaques de taupins. Le taux moyen (sur 8 répétitions) de plantes attaquées calculé sur la modalité expérimentale la plus attaquée de chaque essai est compris entre 8.5% pour l'essai présentant le plus faible niveau d'attaque et 40% pour l'essai présentant le plus fort niveau d'attaque. L'analyse des résultats de chacun des essais fait apparaître une différence significative entre les 6 variétés dans 4 essais sur 5 (p value <0.01% dans 3 essais sur 5 et p value <0.05% dans 1 essai).

La synthèse des résultats obtenus dans les 5 essais est présentée dans le graphique 1.

En moyenne sur les 5 essais, la variété la moins attaquée (variété A) présente un taux d'attaque de 4.1% alors que la variété la plus attaquée (variété C) présente un taux d'attaque de 19.1%.

Graphique 1 : Fréquence de plantes attaquées par les larves de taupins pour 6 variétés de maïs dans les essais réalisés au champ en infestation naturelle – 5 essais réalisés de 2009 à 2012.



ETUDE DES COMPOSES ORGANIQUES VOLATILS EMIS PAR LES RACINES DE MAÏS

Les analyses ont été réalisées sur les deux variétés ayant le pourcentage de plantes attaquées le plus faible (variétés A et B) et les deux variétés ayant le pourcentage de plantes attaquées le plus élevé (variétés C et D) lors des expérimentations au champ dans le but de détecter des différences de profil de COV entre variétés.

Quinze composés organiques volatils ont été identifiés (Tableau 1) pour les quatre variétés de maïs. Malgré des valeurs variables concernant le pourcentage maximal des divers composés entre les échantillons et les variétés (Figure 1), les ANOVA ont révélé une différence significative dans les valeurs maximales obtenues entre variétés uniquement pour trois composés : Heptanal, 1-octen-3-one et hexadécanal (Tableau 1).

Tableau 1: Liste des composés identifiés et résultats de l'analyse (ANOVA) de comparaison des résultats entre quatre variétés de maïs

Compound	CAS number	df	F	p	
Hexanal	000066-25-1	3,14	3.002	0.066	
Heptanal	000111-71-7	3,14	10.836	0.001	***
1-octen-3-one	004312-99-6	3,14	3.791	0.035	*
1-octen-3-ol	003391-86-4	3,14	0.764	0.533	
2-3-octanedione	000585-25-1	3,14	2.043	0.154	
Octenal	002548-87-0	3,14	2.842	0.076	
Nonanal	000124-19-6	3,14	2.086	0.148	
α -copaene	003856-25-5	3,14	1.733	0.206	
Tetradecene	001120-36-1	3,14	2.018	0.158	
β -caryophyllene	000087-44-5	3,14	1.510	0.255	
Geranylacetone	003796-70-1	3,14	0.349	0.790	
Tetradecanal	000124-25-4	3,14	2.904	0.072	
Tridecanal	010486-19-8	3,14	0.974	0.433	
Hexadecanal	000629-80-1	3,14	3.720	0.037	*
Hexadecanol	036653-82-4	3,14	1.147	0.364	

