
Étude de l'impact de la température sur la compétition interspécifique entre les parasitoïdes de pucerons *Aphidius matricariae* Haliday et *Ephedrus persicae* Froggatt

Doigni Maxime

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Écologie

Promoteur : Hance Thierry (Earth and Life Institute)

Encadrant : Demeter Sébastien

Année académique 2022-2023



Étude de l'impact de la température sur la compétition interspécifique entre les parasitoïdes de pucerons *Aphidius matricariae* Haliday et *Ephedrus persicae* Froggatt

Le ravageur principal en culture de pommiers est le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*). Ce dernier cause des pertes de rendements fruitiers en Belgique ayant un impact économique majeur. Pour lutter contre ce ravageur, une alternative à l'utilisation de produits phytopharmaceutiques est l'utilisation de guêpes parasitoïdes comme technique de lutte biologique. Ces agents biologiques vont contrôler les populations des ravageurs avant que celles-ci n'exploient. *Aphidius matricariae* est une guêpe parasitoïde hyménoptère utilisée comme agent de contrôle contre le puceron cendré du pommier. L'utilisation d'*A. matricariae* n'est pas sans conséquence. En effet, elle peut avoir un impact sur les espèces sauvages et inversement. Les parasitoïdes ont la capacité de réaliser du multiparasitisme : il s'agit d'un phénomène lors duquel plusieurs espèces parasitent un même hôte. Ainsi, des situations de compétitions interspécifiques avec le parasitoïde *Ephedrus persicae* se produisent dans la nature. *A. matricariae* étant utilisée précocement dans la saison, ce mémoire va traiter de l'impact de la température sur la compétition entre les parasitoïdes du puceron cendré du pommier *Aphidius matricariae* et *Ephedrus persicae*.

Dans le cadre de ce mémoire, trois expériences ont été réalisées. La première était une expérience de dissection, dont l'objectif était de fournir des informations sur le temps d'éclosion des œufs des deux parasitoïdes étudiés. En effet, cette caractéristique physiologique peut être déterminante pour le déroulement de la compétition. Ensuite, une seconde expérience a été réalisée à 20°C dans le but d'étudier le résultat de la compétition entre les deux espèces d'intérêt. Enfin, une expérience de compétition similaire a été réalisée à 12°C. L'objectif de cette dernière était d'étudier l'impact des basses températures sur la compétition interspécifique.

Les résultats de ces expériences ont montré un temps d'éclosion entre 72 et 96 heures pour les deux espèces. Ils ont également montré une victoire écrasante d'*Ephedrus persicae* sur *Aphidius matricariae*. En effet, aussi bien à 20°C qu'à 12°C, ce premier a gagné significativement beaucoup plus souvent qu'*A. matricariae* peu importe l'ordre dans lequel ces deux espèces ont parasité le puceron. Les résultats de l'expérience à 12°C ainsi que la comparaison avec ceux de l'expérience à 20°C ont permis de mettre en évidence que la température n'a probablement pas d'impact sur le combat larvaire entre ces parasitoïdes mais plutôt sur le choix de ponte d'*Ephedrus persicae*.

En conclusion, les résultats de ce mémoire semblent indiquer que l'utilisation d'*Aphidius matricariae* aura un impact minime sur les individus sauvages de l'espèce *Ephedrus persicae*. Au contraire, ces individus locaux diminuent probablement l'efficacité d'*A. matricariae* en lutte biologique. Il faut évidemment prendre en compte que les conditions de laboratoire sont une représentation imparfaite de la réalité du terrain. Bien que très peu étudiée dans la littérature, *E. persicae* semble être un candidat intéressant en lutte biologique contre le ravageur du pommier *Dysaphis plantaginea*.

Study of the impact of temperature on interspecific competition between the aphid parasitoids *Aphidius matricariae* Haliday and *Ephedrus persicae* Froggatt

The main pest in apple cultivation is the rosy aphid (*Dysaphis plantaginea*). This pest causes fruit yield losses in Belgium with a major economic impact. To control this pest, an alternative to the use of phytopharmaceutical products is the use of parasitoid wasps as a biological control technique. These biological agents will control pest populations before they explode. *Aphidius matricariae* is a hymenoptera parasitoid wasp used as a control agent against the rosy apple aphid. The use of *A. matricariae* can have serious consequences. Indeed, it can have an impact on wild species and vice versa. Parasitoids have the ability to multiparasitise, i.e. several species parasitise the same host. Thus, situations of interspecific competition with the parasitoid *Ephedrus persicae* occur in the wild. As *A. matricariae* is used early in the season, this master thesis will discuss the impact of temperature on the competition between the parasitoids of the rosy apple aphid *A. matricariae* and *E. persicae*.

In the framework of this master thesis, three experiments were carried out. The first was a dissection experiment, which aimed to provide information on the hatching time of the eggs of the two parasitoids studied. Indeed, this physiological characteristic can be decisive for the course of the competition. Then, a second experiment was carried out at 20°C in order to study the result of the competition between the two species of interest. Finally, a similar competition experiment was carried out at 12°C. The objective of the latter was to study the impact of low temperatures on interspecific competition.

The results of these experiments showed a hatching time between 72 and 96 hours for both species. They also showed an overwhelming victory of *Ephedrus persicae* over *Aphidius matricariae*. Indeed, at both 20°C and 12°C, the former won significantly more often than *A. matricariae* regardless of the order in which these two species parasitized the aphid. The results of the experiment at 12°C as well as the comparison with those of the experiment at 20°C showed that temperature probably does not have an impact on the larval fight between these parasitoids but rather on the choice of oviposition of *Ephedrus persicae*.

In conclusion, the results of this master thesis seem to indicate that the use of *Aphidius matricariae* will have a minimal impact on the wild individuals of *Ephedrus persicae*. On the contrary, these local individuals probably decrease the efficiency of *A. matricariae* in biological control. It must of course be taken into account that laboratory conditions are an imperfect representation of the reality in the field. Although understudied in the literature, *E. persicae* seems to be an interesting candidate for biological control of the rosy apple pest *Dysaphis plantaginea*.

Remerciements

Je remercie tout d'abord sincèrement mon professeur et promoteur Thierry Hance, pour m'avoir accepté au sein du laboratoire, pour m'avoir encadré et pour tout le temps qu'il m'a consacré de manière générale. Merci également de m'avoir aidé dans la rédaction de ce mémoire. Et je vous remercie également d'avoir accepté de me laisser travailler sur une expérience de manière indépendante. Vous m'avez énormément appris et votre bienveillance est inspirante.

Je remercie évidemment Seb, mon encadrant. Tu m'as tout appris et tant appris, merci également pour la personne que tu es et surtout pour tout ce temps que tu m'as consacré alors qu'il t'était précieux.

Je remercie également Louise pour m'avoir aiguillé et également consacré un temps précieux.

Je remercie Mey, sans toi je n'aurais jamais réussi à retrouver une larve de parasitoïde dans une solution d'éthanol. Merci à Chris pour tous tes coups de main et nos discussions sur tout et rien, ta bonne humeur et ton humour font beaucoup de bien à tous les mémorants. Merci aussi à Pauline pour avoir accepté que je reprenne son élevage de pommiers. Je remercie aussi les autres membres de l'équipe Corentin, Ignace, François et Alisa pour leur accueil.

Merci à mes parents ainsi qu'à mes sœurs pour m'avoir corrigé et conseillé dans la rédaction de mon mémoire et pour m'avoir soutenu tout le long de mon parcours.

Merci à tous

Table des matières

1.	Introduction	8
2.	Interactions entre individus	9
2.1.	Compétition par exploitation	9
2.2.	Compétition par interférence	11
3.	Système biologique.....	11
3.1.	Le pommier	11
3.2.	Le puceron cendré du pommier <i>Dysaphis plantaginea</i>	13
3.2.1.	Description générale des pucerons	13
3.2.1.1.	Biologie des pucerons.....	13
3.2.1.2.	Cycle de vie des pucerons.....	14
3.2.2.	<i>Dysaphis plantaginea</i>	15
3.2.3.	La lutte contre le ravageur <i>Dysaphis plantaginea</i>	17
3.2.3.1.	Lutte chimique	17
3.2.3.2.	Lutte intégrée	18
3.2.3.3.	Lutte biologique	18
3.3.	Les parasitoïdes de <i>Dysaphis plantaginea</i>	19
3.3.1.	Généralités sur les parasitoïdes	19
3.3.1.1.	Biologie des parasitoïdes hyménoptères	20
3.3.1.2.	Cycle biologique des parasitoïdes	22
3.3.1.3.	Le sex-ratio chez les parasitoïdes Hyménoptères	23
3.3.1.4.	L'effet de la température	23
3.3.2.	Le parasitoïde <i>Aphidius matricariae</i>	24
3.3.3.	Le parasitoïde <i>Ephedrus persicae</i>	25
4.	Compétition chez les parasitoïdes	26
4.1.	Compétition extrinsèque	26
4.1.1.	Discrimination de la qualité de l'hôte	26