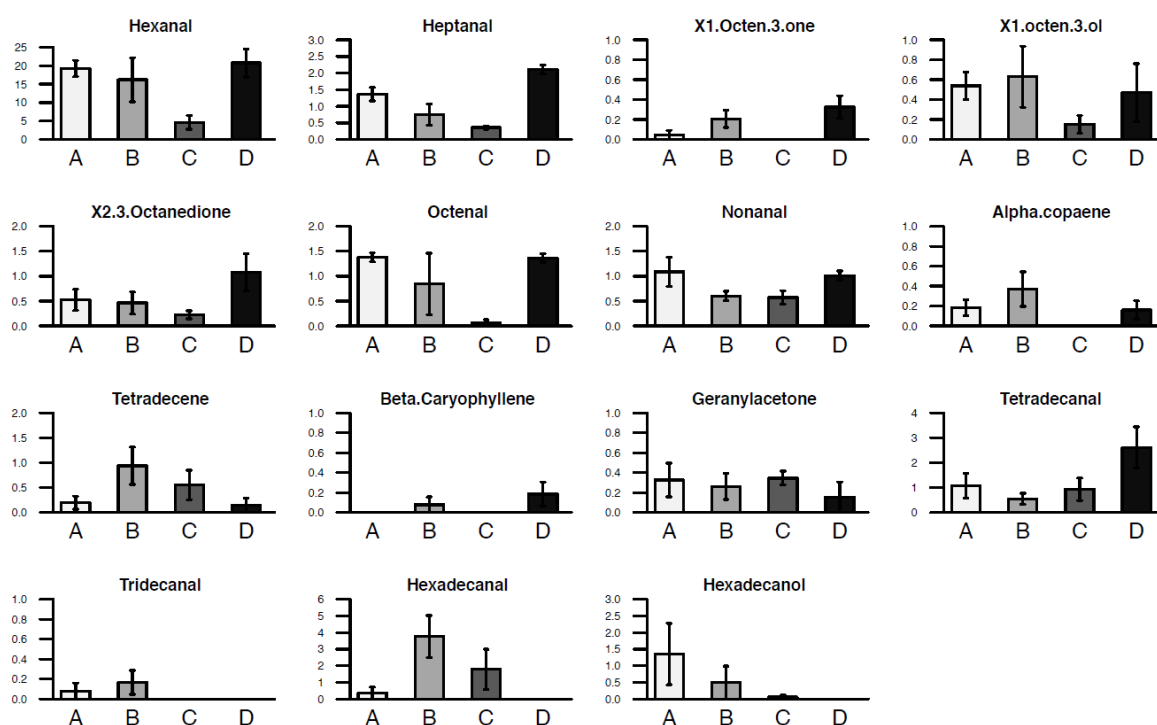
L'analyse en composante principale (PC1) explique 91,2% de la variabilité, ce qui signifie que sur la base de PC1, nous pouvons facilement comparer les quatre variétés en fonction de leur profil COV (Figure 2) et en déduire les enseignements suivants :

- La variété C peut être distinguée de la variété A et de la variété D, et dans une moindre mesure, de la variété B (Figure 2).
- Les variétés A et D ont des profils de COV similaires.

La différence entre la variété C et les autres variétés peut être associée à certains aldéhydes particuliers (hexanal, heptanal, octenal). Il a déjà été démontré que ces derniers attirent les larves de taupins (Barsics et al 2017) et sont moins présents dans la variété C, comparativement aux variétés A et D.

Figure 2 : Composés identifiés dans les échantillons pour les différentes variétés de maïs (en %).

La barre des erreurs représente l'écart type de la moyenne



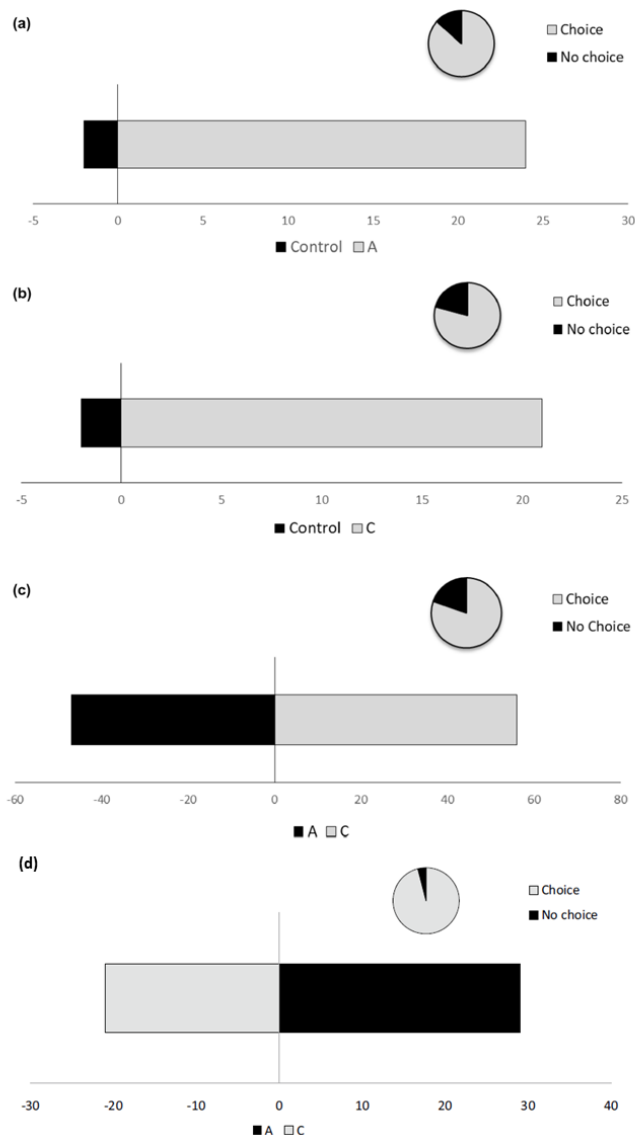
TESTS DE CHOIX DES LARVES DE TAUPINS

Les tests de choix ont été réalisés avec les variétés A et C, deux variétés de maïs ayant à la fois un comportement contrasté au champ en situations d'attaque de taupin et des profils d'odeurs distincts.

Dans les tests opposants des racines de maïs à un contrôle (sans plante), les larves de taupin se sont significativement orientées vers l'extrémité de l'olfactomètre comportant les racines de la variété A (24 larves vers A contre 2 vers le contrôle, $p < 0,001$; $\chi^2 = 22,154$; 92% des individus ayant répondu) ou de la variété C (21 larves sur C contre 2 sur le contrôle, $p < 0,001$; $\chi^2 = 15,696$; 86% des individus ayant répondu).

Dans les tests au cours desquels la larve de taupin avait le choix entre la variété A ou la variété C, nous n'avons observé aucune préférence, et ceci que le test ait été réalisé sur des plantes au stade une feuille BBCH 10 (29 larves sur A et 21 sur C, $p = 0,279$, $\chi^2 = 1,28$, 100% des individus ont répondu) ou au stade 3 feuilles BBCH 13 (47 larves sur A contre 56 sur C, $p = 0,375$; $\chi^2 = 0,786$; 80% des individus répondants) (Figure 3).

Figure 3 : Comportement des larves de taupins en tests de choix en olfactomètre (nombre de larves) dans le cas opposant (a) la variété A au stade 3 feuilles à un témoin, (b) la variété C au stade 3 feuilles à un témoin, (c) la variété A à la variété C au stade 3 feuilles, (d) la variété A à la variété C au stade 1 feuille



DISCUSSION

Les résultats des expérimentations réalisées au champ en situations naturellement infestées par des larves de taupins ont montré une nette différence de fréquence de plantes attaquées entre les variétés ; la variété C (suivie de près par la variété D) présente la fréquence de plantes attaquées la plus élevée tandis que la variété A présente la fréquence de plante attaquée la moins élevée, suivie de la variété B. La synthèse des résultats permet d'affirmer qu'il y a une différence significative entre certaines variétés sur le critère de la fréquence de plantes attaquées par les taupins.

Les analyses de profils de COV des racines de ces 4 variétés montrent des différences entre variétés. Cependant, il n'est pas possible de relier les profils de COV mesuré au laboratoire à une fréquence de plantes attaquées dans les essais au champ.