4.1.2.	Le superparasitisme et le multiparasitisme	28
4.1.3.	L'effet de la compétition sur le sex-ratio	29
4.2.	Compétition intrinsèque	30
5.	Objectifs et hypothèses	31
6.	Matériel et méthode	34
6.1.	Culture et élevages.....	34
6.1.1.	Plante hôte.....	34
6.1.2.	<i>Dysaphis plantaginea</i>	34
6.1.3.	<i>Ephedrus persicae</i> et <i>Aphidius matricariae</i>	35
7.	Expériences	36
7.1.	Expérience 1 : Étude du temps d'éclosion de l'œuf des parasitoïdes <i>Aphidius matricariae</i> et <i>Ephedrus persicae</i>	36
7.1.1.	Objectif	36
7.1.2.	Protocole	37
7.1.2.1.	Préparation des pucerons parasités	37
7.1.2.2.	Dissection des pucerons	37
7.1.3.	Statistiques	38
7.1.4.	Résultats.....	39
7.1.5.	Discussion.....	41
7.2.	Expérience 2 : Étude du résultat de la compétition entre le parasitoïde <i>Ephedrus persicae</i> et le parasitoïde <i>Aphidius matricariae</i> et de l'impact sur le sex-ratio à 20°C.	41
7.2.1.	Objectif	41
7.2.2.	Protocole	42
7.2.3.	Statistiques	43
7.2.4.	Résultats.....	44
7.2.4.1.	Nombre de momies AM pour les traitements M et M_M à 20°C	44
7.2.4.2.	Nombre de momies EP pour les traitements E et E_E à 20°C	45

7.2.4.3.	Nombre de momies AM pour les traitements M et E_M et pour les traitements M et M_E à 20°C.....	46
7.2.4.4.	Nombre de momies EP pour les traitements E et E_M et pour les traitements E et M_E à 20°C.....	48
7.2.4.5.	Nombre de momies EP et AM pour le traitement E_M à 20°C	50
7.2.4.6.	Nombre de momies EP et AM pour le traitement M_E à 20°C	51
7.2.4.7.	Nombre de momies AM pour les traitements E_M et M_E à 20°C	52
7.2.4.8.	Nombre de momies EP pour les traitements E_M et M_E à 20°C.....	53
7.2.4.9.	Sex-ratio	54
7.2.4.10.	Contrôles	54
7.2.5.	Discussion	54
7.3.	Expérience 3 : Étude du résultat de la compétition entre le parasitoïde <i>Ephedrus persicae</i> et le parasitoïde <i>Aphidius matricariae</i> et de l'impact sur le sex-ratio à 12°C.	57
7.3.1.	Objectif	57
7.3.2.	Protocole	57
7.3.3.	Statistiques	57
7.3.4.	Résultats.....	58
7.3.4.1.	Nombre de momies EP et AM pour le traitement EM à 12°C	58
7.3.4.2.	Nombre de momies EP et AM pour le traitement ME à 12°C	59
7.3.4.3.	Nombre de momies EP pour les traitements EM et ME à 12°C	60
7.3.4.4.	Nombre de momies AM pour le traitement EM et ME à 12°C.....	61
7.3.4.5.	Nombre de momies EP pour le traitement E_M à 20°C et EM à 12 °C	62
7.3.4.6.	Nombre de momies EP pour le traitement M_E à 20°C et ME à 12 °C	63
7.3.4.7.	Nombre de momies EP pour les traitements à 12°C et les traitements à 20°C	63
7.3.4.8.	Sex-ratio	64
7.3.4.9.	Contrôles	64
7.3.5.	Discussion	65
8.	Conclusion.....	67

9. Bibliographie	70
------------------------	----

1. Introduction

Selon Eggleton et Gaston (1990), « un parasitoïde est tout organisme qui se développe sur ou dans un autre organisme, en tire sa nourriture et le tue des suites directes ou indirectes de son développement ». Aujourd'hui plus de 100 000 espèces de parasitoïdes ont été décrites, ce qui correspond à environ 10% de la biodiversité totale des insectes (Chapman, 2009; Heraty, 2017). Les ordres qui contiennent la majorité de ces parasitoïdes sont les Coléoptères, les Diptères et les Hyménoptères. Ces derniers représentent plus de 80% des parasitoïdes (Heraty, 2017).

Les parasitoïdes Hyménoptères et Diptères sont régulièrement utilisés dans un cadre de lutte biologique pour contrôler les colonies de pucerons, ravageurs de nombreuses cultures. Plus précisément chez les Hyménoptères, les genres *Aphidius*, *Ephedrus*, *Praon*, *Diaeretiella*, et *Trioxys* sont les plus utilisés dans la lutte biologique dans l'hémisphère nord (Vollhardt *et al.*, 2008; Wei *et al.*, 2005). L'utilisation des parasitoïdes en tant qu'agents en lutte biologique est une alternative aux pesticides. Rappelons que l'agriculture moderne et son expansion fulgurante utilise de manière intensive des produits chimiques, ce qui constitue une des plus grandes menaces pour la biodiversité (Tilman *et al.*, 2001). Les pesticides étant un polluant chimique, il est essentiel d'en réduire l'utilisation sur une planète connaissant une chute de la biodiversité sans précédent. En effet, nous connaissons actuellement la sixième grande extinction de masse (Thomas *et al.*, 2004), il est donc urgent d'agir à tous les niveaux.

Ce mémoire est le fruit d'expériences réalisées dans le laboratoire de Thierry Hance à Louvain-La-Neuve, au sein duquel sont réalisées des études en vue de la mise au point de méthodes pour lutter contre *Dysaphis plantaginea* à l'aide d'*A. matricariae*. Malgré cet avantage d'être une alternative à l'utilisation des pesticides, l'utilisation de parasitoïdes n'est pas sans risque. Lorsque des lâchers de parasitoïdes sont effectués, un risque parfois oublié par la communauté scientifique est que la compétition entre les espèces locales sauvages et le parasitoïde utilisé pourraient mettre en danger ces espèces sauvages. *Aphidius matricariae* étant une espèce utilisée en Belgique en lutte biologique et étudiée dans nos laboratoires, elle pourrait mettre en difficulté *Ephedrus persicae* qui est l'ennemi naturel sauvage du puceron cendré du pommier le plus présent en Belgique. Ce mémoire a pour objectif d'étudier la potentielle relation de compétition entre les deux parasitoïdes *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae*, toutes deux parasitoïdes du ravageur du pommier *Dysaphis plantaginea*, ainsi que l'impact que celle-ci pourrait avoir sur les populations d'*Ephedrus persicae*.

2. Interactions entre individus

Notre planète abrite des formes de vie diverses et différentes. De leur coexistence découlent de nombreuses interactions que l'on peut classer en différents types. Les trois grands types d'interactions sont la prédation, le mutualisme et la compétition. Lorsque deux ou plusieurs individus exploitent une même ressource mais que cette dernière est présente en quantité limitée, les individus sont en **compétition**. Les ressources qui provoquent cette compétition peuvent être de la nourriture, un habitat ou encore l'accès à un partenaire sexuel. La compétition peut avoir lieu entre des individus de la même espèce, on l'appellera alors compétition intraspécifique. Un exemple typique est la compétition de plusieurs mâles qui s'affrontent pour une même ressource, une femelle avec qui se reproduire. La compétition sera appelée « compétition interspécifique » lorsqu'elle aura lieu entre individus d'espèces différentes. Un exemple parlant est celui de prédateurs qui ne font pas partie de la même espèce mais qui se nourrissent de la même proie. Toute compétition peut affecter la fécondité et la survie des individus. Les animaux peuvent être en compétition de trois manières, soit par exploitation, soit par interférence, soit par un mélange des deux (Davies *et al.*, 2012).

2.1. Compétition par exploitation

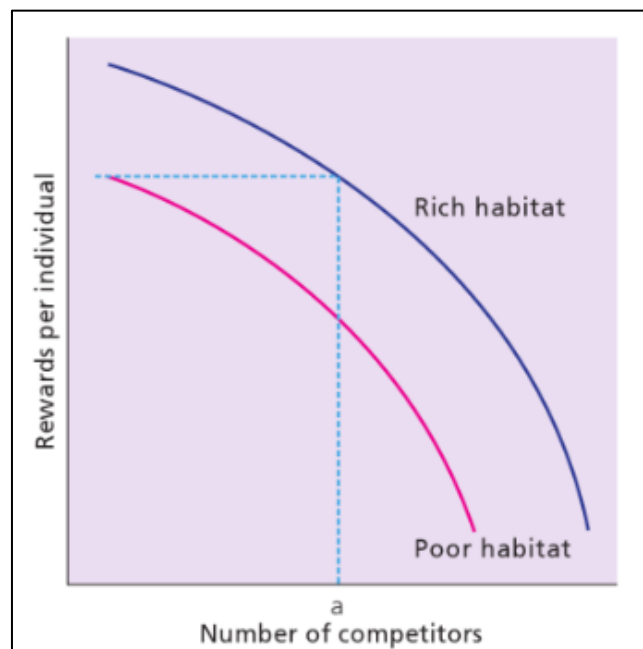


Figure 1 : La distribution libre idéale. Il n'y a pas de limite au nombre de concurrents exploitant une ressource. Chaque individu est libre d'aller où il veut. Les premiers vont vers le patch le plus riche. Avec l'augmentation de la compétition, la disponibilité de la ressource du patch riche diminue jusqu'au point *a*, où elle devient équivalente à celle du patch pauvre. D'après Fretwell (2020).

Dans la littérature, il existe plusieurs catégories de compétitions dont majeures. La première désigne une compétition où les organismes n'interagissent pas de manière directe entre eux. Quand un individu exploite une ressource, il diminue la quantité de ressources disponibles pour les autres individus. On appelle cela « la compétition par exploitation » (Davies *et al.*, 2012). Une manière d'illustrer cette compétition est le modèle libre idéal (ou « The ideal free model » en anglais). Imaginons un site nouvellement colonisé par des individus abritant deux habitats. L'un des deux habitats est pauvre et l'autre riche en une ressource. Cette ressource peut être de la nourriture par exemple. Ces habitats suivent une distribution en courbe comme l'indique la Figure 1. On remarque qu'au plus le nombre de compétiteurs augmente, au plus le gain de cette ressource par individu diminue car la quantité de ressources diminue avec le nombre de compétiteurs. Les individus s'installeront d'abord dans l'habitat riche jusqu'au moment où les ressources disponibles dans cet habitat sont si basses qu'elles égalent l'habitat pauvre. C'est à ce moment qu'il sera plus profitable pour les individus de s'installer dans l'habitat désigné comme pauvre initialement. C'est ce phénomène qu'on appelle la théorie du modèle libre idéal (Fretwell, 2020). Ce phénomène peut également être appelé « effet tampon ». Selon ce dernier, lorsque le nombre d'individus est faible, seuls certains habitats sont occupés. Mais lorsque la population augmente, le nombre d'habitats occupés augmente également (Sutherland, 1996).

La compétition par exploitation a ici été décrite dans une vision où les individus sont présents en même temps dans le patch mais cette compétition a également lieu de manière asynchrone. En effet, les individus peuvent se disputer une même ressource sans même se rencontrer. Le premier individu diminue alors la quantité de ressource disponible dans l'habitat pour l'individu qui viendra visiter ce patch dans le futur.

Il existe cinq facteurs pour démontrer une compétition par exploitation entre des individus (Birch, 1957, 1979). (1) Les individus doivent partager une ressource. (2) La disponibilité de cette ressource limite la survie et/ou la reproduction des individus. (3) La présence d'un des individus affecte négativement l'acquisition de la ressource pour l'autre individu. (4) L'acquisition réduite de la ressource a des conséquences démographiques sur la survie ou la fécondité du concurrent inférieur entraînant des changements de distribution, d'abondance ou d'autres changements évolutifs à long terme. (5) Les mécanismes de compétition par interférence doivent être exclus (Petren and Case, 1996).

2.2. Compétition par interférence

La compétition par interférence est de manière générale plus facile à étudier que celle par exploitation en raison de sa nature directe (Case and Gilpin, 1974). En effet, cette catégorie de compétition désigne une compétition où les organismes interagissent directement entre eux. Contrairement à la catégorie précédente où l'accès à une ressource n'était pas possible pour un individu car cette ressource avait déjà été exploitée, la ressource n'est pas encore exploitée dans ce cas-ci mais un individu interdit son accès à l'autre individu en défendant sa ressource (Sutherland, 1996). En reprenant l'exemple des deux habitats de qualité différente, ici les individus tolèrent la présence d'un nombre beaucoup plus faible d'individus. Dans un premier temps, les individus choisissent l'habitat de haute qualité. Les ressources disponibles diminuent en raison de la compétition par exploitation. A un moment donné, le nombre de compétiteurs est trop grand et les nouveaux arrivants sont chassés. A partir de ce moment, il sera plus profitable pour ces derniers de s'installer dans l'habitat de moindre qualité (Davies *et al.*, 2012).

Le modèle biologique de ce mémoire est tout d'abord composé du pommier, mais également du puceron cendré du pommier. Ce dernier est un ravageur des cultures de pommiers. Le modèle biologique est également composé de deux parasitoïdes qui utilisent le puceron cendré du pommier comme ressource dans leur cycle de reproduction. Dans le cadre de ce mémoire, la compétition par exploitation entre deux femelles parasitoïdes sera étudiée. La ressource exploitée est le puceron comme hôte pour le développement larvaire des parasitoïdes. Les femelles parasitoïdes ne seront jamais présentes en même temps durant l'expérience.

3. Système biologique

3.1. Le pommier

Au plus bas de la chaîne trophique du système biologique de ce mémoire, se trouve le pommier commun *Malus domestica* (Rosaceae). Le pommier fait partie de la famille des rosacées qui comprend des espèces comme le prunier, le poirier, le fraisier ou encore le cerisier qui présentent de grands intérêts agronomiques (Gouvernement du Canada, 2014; INPN, 2022; Shulaev *et al.*, 2008). C'est un arbre à feuilles caduques, possédant une floraison annuelle allant d'avril jusqu'à mai qui produit des fleurs hermaphrodites (Jamar *et al.*, 2016.; Rieger, 2006). Pour lever sa dormance et initier sa floraison, *M. domestica* doit connaître une période où les températures sont en dessous de 7°C. Cette espèce nécessite donc ce qu'on appelle une période

de vernalisation. La pollinisation est majoritairement réalisée par des insectes (Sheffield, 2016; Gouvernement du Canada, 2014; Rieger, 2006).

Il existe trois catégories d'hauteur pour les pommiers. Les nains, les semi-nains et les standards. La catégorie naine apporte certains avantages qui la rendent économiquement intéressante. Cette taille permet des cultures plus denses, les pesticides peuvent être appliqués de manière plus efficace et la récolte est simplifiée (Gouvernement du Canada, 2014; Biodomestica, 2022).

En 2005, 8900 hectares étaient consacrés à la culture de pommiers en Belgique. En 2020, seulement 5480 hectares étaient consacrés à cela, ce chiffre est donc plus faible mais le pommier reste l'arbre fruitier le plus important en Belgique (FAOstat, 2022).

De nombreuses maladies fongiques causent des dégâts aux pommiers. Notons notamment l'oïdium causé par *Podosphaera leucotricha*, la tavelure du pommier causée par *Venturia inaequalis* et la monioliose causée par *Monilia laxa*. D'autres maladies fongiques causent des dégâts avec un effet moins important comme l'alternariose, la fusariose et le chancre (Ephytia, 2019 ; Poirson *et al.*). Des bactéries comme *Erwinia amylovora* et *Agrobacterium tumefaciens* causent respectivement le feu bactérien et la galle du collet. Il existe également six virus capables d'infecter le pommier (Ephytia 2019).

En plus de ces différentes maladies, le pommier peut subir l'attaque de nombreux ravageurs. On peut en trouver chez les rongeurs dont les campagnols par exemple, mais également chez les nématodes et les insectes (Jamar *et al.*, 2016). Le carpocapse de l'ordre des Lépidoptères et l'hoplocampe de l'ordre des Hyménoptères voient tous les deux leur larve se nourrir des fruits du pommier (Parveaud *et al.*, 2016a; Ephytia 2016). L'anthonome de l'ordre des Coléoptères voit sa larve manger les bourgeons floraux (Parveaud *et al.*, 2016b). Une dernière catégorie de ravageurs sont les pucerons de l'ordre des Hémiptères. Il existe *Aphis pomi* le puceron vert du pommier, *Eriosoma lanigerum* le puceron lanigère et enfin *Dysaphis plantaginea* le puceron cendré du pommier. Le puceron cendré du pommier, qui provoque un enroulement des feuilles, une déformation des fruits et des pertes de rendements, est l'hôte des parasitoïdes étudiés dans le cadre de ce mémoire (Brown and Mathews, 2007; Jamar *et al.*, 2016).

3.2. Le puceron cendré du pommier *Dysaphis plantaginea*

3.2.1. Description générale des pucerons

Les pucerons sont des insectes qui appartiennent à l'ordre des Hémiptères, plus précisément de la super-famille des Aphidoidea qui est elle-même divisée en plusieurs familles dont les Aphididae (Blackman and Eastop, 2000; Museum national d'Histoire Naturelle, 2022). Les pucerons sont responsables des attaques d'un quart des espèces végétales en zone tempérée dont toutes les cultures ayant un intérêt agricole (Dedryver *et al.*, 2010). Ce sont des phytophages piqueurs-suceurs d'environ 1 à 4 mm de longueur. Ils se nourrissent de la sève présente dans les tissus des plantes. Les pucerons sont dotés d'un stylet qui leur permet de traverser la plante dans le but d'atteindre les vaisseaux conducteurs et de se nourrir de la sève. (Rahn, 1998). Les pucerons peuvent exister sous forme aptère ou sous forme ailée. Leur aspect ainsi que leur couleur peuvent varier considérablement selon l'espèce. Leur cycle de développement comprend l'œuf, suivi de quatre stades larvaires et d'un stade adulte apte à la reproduction (Dixon, 1997).

3.2.1.1. Biologie des pucerons

Au niveau morphologique, les pucerons ont un corps ovale mou. Deux cornicules peuvent aider à les reconnaître, ce sont des protubérances que l'on retrouve au cinquième segment de la partie dorsale de l'abdomen. Les cornicules servent à sécréter des matières cireuses, des phéromones sexuelles et des phéromones d'alarme. Les pucerons possèdent des antennes d'une longueur de 3 à 6 articles qui portent des organes sensoriels appelés les rhinaries. Le corps se termine par la plaque annale au bout de l'abdomen appelée aussi cauda. Les individus ailés se différencient des individus aptères par la présence de longues ailes membraneuses, par leur thorax fortement distinct de l'abdomen et par la présence de lobes qui sont des protubérances sombres sclérifiées sur le deuxième segment du thorax (Fraval, 2006; Godin and Boivin, 2002; Hullé *et al.*, 2018). Ces différents éléments morphologiques du puceron sont tous observables sur la Figure 2 (Hullé *et al.*, 2018).