Dans les tests de choix réalisés en olfactomètres, les larves ont systématiquement choisi une variété de maïs plutôt qu'une extrémité dépourvue de plante. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus lors de tests olfactométriques réalisés sur pommes de terre (la Forgia et Verheggen 2017) et orge (Barsics et al.2017). Dans le cadre des tests de choix opposants deux variétés de maïs, les larves de

taupin n'ont montré aucune différence significative dans le choix entre les deux variétés de maïs proposées.

Il est difficile d'établir un lien entre les résultats issus de l'analyse des COV émis par les plantes, les comportements des taupins en situation de choix lors de tests réalisés en olfactomètres et la fréquence de plantes attaquées mesurée au champ. Les éléments susceptibles d'influencer et expliquer les résultats obtenus sont multiples.

Influences des dispositifs expérimentaux et rôle du CO₂ ?

Le CO₂ émis par les plantes agit sur l'orientation des larves de taupins (Doane et al.1975). Au champ, le CO₂ pourrait influencer différenciellement l'orientation des larves de taupins selon les variétés en fonction des concentrations souterraines (liées à la porosité du sol, à la teneur en eau et au niveau de carbone). De même, les différences de pourcentage d'attaques observées au champ pourraient être imputables à un possible effet de voisinage des plantes entre rangs. Cette hypothèse semble cependant assez réduite compte tenu du dispositif expérimental choisi (essais mis en place dans des zones homogènes et comportant 8 répétitions par essai) et de la répétabilité des résultats obtenus dans les 5 essais.

Les tests réalisés en olfactomètres sont réalisés dans un volume restreint et avec des distances faibles. Dans cette configuration expérimentale, le CO₂ pourrait être un signal important ce qui limiterait la capacité des larves à distinguer les composés clés et ne leur permettrait pas de réaliser un choix entre variétés.

Influences des conditions de prélèvements et d'analyses des COV ?

Il est possible que les profils d'odeur d'une variété émis sur le terrain et en condition de laboratoire diffèrent. En effet, l'état phénologique et de croissance des plantes varie selon les conditions de milieu et peut modifier la production de COV. Des conditions de milieu variables pourraient alors expliquer les différences de résultats entre le taux de plantes attaquées mesuré dans les expérimentations au champ et l'attractivité de celles-ci observée en conditions de laboratoire.

Il faut aussi tenir compte du fait que les plantes utilisées pour la collecte de composés volatils n'ont pas été soumises à des dommages mécaniques ou d'insectes. En effet, de nombreuses études ont montré que les insectes ravageurs peuvent grandement affecter la libération de substances volatiles dans les plantes (Ballhorn et al. 2013, Heil 2014). Par conséquent, les herbivores peuvent utiliser les COV pour éviter la compétition (De Moraes et al. 2001) ou pour s'agréger (Robert et al. 2012). Des travaux supplémentaires sont nécessaires pour évaluer cette hypothèse et l'influence du profil de COV de la plantule soumise à une agression.

Les concentrations de COV identifiés sont constamment plus élevées dans la variété A que dans la variété C. Cependant, des concentrations volatiles plus élevées n'entraînent pas nécessairement une attraction plus élevée. Certains composés peuvent même devenir répulsifs lorsque leur concentration augmente (Veyrat et al. 2016). Par conséquent, des concentrations plus élevées dans les COV de la variété A pourraient potentiellement expliquer l'attrait plus faible pour les larves par rapport à la variété C.

D'autres composés impliqués dans les relations entre la plante et le ravageur ?

La méthode de collecte des COV consistait à mesurer le contenu volatil de la racine qui est, selon des travaux antérieurs, un indice pertinent sur la libération réelle de la racine (Hiltpold et al. 2011). De légères différences peuvent cependant être observées entre la teneur en COV d'une racine et les COV émis. De même, d'autres COV pourraient être impliqués dans la relation entre la plantule de maïs et la larve de taupin, mais leur éventuelle présence en faibles quantités, en dessous du seuil permis par l'analyse, ne permettrait alors pas de les identifier. Il est en effet important de noter que la méthodologie employée pour ces analyses peut induire un risque d'évaporation précoce de composés de faible poids moléculaire comme le (E) -2-hexanal et le (Z) -3-hexanol (Hiltpold et Turlings 2008) rendant leur détection difficile s'ils sont présents en faible quantité dans l'échantillon.