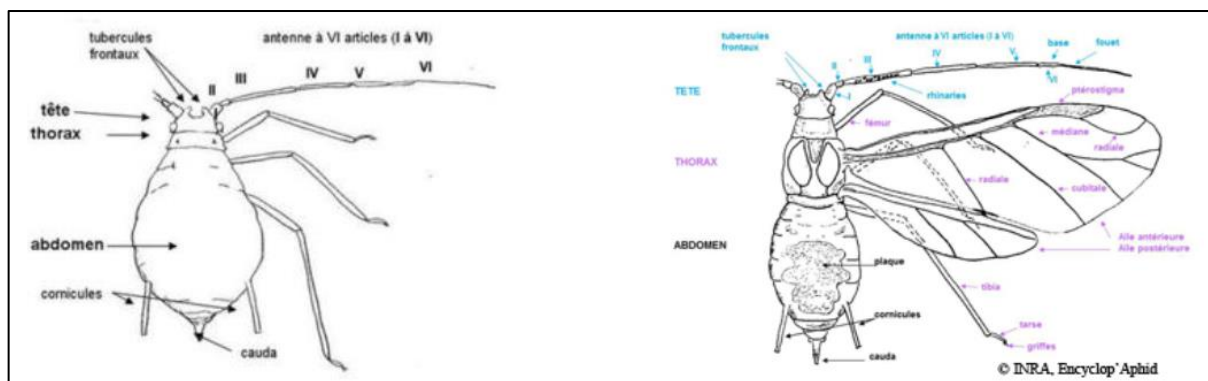


Figure 2 : Schémas de l'anatomie d'un puceron aptère à gauche et d'un puceron ailé à droite (© INRA) (Hullé et al., 2018)

L'existence de ces formes aptères et ailées reflète le polyphénisme très important des pucerons. Ces formes sont produites sous l'influence de facteurs comme l'état physiologique de la plante hôte, la densité de pucerons sur la plante hôte ou encore le climat. La différence entre ces deux formes est la capacité de dispersion. En effet, la forme ailée sera favorisée lorsque les conditions environnantes nécessiteront une dispersion à grande distance. Alors que la forme aptère sera favorisée quand la plante hôte est exploitable (Bonnemain, 2010; Dedryver *et al.*, 2010). L'apparition d'individus à forme ailée à la génération suivante est engendrée en grande partie par une surpopulation locale et des changements physiologiques de la plante. Par exemple, une population dense de pucerons sur une plante en mauvais état aura grand intérêt à produire une génération d'individus ailés qui pourront disperser par vol ou par le vent (Fraval, 2006).

3.2.1.2. Cycle de vie des pucerons

Pour commencer, faisons la différence entre les deux types de cycles existant chez les pucerons : l'anholocycle et l'holocycle (Dedryver *et al.*, 2010).

Chez les espèces de pucerons réalisant un **anholocycle**, les femelles se reproduisent uniquement par parthénogénèse durant le cycle. La parthénogénèse est un mode de reproduction qui permet dans le cas présent aux femelles pucerons de produire de nouveaux individus femelles sans passer par une étape de fécondation (Lavergne, 2022). L'anholocyclie peut être totale, lorsqu'aucune forme sexuée n'est produite, ou partielle lorsqu'uniquement une partie de la population se reproduit par parthénogénèse (Turpeau *et al.*, 2010).

Chez les espèces effectuant un **holocycle**, une alternance d'une génération sexuée avec plusieurs générations asexuées est rencontrée. La génération sexuée est engendrée par un accouplement ayant généralement lieu durant l'automne. Les œufs issus de cette reproduction sexuée sont résistants au froid ce qui leur permet de passer l'hiver. Les générations asexuées

sont quant à elles produites par une reproduction clonale par parthénogénèse. Cette reproduction asexuée permet un taux d'accroissement important des populations colonisatrices durant la bonne saison (Dedryver, 2010; Fraval, 2006; Turpeau *et al.*, 2010).

Ensuite, distinguons les cycles monœcique, diœcique et hétéroœcique. Le cycle monœcique concerne les espèces dont le cycle de développement se déroule sur une seule espèce de plante. Pour les espèces à cycle diœcique, il se déroule sur deux espèces de plantes dont un hôte primaire et un hôte secondaire. Les espèces hétéroœciques voient leur cycle de développement se dérouler sur plus de deux espèces hôtes (Blackman and Eastop, 2000).

3.2.2. *Dysaphis plantaginea*

Étant donné sa forte fécondité qui engendre des taux d'accroissement démographique très importants ainsi que sa précocité dans la saison, *Dysaphis plantaginea* ou le puceron cendré du pommier est fort nuisible pour les cultures de pommiers (Blackman and Eastop, 2000).

En ce qui concerne sa biologie, le puceron cendré du pommier produit des œufs noirs de forme elliptique d'environ un demi-millimètre que l'on retrouve en période hivernale sur des jeunes pommiers de 2 à 4 ans (Schaub *et al.*, 1995). Les adultes donnent des larves qui seront pondues directement. Les larves sont d'abord de couleur beige, puis rose et ensuite brun-grise au fil de leur développement. Les adultes ont un corps arrondi-ovale de 2,5 millimètres environ. Ces derniers portent le nom de puceron cendré en raison d'une pulvérulence grisâtre qui forme une poussière cireuse sur leur corps (Schaub *et al.*, 1995). Leurs antennes mesurent environ la moitié de leur corps et les cornicules sont noires et amincies. Leur cauda est triangulaire et légèrement pigmentée (Turpeau *et al.*, 2015). Les ailés diffèrent des aptères de par une légère tâche marronne sur leur abdomen et surtout par leur couleur noire ainsi que leurs ailes mesurant deux fois la taille de leur corps (Schaub *et al.*, 1995). Ces caractéristiques sont observables sur la figure 3 ci-dessous.



Figure 3 : Forme aptère (à gauche) et forme ailée (à droite) de *Dysaphis plantaginea* adulte (© Chaubet Bernard, INRA)

Concernant son cycle biologique, *Dysaphis plantaginea* est holocyclique diœcique. En effet, le puceron cendré du pommier effectue une alternance entre des générations sexuées et des générations asexuées et le cycle a lieu sur deux espèces distinctes que sont le pommier (*Malus x domestica* Borkh) et le plantain (*Plantago lanceolata* Linné) (Nicolas *et al.*, 2013). Le pommier est l'hôte primaire alors que le plantain est l'hôte secondaire.

Nous pouvons décider arbitrairement que le cycle commence avec les individus qui survivent à l'hiver sur des pommiers sous forme d'œufs. Ils éclosent vers le milieu du mois de mars et donnent des femelles nommées fondatrices (Deguette and Wateau, 2009; Quéro and SupAgro, 2015; Schaub *et al.*, 1995). Ces dernières vont se reproduire de manière asexuée par parthénogénèse et ont donc un pouvoir multiplicateur remarquable. Elles donnent des centaines de femelles aptères appelées virginipares aptères qui vont continuer à se multiplier. C'est durant cette période que les dégâts les plus importants aux pommiers sont infligés, allant même jusqu'à affecter leur santé (Lathrop, 1928; Schaub *et al.*, 1995). Ensuite, la surpopulation, le changement de la photopériode et la santé de la plante hôte de plus en plus atteinte ont pour conséquences que les virginipares aptères donnent naissance à des individus ailés. Ces virginipares ailés sont de plus en plus présents et migreront vers le plantain vers la moitié du mois de juin (Lathrop, 1928; Nicolas *et al.*, 2013). De juillet à novembre, des virginipares aptères colonisent le plantain et produiront des sexupares ailés vers le début de l'automne. Ces sexupares ailés vont alors migrer sur le pommier où elles produiront des femelles aptères sexuées. Des accouplements durant les mois de septembre et octobre donneront des femelles capables de pondre des œufs qui passeront l'hiver et recommenceront ce cycle (Lathrop, 1928; Nicolas *et al.*, 2013). La figure 4 ci-après illustre les étapes décrites.

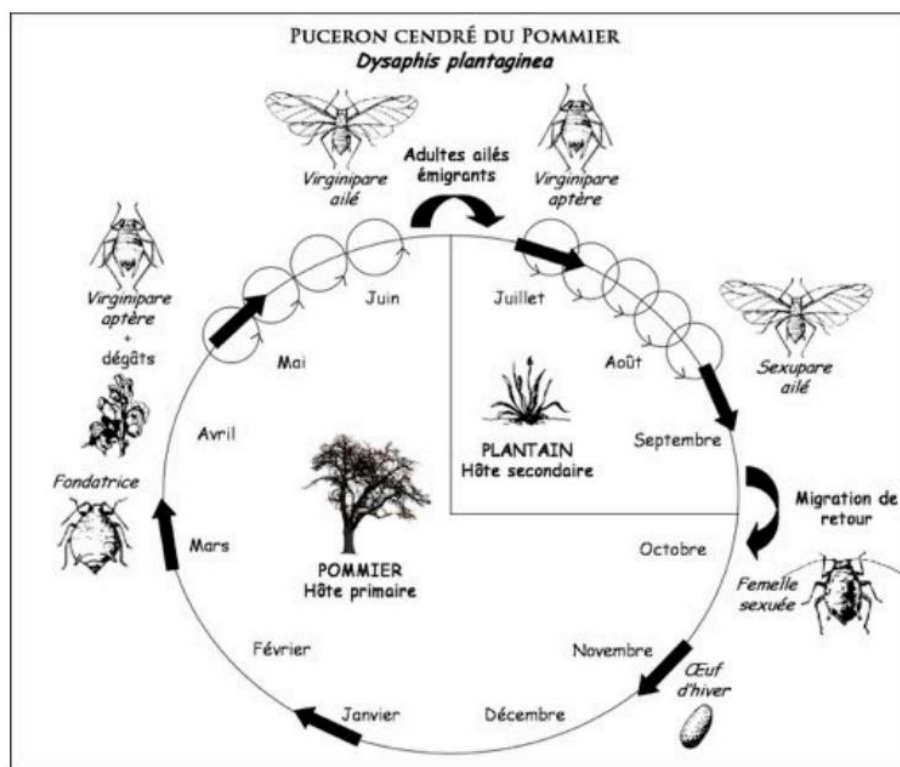


Figure 4 : Cycle de développement du puceron cendré du pommier (© Bourdais Delphine)

3.2.3. La lutte contre le ravageur *Dysaphis plantaginea*

Les dégâts infligés par *Dysaphis plantaginea* sur les pommiers sont considérables, pouvant aller jusqu'à 30% de perte de rendement (De Berardinis *et al.*, 1994). Il existe trois raisons pour lesquelles le puceron cendré du pommier est un puissant ravageur. Sa capacité d'alterner reproduction sexuée et clonale lui donne plus de chances de se multiplier et donc une plus grande chance de survie. L'existence d'une forme ailée permet une grande capacité de dispersion, très utile à la survie des populations. L'alternance entre l'hôte primaire et secondaire, sa précocité ainsi que son développement sur les voutons floraux complexifient la lutte contre ce puceron (Carron and Koller, 2017; Dedryver, 2010; Turpeau *et al.*, 2010).

3.2.3.1. Lutte chimique

Une première technique de lutte contre le puceron cendré du pommier est l'utilisation de produits phytopharmaceutiques de type insecticide, faisant partie des pesticides. En France, malgré la surface agricole de seulement 1% pour les vergers de pommier, 21% des ventes d'insecticides sont consacrées à ces vergers (Codron *et al.*, 2003). Dans le cas de *Dysaphis plantaginea*, les pommiers sont traités par des insecticides de manière préventive, avant que les pucerons ne colonisent les vergers de mars à mai (Schaub *et al.*, 1995). Cette méthode présente de nombreux inconvénients comme le coût, les impacts négatifs sur l'environnement, la qualité

des fruits récoltés, la santé humaine et celle d'autres organismes comme des pollinisateurs (Iwasa *et al.*, 2004; Nicolas *et al.*, 2013).

Une autre technique pour lutter contre le puceron cendré du pommier consiste à la défoliation automnale par l'utilisation de produits chimiques. En effet, les femelles sexupares ailées tout comme les femelles ovipares qu'elles engendrent ont besoin des feuilles des pommiers pour s'en nourrir. Une défoliation des pommiers a ainsi pour effet de perturber le cycle biologique du puceron (Romet, 2004). Cependant, les conséquences pour le pommier d'une telle pratique sur plusieurs années consécutives restent encore floues (Romet, 2004).

3.2.3.2. Lutte intégrée

La lutte intégrée est une sorte de réponse à la lutte chimique. En effet, l'emploi systématique de pesticides est remis en cause. Cette opposition à une utilisation abusive des pesticides s'est traduite par une prise de conscience collective des impacts néfastes des pesticides qui a permis aux agriculteurs d'être moins dépendants de ces produits chimiques (Lucas, 2007).

La lutte intégrée implique l'utilisation de solutions de prévention pour aider les plantes cultivées à mieux résister aux ravageurs. Parmi ces solutions, nous retrouvons l'utilisation de variétés résistantes (Lucas, 2007). Pour *Dysaphis plantaginea*, les variétés de pommier à cycle court, c'est-à-dire qui perdent leurs feuilles plus précocement semblent être moins sensibles au puceron cendré (Romet, 2004). Des pratiques culturales comme l'installation de haies qui empêchent la dispersion de pucerons ailées sont aussi des moyens préventifs de lutte intégrée (Dedryver *et al.*, 2010). Pour finir, l'utilisation d'argile kaolinite calcinée durant l'automne est une autre solution préventive. Ce composé a comme conséquence la formation d'une couche protectrice sur les feuilles de l'arbre, ce qui diminue l'appétence du puceron (Colomb, 2017; Morel *et al.*, 2011; Romet, 2004). D'après Romet (2004), cette méthode serait à la fois efficace et respectueuse de l'environnement, ce qui permettrait de réduire les traitements d'hiver utilisant des insecticides.

3.2.3.3. Lutte biologique

Une autre manière d'éviter la lutte chimique et ses effets négatifs notamment sur l'environnement et la santé humaine est la lutte biologique, également appelée biocontrôle. Selon Jourdeuil *et al.* (1991), la lutte biologique dans le domaine agronomique est « *toute forme d'utilisation d'organismes vivants ayant pour but de limiter la pullulation et/ou la nocivité des divers ennemis des cultures* ». Elle fait donc par définition partie de la lutte intégrée. La lutte

biologique peut être scindée en trois catégories : la lutte biologique par introduction, par conservation et par augmentation.

La lutte biologique par augmentation consiste en des lâchers d'organismes de manière périodique. Il en existe deux stratégies distinctes sur la quantité d'organismes lâchés. La première stratégie est la stratégie d'inondation qui consiste à inonder littéralement la culture en relâchant un grand nombre d'ennemis naturels du ravageur (Eilenberg *et al.*, 2001). La seconde stratégie est la stratégie d'inoculation consistant à relâcher une quantité beaucoup moins importante d'ennemis naturels du ravageur. Cette dernière repose sur la descendance des individus relâchés qui devra contrôler le ravageur ciblé en colonisant la culture (Durand, 2018; Eilenberg *et al.*, 2001).

Il existe différents prédateurs naturels de *Dysaphis plantaginea* comme le syrphe ceinturé (*Episyrphus balteatus*), la coccinelle à 2 points (*Adalia bipunctata*), ou encore la cécidomyie du puceron (*Aphidoletes aphidimyza*) (Miñarro *et al.*, 2005; Wyss *et al.*, 1999). Il existe également une catégorie d'organismes très intéressante à exploiter dans le cas d'une telle lutte. Il s'agit des parasitoïdes Hyménoptères dont les genres *Aphidius* et *Ephedrus* qui seront étudiés dans le cadre de ce mémoire.

3.3. Les parasitoïdes de *Dysaphis plantaginea*

3.3.1. Généralités sur les parasitoïdes

L'utilisation de parasitoïdes fait partie des alternatives très prometteuses à la lutte chimique. Cette pratique est déjà couramment utilisée pour réduire les dégâts de ravageurs en culture et certains parasitoïdes sont déjà utilisés et commercialisés par des firmes spécialisées dans ce domaine (Hance *et al.*, 2017; Viridaxis, 2022). Selon Eggleton et Gaston (1990), un parasitoïde est « *un organisme qui se développe sur ou dans un autre organisme (appelé hôte) en tire sa nourriture et le tue des suites directes ou indirectes de son développement* ». Il existe plusieurs types de stratégies sur lesquelles les parasitoïdes diffèrent grandement.

Le premier type de stratégie concerne l'état de l'hôte suite à la ponte du parasitoïde. En effet, deux grandes stratégies existent. La première consiste à tuer ou paralyser l'hôte de manière permanente au moment de la ponte. Les individus qui utilisent cette stratégie sont des **idiobiontes** (Askew and Shaw, 1986; Vinson, 1988). Cet hôte est une ressource immobile dont la valeur adaptative pour les parasitoïdes est corrélée positivement à la taille de l'hôte et décline avec le vieillissement de l'hôte (Harvey, 2005; Otto and Mackauer, 1998). L'autre stratégie voit

l'hôte continuer à se nourrir, à croître et à se défendre après la ponte pendant la majeure partie du parasitisme. Les individus qui pratiquent cette stratégie sont des **koinobiontes** (Askew and Shaw, 1986; Vinson, 1988). Cet hôte est donc une ressource mobile dont la valeur adaptative pour les parasitoïdes est souvent corrélée avec la taille de l'hôte ou son stade larvaire. Cependant, elle est plus dure à définir étant donné qu'elle fait intervenir des paramètres comme l'immunité de l'hôte qui compromet les avantages d'une ponte sur des hôtes plus grands (Bukovinszky *et al.*, 2009; Harvey, 2005).

Le deuxième type de stratégie concerne l'emplacement des œufs pondus ainsi que le mode d'alimentation des larves qui en découlent. Il existe les **ectoparasitoïdes** qui pondent leurs œufs sur la cuticule externe des hôtes. Une fois écloses, leurs larves vont perforer cette cuticule et vont consommer leur hôte par morceaux sans interagir intimement avec leur milieu interne (Godfray, 1994). Les ectoparasitoïdes sont presque tous idiobiontes. Ils pondent des œufs anhydropiques, ces œufs sont riches et contiennent toutes les ressources nécessaires pour l'ovogénèse du nouvel individu (Harvey *et al.*, 2012; Jervis *et al.*, 2001, 2012; Jervis and Kidd, 1986). Il existe également les **endoparasitoïdes** qui pondent leurs œufs directement à l'intérieur de l'hôte. Une fois écloses, les larves se nourrissent de l'hôte et se développent. Ils sont principalement des koinobiontes (Jervis *et al.*, 2012, 2001). Ils pondent des œufs moins riches qui possèdent une membrane extra-embryonnaire capable d'absorber des protéines de l'hémolymphe de l'hôte (Papaj, 2000).

Un dernier type de stratégie concerne le nombre de parasitoïdes qui se développent dans un même hôte. Peu importe le nombre d'œufs pondus dans un même hôte, une espèce de parasitoïde qui ne permet le développement avec succès que d'une seule larve sera dite **solitaire**. Une espèce qui permettra un développement avec succès de plusieurs larves dans un même hôte sera dite **grégaire** (Harvey *et al.*, 2012).

3.3.1.1. Biologie des parasitoïdes hyménoptères

Les pucerons sont parasités par maintes espèces de l'ordre des Hyménoptères et de l'ordre des Diptères. Parmi l'ordre des Hyménoptères, la famille des Braconidés voit la sous-famille des Aphidiinae être particulièrement spécialiste des pucerons. Les Aphidiinae comprennent pas moins de 400 espèces réparties dans 50 genres. Ces parasitoïdes sont tous des endoparasitoïdes koinobiontes solitaires (Smith and Kambhampati, 2000). Ils sont abondants dans l'hémisphère nord au niveau des zones tempérées et subtropicales. Cinq genres sont

particulièrement abondants en lutte biologique : *Aphidius*, *Diaeretiella*, *Ephedrus*, *Praon* et *Trioxys* (Vollhardt *et al.*, 2008; Wei *et al.*, 2005).