Notre hypothèse initiale est basée sur le fait que les larves de taupins sont attirées par des COV émis par les jeunes plantes de maïs mais d'autres mécanismes peuvent également être impliqués dans la relation entre les deux espèces. Ainsi, lorsqu'une larve de taupin occasionne une blessure sur la plantule, il peut s'en suivre un processus d'acceptation ou de répulsion (Johnson et Nielsen 2012) impliquant d'autres composés. Le rôle des métabolites secondaires des exsudats racinaires, voire des micro-organismes associés aux racines, doit également être pris en considération pour étudier les relations racines – taupins. Des exsudats pourraient être toxiques, inhibant la croissance des larves ou agissant comme dissuasifs alimentaires (Maag et al. 2014). Une autre défense pourrait également être la structure des racines. Par exemple, en réponse à l'attaque des herbivores, les racines de tabac accumulent des macromolécules (telles que la lignine, la cellulose, la subérine et la callose), ce qui augmente leur ténacité et rend plus difficile la pénétration des larves de taupins (Johnson et al. 2010).

CONCLUSIONS

Nos travaux ont permis de mettre en évidence des différences importantes entre quelques variétés de maïs sur le critère du taux de plantes attaquées par les taupins en conditions naturellement infestées. Ce résultat ouvre de nouvelles perspectives pour la recherche de variétés plus tolérantes aux attaques de taupins. Il apparaît nécessaire de caractériser les mécanismes susceptibles de modifier les relations entre la plantule de maïs et les larves de taupins dans le but de favoriser la sélection de matériel plus résilient.

Nous avons émis l'hypothèse que les COV émis par les plantules de maïs diffèrent entre variétés et que ces différences de profils odorants peuvent expliquer les différences de taux de plantes attaquées par les taupins. Nos résultats acquis sur 4 variétés montrent que les COV émis par les racines de maïs diffèrent effectivement entre variétés de maïs. Il n'est cependant, pas possible d'établir un lien entre les profils de COV des racines des variétés et le taux de plantes attaquées par les taupins. De même, la variété qui subit le plus d'attaques dans les conditions de plein champ ne s'est pas révélée plus attractive que la variété la moins attaquée dans les tests de choix réalisés en conditions contrôlées.

Ces résultats suggèrent que les COV, qui diffèrent entre les quelques variétés de maïs étudiées, ne sont pas les seuls composés à être impliqués dans la relation entre la plante et le ravageur cible et que d'autres mécanismes peuvent exister.

D'autres travaux doivent donc être entrepris afin de poursuivre l'étude des composés organiques volatils des plantules sur un plus grand nombre de modalités expérimentales, en évaluant la répétabilité des mesures sur différents lots de semences de différentes variétés, et en élargissant le spectre des analyses à l'identification des métabolites secondaires et à l'étude du microbiote susceptibles de mettre en évidence des mécanismes qui pourraient expliquer les différences de sensibilité entre plantes de maïs.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre de la thèse de Diana la Forgia, contribuant au projet ELAT-PRO et bénéficiant d'un soutien financier du programme Coordinated Integrated Pest Management in Europe (C-IPM).