En ce qui concerne leur morphologie, la sous-famille des Aphidiinae regroupe des espèces dont les individus mesurent entre 2 et 3.5 millimètres. Leur corps est généralement de



Figure 5 : *Aphidius aquilus* en position de ponte caractéristique (© Bernard Chaubet)

couleur noire ou brune. Ils possèdent environ vingt articles antennaires et leur nervation alaire est discrète, exceptée pour le genre *Ephedrus* qui possède une nervation alaire complète. Une particularité des Aphidiinae repose sur une articulation supplémentaire entre le deuxième et le troisième tergite abdominal. Cette articulation permet une position de ponte très caractéristique observable sur la figure 5 (Turpeau *et al.*, 2011a). Chez les Aphidiinae, la taille des adultes dépend fortement de la taille de l'hôte (Cloutier *et al.*, 2000). Il existe un dimorphisme sexuel chez ces organismes dont le degré dépend de la taille de l'hôte (Bogdanović *et al.*, 2009; MacKauer, 1996). En effet, la femelle est généralement plus grosse que le mâle en raison de pressions de sélection différentes pour les deux sexes (MacKauer, 1996).

En ce qui concerne la nourriture, elle va influencer directement la fécondité des adultes. Ces derniers ont besoin d'une alimentation riche en sucres pour un développement correct des œufs (Bianchi and Wäckers, 2008). Un manque de sucres peut diminuer les capacités d'un parasitoïde dans la recherche d'un hôte. En effet, ce manque engendrerait une diminution de l'activité générale en particulier le vol qui nécessite beaucoup d'énergie. Le parasitoïde favoriserait donc un comportement de recherche de nourriture au lieu d'un comportement de recherche d'hôte (Bianchi and Wäckers, 2008; Takasu and Lewis, 1995). Une nourriture très sucrée existe à proximité des parasitoïdes. En effet, en plus d'utiliser les pucerons comme ressource pour le développement des larves, le puceron produit du miellat que les parasitoïdes

adultes apprécient manger. Ces derniers se nourrissent également du nectar de certaines fleurs (Sary, 1970).

3.3.1.2. Cycle biologique des parasitoïdes

Tout commence avec une femelle parasitoïde qui **s'accouple** à un mâle. Elle cherche ensuite des pucerons hôtes à l'intérieur desquels pondre un œuf. La femelle peut soit attaquer plusieurs pucerons sur un même patch, soit se disperser à la recherche d'une nouvelle colonie de pucerons (Weisser and Völkl, 1997). La dispersion d'un individu peut atteindre plus de dix kilomètres sur un an mais de telles dispersions sont motivées par une rareté des hôtes (Cameron *et al.*, 1981). Une plante attaquée par des pucerons émet des composés volatils que les parasitoïdes peuvent capter à l'aide de leurs antennes. Ces composés résonnent comme un signal indiquant que des pucerons sont proches pour les parasitoïdes (Hatano *et al.*, 2008). Cette localisation de l'habitat de l'hôte constitue la première étape avant qu'un œuf soit effectivement pondu par une femelle parasitoïde (Vinson, 1976).

Il est ensuite essentiel pour le parasitoïde de localiser plus précisément la colonie, c'est pourquoi différents composés olfactifs sont perceptibles par le parasitoïde. Le miellat produit par le puceron, les phéromones d'alarme, l'odeur même des pucerons ou encore des composés sémiochimiques sécrétés par les cornicules des pucerons font tous partie de ces composés olfactifs. Ceci constitue la deuxième étape avant que la femelle pondre l'œuf (Boivin *et al.*, 2012; Vinson, 1976).

La troisième étape consiste à accepter ou non l'hôte. En effet, après avoir reconnu un hôte grâce à des signaux visuels, la femelle parasitoïde va d'abord effectuer des contacts antennaires pour vérifier à l'aide de signaux chimiques produits par le puceron qu'il s'agit d'un hôte viable (Vinson, 1976). Ensuite, ont lieu les contacts ovipositeurs. Les femelles parasitoïdes sont dotées d'organes sensoriels importants sur leur ovipositeur, ce qui leur permet d'évaluer la qualité de leur hôte (Boivin *et al.*, 2012; Vinson, 1976).

Une fois que la femelle a accepté l'hôte et **a** enfin **pondu**, le développement de l'œuf puis de la larve se font intégralement à l'intérieur du puceron hôte. L'œuf **éclore** après quelques jours pour donner une larve. Il existe trois stades larvaires chez les Aphidiinae (O'Donnell, 1987). Le dernier stade larvaire **tue son hôte** et finit par se **nymphoser**. Le tissage du cocon de soie de la larve est accompagné d'un durcissement de la cuticule du puceron, qui s'étire et se sèche. La larve parasitoïde finit par se transformer en pupa (Quicke, 1997). La cuticule durcie porte le nom de momie, de laquelle le parasitoïde s'échappe en la découpant de manière

circulaire (Boivin *et al.*, 2012). Ainsi, un nouvel individu adulte **émerge** et pourra s'accoupler avec un adulte de sexe opposé avant d'engendrer un **nouveau cycle**. Notons que ce cycle est possible même sans un accouplement de la femelle, qui ne pourra alors engendrer que des mâles. En effet, chez les Hyménoptères, seules les femelles émergent d'œufs diploïdes alors que les mâles sont issus d'ovocytes haploïdes (Nguyen *et al.*, 2013).

La figure ci-dessous réalisée par Bernard Chaubet résume de manière schématique les différentes étapes du cycle de vie d'un parasitoïde.

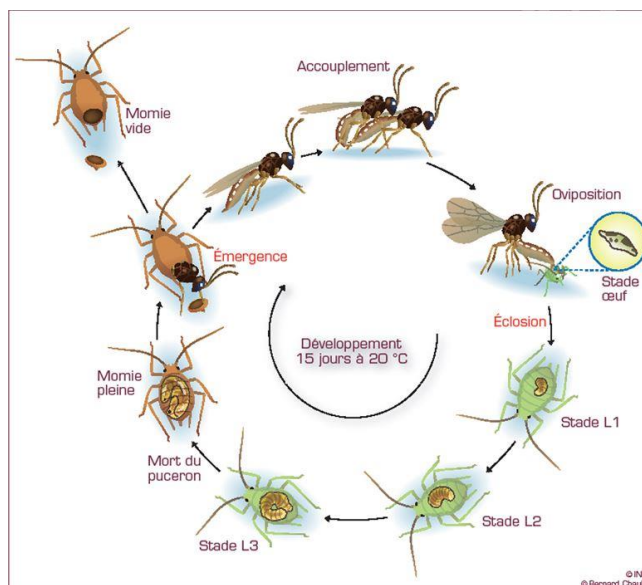


Figure 6 : Schéma du cycle de développement d'un hyménoptère parasitoïde de pucerons (© Chaubet Bernard, INRA)

3.3.1.3. Le sex-ratio chez les parasitoïdes Hyménoptères

Il existe une asymétrie dans le sex-ratio chez les parasitoïdes. Les femelles assurent la descendance et ont donc un rôle plus important dans la survie de l'espèce. De plus, elles sont capables de pondre des œufs sans avoir recours à la fécondation grâce au système haplo-diploïde décrit précédemment. La femelle a la possibilité d'ouvrir ou non sa spermathèque, c'est-à-dire de féconder ou non l'œuf et peut ainsi contrôler la proportion de mâles dans sa descendance. Le sex-ratio chez les parasitoïdes est ainsi déplacé en faveur des femelles qui sont naturellement produites en plus grande quantité que les mâles (Hardy, 1994; Turpeau *et al.*, 2011b).

3.3.1.4. L'effet de la température

Les insectes sont des animaux ectothermes, la température de l'environnement dans lequel ils se trouvent a donc un lien absolument direct avec leur température interne. Il y a donc

des corrélations entre la température environnante et le développement, les performances et les capacités de déplacement (Chown *et al.*, 2004).

Abordons d'abord l'effet de la température sur la taille des parasitoïdes. Selon Atkinson (1994), il y a une corrélation inverse directe entre la taille d'un individu ectotherme et la température. Ce phénomène porte le nom de « Temperature-Size Rule ». A basse température, un individu verra son temps de développement allongé mais possèdera une taille également plus grande. Alors qu'un individu se développant à l'inverse à haute température aura un temps de développement plus court mais une taille plus petite (Atkinson, 1994). Il faut tout de même noter qu'en allant trop à l'extrême, cette loi n'est plus respectée. En effet, des températures trop basses provoquent une réduction de la taille chez *Trichogramma carverae* Oatman et Pinto, un parasitoïde. Cela peut s'expliquer par le fait que le parasitoïde mobilise des ressources pour le maintien de son métabolisme au lieu de les consacrer à son développement (Hance *et al.*, 2007; Rundle *et al.*, 2004).

La température a également un impact sur la survie des parasitoïdes. En effet, les basses températures induisent des dégâts aux niveaux cellulaire et tissulaire causés par des troubles métaboliques ou des cristaux de glace. Selon l'intensité de ces dégâts, le parasitoïde pourra mourir ou survivre s'il est exposé à des températures plus élevées (Abram *et al.*, 2017; Hance *et al.*, 2007). Des études sur *Aphidius rhopalosiphi* ont par exemple montré qu'une exposition des momies à 5°C était mortelle pour 67% d'entre elles et diminuait à 33% si une acclimatation était entreprise (Levie *et al.*, 2005).

Concernant le sex-ratio, des études ont montré que les basses températures peuvent l'affecter, souvent en faveur des mâles (Pandey and Johnson, 2005; Uçkan and Gülel, 2001). Néanmoins, ce n'est pas le cas pour toutes les espèces. Chez les Scelionidae, les basses températures ne semblent pas avoir une influence significative sur le sex-ratio (Foerster and Doetzer, 2006).

3.3.2. Le parasitoïde *Aphidius matricariae*

Aphidius matricariae Haliday (Hymenoptera : Braconidae, Aphidiinae) est une espèce utilisée en lutte biologique dans l'optique de lâchers de parasitoïdes par la stratégie d'inondation de manière précoce (Boivin *et al.*, 2012; Nicolas *et al.*, 2013). Il s'agit d'un endoparasitoïde solitaire koinobionte faisant partie de la sous-famille des Aphidiinae (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae). Cette espèce est un parasitoïde généraliste et le nombre d'espèces qu'elle est capable de parasiter est supérieur à 40 (Schlinger and Mackauer, 1963). Sa

température optimale est de 25°C (Jerbi-Elayed *et al.*, 2015). Une étude de Tougeron *et al.* de 2021 montre qu'à 17 °C le temps de développement d'*A. matricariae* est de 15 jours (Tougeron *et al.*, 2021). Cette valeur tend à diminuer fortement lorsqu'on augmente la température (Zamani *et al.*, 2007). Les adultes mesurent 2 à 3 millimètres environ et la momie est de couleur dorée (Koppert Biological Systems, 2014; Nicolas *et al.*, 2013). Concernant son cycle de vie, il est important de noter que les œufs d'*A. matricariae* mettent au maximum 4 jours à 22°C pour éclore et ainsi donner une larve (Hågvar, 1988; Hågvar and Hofsvang, 1988).

3.3.3. Le parasitoïde *Ephedrus persicae*

Ephedrus persicae Froggatt (Hymenoptera : Braconidae, Aphidiinae) est un endoparasitoïde koinobionte solitaire phytophage qui parasite plus de 150 espèces de pucerons à travers le globe (Gärdenfors, 1986; Kavallieratos *et al.*, 2004; Pike *et al.*, 2000; Takada, 2002). Plus précisément, Gärdenfors (1986) a identifié le groupe d'espèces *Ephedrus persicae* sur base d'une différence morphologique au niveau des nervures alaires. En effet, la biologie complexe de ce parasitoïde a comme conséquence qu'à l'heure actuelle une longue liste de synonymes persiste dans la révision de Gärdenfors (Gärdenfors, 1986). *E. persicae* parasite des ravageurs importants comme les espèces de pucerons *Myzus persicae*, *Aphis gossypii*, *Aphis craccivora* ou encore *Dysaphis plantaginea*. *E. persicae* mesure entre 1.5 et 2.5 millimètres quand il se développe dans *D. plantaginea* (Bogdanović *et al.*, 2009). Sa taille dépend fortement de la taille de l'hôte dans lequel il s'est développé (Bogdanović *et al.*, 2009; Žikić *et al.*, 2009). Son temps de développement se situe entre 21 et 23 jours à 20°C lorsque cette espèce parasite *D. plantaginea* (Cierniewska, 1976). *Ephedrus persicae* est une espèce qui a la particularité de rentrer en diapause en fin de printemps (Sary, 1975) ce qui rend difficile son exploitation commerciale.

Ephedrus persicae parasite tous les stades larvaires de *Dysaphis plantaginea* y compris les adultes. Il semble cependant y avoir une préférence pour les pucerons de stades 2 et 3 (Cierniewska, 1976). Sa momie est de couleur noire (Rakhshani *et al.*, 2005; Sary, 1962). Les stades 1 de *D. plantaginea* parasités par *E. persicae* ne produisent pas de descendance. Le parasitisme d'*E. persicae* affecte négativement la fécondité des individus pour les stades ultérieurs qui engendrent une descendance de taille réduite en plus de mener à leur mort. Cela signifie qu'*E. persicae* a un grand potentiel dans le contrôle des populations du puceron cendré du pommier (Bribosia *et al.*, 2005). Cependant, les accumulations de températures nécessaires pour lever la diapause d'*E. persicae* arrivent trop tard dans la saison, ce qui laisse aux femelles pucerons fondatrices du temps pour coloniser les cultures de pommiers (Bribosia *et al.*, 2005).

Concernant son cycle de vie, aucune information concernant l'émergence des œufs en larves ne sont décrites dans la littérature. Il est tout de même intéressant de noter que les œufs d'*Ephedrus cerasicola*, un autre parasitoïde du genre *Ephedrus*, ont normalement tous éclos après 4 jours (Hågvar, 1988).

4. Compétition chez les parasitoïdes

Il est pertinent de diviser la compétition chez les parasitoïdes sur deux moments de leur vie : durant le stade larvaire (aussi appelée compétition **intrinsèque**) et durant le stade adulte (aussi appelée compétition **extrinsèque**) (Harvey *et al.*, 2012). Chez les adultes, la compétition **directe** a lieu lorsque plusieurs femelles parasitoïdes sont présentes simultanément dans le même patch (De Moraes *et al.*, 1999). Alors que la compétition **indirecte** a lieu lorsque des femelles parasitoïdes visitent un patch déjà exploité par un autre individu (van Dijken *et al.*, 1992; Vinson and Guillot, 1972). Chez les larves de parasitoïdes, la compétition directe a lieu pour les individus partageant un même hôte. Lorsque des larves grégaires sont en compétition pour les ressources disponibles, elles entrent en compétition par exploitation. Les larves solitaires quant à elle rentrent en compétition par interférence dès lors qu'une seule larve pourra se développer et émerger de la momie (Boivin and Brodeur, 2006; Hagvar, 1989).

4.1. Compétition extrinsèque

Chez les parasitoïdes adultes, on retrouve de la compétition par interférence car plusieurs femelles peuvent se retrouver à exploiter un même patch simultanément (appelée ci-dessus compétition directe). On retrouve également de la compétition par exploitation étant donné que les femelles peuvent aussi exploiter un même patch successivement (appelée ci-dessus compétition indirecte).

4.1.1. Discrimination de la qualité de l'hôte

Dans le cas de la compétition par exploitation, une femelle a tout intérêt à savoir discriminer quel hôte a déjà été parasité. La compétition larvaire entraîne inéluctablement une baisse du fitness pour les larves en compétition, une femelle devrait donc théoriquement éviter de pondre dans un hôte déjà parasité. Cette compétition est encore plus impactante pour les espèces solitaires dont une seule larve peut sortir gagnante. Pour pallier à cela, les femelles parasitoïdes de nombreuses espèces ont été sélectionnées pour la capacité à distinguer si un hôte est déjà parasité ou non. De nombreux exemples existent dans la littérature (Darrouzet *et al.*, 2007; Santolamazza-Carbone *et al.*, 2004; Zappalà and Hoy, 2004).

Il existe deux façons de discriminer les hôtes parasités des hôtes sains.

1. Marquage externe :

Certaines femelles parasitoïdes déposent une marque chimique sur leur hôte après une ponte. Cette marque est détectable par d'autres femelles parasitoïdes (Barrera *et al.*, 1994; Hoffmeister, 2000; Oakleaf *et al.*, 2007). Ce marquage a été sélectionné car il permet aux deux femelles d'éviter de la compétition pour leur larve. Certains parasitoïdes sont capables de marquer un patch entier après avoir pondu dans un hôte (Hoffmeister and Roitberg, 1997). La femelle parasitoïde est capable de détecter par qui la première ponte a été réalisée. Les possibilités étant : elle-même, un conspécifique ou encore un individu d'une autre espèce (Agboka *et al.*, 2002; van Dijken *et al.*, 1992).

2. Stimulus interne :

Une deuxième possibilité est la détection de certains composés chimiques typiques de changements physiologiques internes du puceron. En effet, le développement de la première larve à l'intérieur de l'hôte va provoquer des changements comme une modification chimique de l'hémolymphe du puceron (Van Baaren and Nénon, 1994). Les femelles parasitoïdes peuvent insérer leur ovipositeur dans le but d'évaluer le statut du puceron sans forcément y pondre un œuf. En effet, leur ovipositeur est doté de senseurs capables de détecter les changements physiologiques décrits précédemment (Brown and Anderson, 1998; van Lenteren *et al.*, 2007). Une étude sur le parasitoïde *Leptopilina heterotoma* a offert une preuve de l'activité d'au moins 3 neurones gustatifs en réponse à un stimulus de l'hémolymphe de son hôte (van Lenteren *et al.*, 2007).

Tous les parasitoïdes ne se limitent pas à l'une ou l'autre de ces façons de discriminer. En effet, plusieurs exemples montrent que, chez certaines espèces de parasitoïdes, ces deux manières de discriminer un hôte sont utilisées. Cela peut être au sein d'une espèce parmi laquelle les populations n'utilisent pas la même manière de discriminer. Par exemple, il a été montré pour le parasitoïde *Pachycrepoideus vindemmiae* qu'une population de cette espèce utilise le stimulus interne alors que l'autre utilise le marquage externe (Goubault *et al.*, 2004). Une autre possibilité d'utilisation de l'une ou l'autre technique est le temps écoulé entre la ponte de la première femelle parasitoïde et le moment où la deuxième femelle rentre en contact avec le puceron parasité. Une étude sur l'endoparasitoïde *Aphidius rhopalosiphii* consistait en une expérience de superparasitisme avec un temps variable entre les ovipositions des deux femelles, l'un était un temps court de moins de 16 heures et l'autre un temps long de plus de 16 heures. L'expérience a montré que pour le temps court, le rejet des hôtes est principalement associé à

une sécrétion corniculaire exudée par le puceron en réponse à l'oviposition du premier parasitoïde. Pour le temps long, ce rejet est associé aux changements physiologiques internes provoqués par le développement de la larve de la première femelle (Outreman *et al.*, 2001). Cela signifie que plusieurs signaux sont utilisés par les femelles parasitoïdes pour obtenir des informations sur le statut de l'hôte qu'elles convoitent.

Concernant *Ephedrus persicae*, les informations dans la littérature n'existent pas encore. Cependant, nous pouvons noter que l'endoparasitoïde *Ephedrus cerasicola* sait discriminer un puceron parasité d'un puceron sain aussi bien par marquage externe que par stimulus interne (Hofsvang, 1988).