BIBLIOGRAPHIE

- Ballhorn DJ, Kautz S, Schädler M (2013) Induced plant defense via volatile production is dependent on rhizobial symbiosis. *Oecologia* 172(3):833–846
- Barsics F, Delory BM, Delaplace P, Francis F, Fauconnier ML, Haubruge E, Verheggen FJ (2017) Foraging wireworms are attracted to root-produced volatile aldehydes. *J Pest Sci* 90(1):69–76
- Brandl MA, Schumann M, Przyklenk M, Patel A, Vidal S (2017) Wireworm damage reduction in potatoes with an attract-and-kill strategy using *Metarhizium brunneum*. *J Pest Sci* 90(2):479–493
- Bruce TJ, Wadhams LJ, Woodcock CM (2005) Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci* 10(6):269–274
- De Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH (2001) Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature* 410:577–580
- Doane JF, Lee YW, Westcott ND, Klingler J (1975) The orientation response of *Ctenicera destructor* and other wireworms (Coleoptera: Elateridae) to germinating grain and to carbon dioxide. *Can Entomol* 107:1233–1252
- Doane JF, Klingler J (1978) Location of CO₂-receptive sensilla on larvae of the wireworms *Agriotes lineatus-obscurus* and *Limonius californicus*. *Ann Entomol Soc Am* 71(3):357–363
- Gfeller A, Laloux M, Barsics F, Kati DE, Haubruge E, Du Jardin P, Verheggen F, Lognay G, Whatelet JP, Fauconnier ML (2013) Characterization of volatile organic compounds emitted by barley (*Hordeum vulgare* L.) roots and their attractiveness to wireworms. *J Chem Ecol* 39(8):1129–1139
- Heil M (2014) Herbivore-induced plant volatiles: targets, perception and unanswered questions. *New Phytol* 204:297–306
- Hiltpold I, Turlings TC (2008) Belowground chemical signaling in maize: when simplicity rhymes with efficiency. *J Chem Ecol* 34(5):628–635
- Hiltpold I, Erb M, Robert CAM, Turlings TCJ (2011) Systemic root signalling in a belowground, volatile-mediated tritrophic interaction. *Plant Cell Environ* 34:1267–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02327.x>
- Johnson SC, Gregory PJ (2006) Chemically-mediated host plant location and selection by root-feeding insects. *Physiol Entomol* 31:1–13
- Johnson SN, Nielsen UN (2012) Foraging in the dark—chemically mediated host plant location by belowground insect herbivores. *J Chem Ecol* 38:604–614
- Johnson SN, Hallett PD, Gillespie TL, Halpin C (2010) Below-ground herbivory and root toughness: a potential model system using lignin-modified tobacco. *Physiol Entomol* 35(2):186–191
- Klingler J (1957) Über die Bedeutung des Kohlendioxyds für die Orientierung der Larven von *Otiorrhynchus sulcatus* F., *Melolontha* und *Agriotes* (Col.) im Boden (Vorläufige Mitteilung). *Mitt. Schweiz Entom Ges* 30:317–322
- la Forgia D, Verheggen F (2017) The law of attraction: identification of volatiles organic compounds emitted by potatoes as wireworms attractants. *Commun Agric Appl Biol Sci* 82(2):167–169
- la Forgia D, Verheggen F (2019) Biological alternatives to pesticides to control wireworms. *Aggene* 11:100080
- Maag D, Dalvit C, Thevenet D, Köhler A, Wouters FC, Vassão DG, Gershenzond J, Wolfendere JC, Turlings TJC, Erb M, Glauser G (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* 102:97–105
- Robert CA, Erb M, Duployer M, Zwahlen C, Doyen GR, Turlings TC (2012) Herbivore-induced plant volatiles mediate host selection by a root herbivore. *New Phytol* 194(4):1061–1069
- Thibord J-B (2017) Evaluation de la nuisibilité des ravageurs du maïs en France — CIRAA, Conférence Internationale sur les Ravageurs et Auxiliaires en Agriculture, Montpellier, France, 22-24 octobre 2017- Association Française de Protection des Plantes (AFPP).
- Veyrat N, Robert CAM, Turlings TCJ, Erb M (2016) Herbivore intoxication as a potential primary function of an inducible volatile plant signal. *J Ecol* 104(2):591–600