Il a été montré dans une étude de 1978 que l'espèce *Aphidius matricariae* est capable de discriminer le statut parasité ou non parasité de l'hôte *Myzus persicae*. Cette discrimination peut être faite soit par contact antennaire soit par utilisation de l'ovipositeur. Les chercheurs de cette étude peuvent affirmer que cette discrimination peut être faite grâce au marquage externe mais ne peuvent affirmer avec certitude la discrimination par stimulus interne étant donné qu'ils n'ont pas pu observer si l'ovipositeur rentrait à l'intérieur de l'hôte (Hart *et al.*, 1978).

4.1.2. Le superparasitisme et le multiparasitisme

Il existe des situations dans lesquelles les femelles optent pour une stratégie qui semble aller à l'encontre de ce qui a été décrit précédemment. En effet, il n'est pas rare d'observer du superparasitisme et du multiparasitisme. Le multiparasitisme se produit lorsqu'une femelle parasitoïde pond dans un hôte déjà parasité par un membre d'une autre espèce (Fisher, 1961). Le superparasitisme correspond à la même situation à la différence que les deux femelles appartiennent à la même espèce (Alphen and Visser, 1990). Le superparasitisme est lui-même divisé en deux types : le self-superparasitisme lorsqu'une même femelle pond plusieurs fois sur un hôte et le superparasitisme conspécifique lorsqu'une femelle pond sur un hôte parasité par une autre femelle de la même espèce (Godfray, 1994).

Il existe des situations dans lesquelles il peut être avantageux pour une femelle parasitoïde de pondre dans un hôte déjà parasité. C'est le cas lorsque la proportion d'hôtes non parasités est faible ou lorsque les distances entre les patchs où se trouvent des pucerons sont particulièrement élevées (Alphen and Visser, 1990). Le superparasitisme conspécifique et le multiparasitisme peuvent donc être adaptatifs lorsque la compétition est élevée. Leur valeur adaptative dépend en fait de la probabilité que leur progéniture a de survivre au sein de l'hôte (Rosenheim and Hongkham, 1996).

Un autre cas dans lequel une femelle parasitoïde tirera un avantage à parasiter un hôte qui l'est déjà est le cas des ovicides. En effet, il existe une stratégie qui consiste à tuer l'œuf pondu antérieurement pour éviter les combats larvaires à sa progéniture (Godfray, 1994; Netting and Hunter, 2000). Le fitness des individus pratiquant l'ovicide sera plus élevé que celui d'individus qui ne le pratiquent pas et qui sont donc par conséquent confrontés à une compétition larvaire (Mayhew, 1997).

Concernant le self-superparasitisme, il est possible que la probabilité d'obtenir un descendant viable augmente avec le nombre d'œufs pondus (Alphen and Visser, 1990). Si les pressions de sélection environnantes poussent à une compétition excessivement élevée, il est possible que les hôtes disponibles soient presque à chaque fois le lieu d'une compétition larvaire. Dans un tel cas, pondre plusieurs œufs pour une femelle augmente la probabilité qu'une de ses larves soit la gagnante de la compétition et donc que les gènes de cette femelle soient transmis aux futures générations (Yamada and Sugaura, 2003). Il est également possible lors d'une compétition élevée, que les femelles en compétition ne pondent que si un seul œuf a déjà été pondu. Engendrer de la compétition entre ses propres larves en pondant plusieurs œufs deviendrait avantageux si cela exclut la compétition avec les larves d'un autre individu (Ito and Yamada, 2007).

Concernant les espèces étudiées dans le cadre de ce mémoire, *A. matricariae* a déjà été étudiée dans des expériences et montre du superparasitisme et du multiparasitisme (Tazerouni *et al.*, 2016), alors que les informations sont manquantes dans la littérature pour *E. persicae*.

4.1.3. L'effet de la compétition sur le sex-ratio

La présence de femelles compétitrices peut avoir un impact sur le sex-ratio de la descendance des femelles parasitoïdes hyménoptères. Comme décrit précédemment dans ce travail, les parasitoïdes hyménoptères sont des organismes haplodiploïdes. Ils sont donc par définition capables de produire des mâles issus d'œufs non-fécondés. Grâce à ce système, les femelles parasitoïdes hyménoptères sont capables de déterminer le sexe des œufs pondus et par conséquent de réguler le sex-ratio de leur ponte (Godfray, 1994).

Décrivons tout d'abord la théorie de la Local Mate Competition. Cette théorie développée par Hamilton en 1967 sous-entend que les mâles qui sont frères ou apparentés et possèdent donc un fort taux de patrimoine génétique en commun, entrent en compétition pour l'accès à l'accouplement avec des femelles. Par conséquent, une femelle fondatrice qui colonise une nouvelle colonie verra ses propres descendants mâles entrer en compétition pour accéder à

ses descendantes femelles. Les mâles pouvant s'accoupler à de nombreuses femelles différentes, Hamilton prédit qu'une femelle fondatrice produira un nombre de mâle minimum capable de féconder l'ensemble des femelles. Dans le cas où la femelle fondatrice n'est pas seule mais accompagnée d'autres femelles, il sera intéressant de produire plus de mâles pour augmenter la probabilité que ses descendants soient les gagnants de la compétition et transmettent ses gènes (Hamilton, 1967). On observe cela sur la figure 7 qui montre qu'au plus le nombre de femelles fondatrices est grand, au plus la proportion de mâle optimale est grande également.

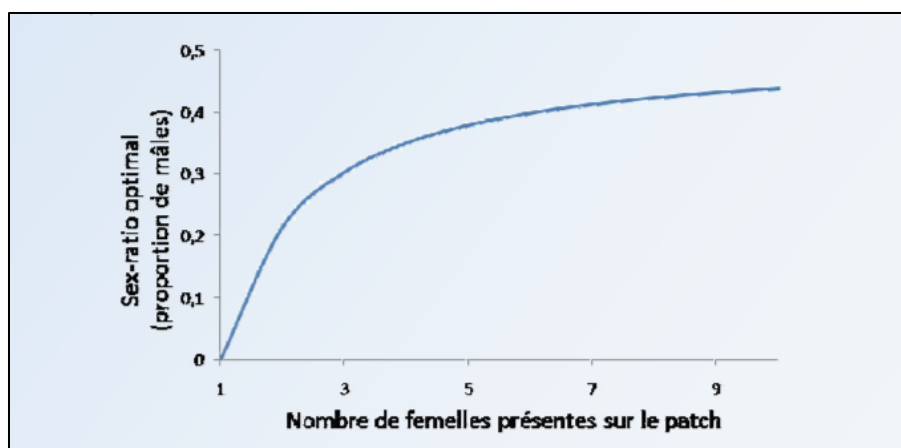


Figure 7 : Sex-ratio de ponte (proportion de mâles) optimal prédit par la théorie de la Local Mate Competition pour des espèces haplodiploïdes. D'après Godfray (1994).

La prédiction d'Hamilton a été vérifiée chez de nombreuses espèces de parasitoïdes Hyménoptères (Darrouzet *et al.*, 2008; Debout *et al.*, 2002; Herre, 1987, 1985; Rabinovich *et al.*, 2000). Cette théorie est valable pour les espèces grégaires ainsi que pour les espèces solitaires (Godfray, 1994). Encore plus intéressant, la théorie de la Local Mate Competition s'applique également dans des cas de compétition indirecte (Darrouzet *et al.*, 2007; Shuker *et al.*, 2006; Shuker and West, 2004; Werren, 1980). Des chercheurs ont même prouvé que la présence d'œufs avait un impact direct sur le sex-ratio. Les femelles *Nasonia vitripennis* n'adaptent pas leur sex-ratio de ponte lorsqu'elles sont confrontées à des compétitrices incapables de pondre et des comportements semblables à une situation sans compétition sont observés (Shuker and West, 2004).

4.2. Compétition intrinsèque

Lors d'une compétition intrinsèque, il existe deux façons d'éliminer son adversaire : soit en le tuant lorsqu'il est encore à l'état d'œuf, soit dans un combat mortel avec une autre larve si celle-ci a déjà éclos (Quicke, 1997; Vinson and Hegazi, 1998). Chez les parasitoïdes solitaires, les larves fraîchement écloses vont directement investiguer sur la présence de compétiteurs

larves ou œufs (Van Alebeek *et al.*, 1993). Trois facteurs vont principalement régir l'issue de cette compétition.

Premièrement, l'aptitude des larves au combat va naturellement jouer dans le résultat de la compétition. Celle-ci va varier en fonction de l'espèce et du sexe (Van Baaren *et al.*, 1999). Notons que la littérature est d'accord sur le fait que le premier stade larvaire est le stade combattant chez les parasitoïdes (Chow and Mackauer, 1984; Muratori *et al.*, 2004). En effet, les stades 1 possèdent des mandibules proéminentes, fortes et mobiles, ainsi que des structures sensorielles très développées permettant de localiser ou reconnaître des compétiteurs (Muratori *et al.*, 2004; Vinson and Mourad, 2000).

Le deuxième facteur concerne le temps écoulé entre les pontes successives des compétitrices. On observe une diminution de la probabilité de gagner la compétition pour la deuxième femelle si l'intervalle entre la première ponte et la sienne augmente (Goubault *et al.*, 2003; van Baaren and Nénon, 1996; Visser *et al.*, 1992). En effet, le premier œuf pondu aura plus de chance d'éclore plus tôt et donc plus de chance de trouver les autres œufs et de les attaquer.

Un dernier facteur est la stratégie de suppression physiologique. Il s'agit d'une émission de toxines par les larves après l'éclosion (Jervis and Copland, 1996; Uka *et al.*, 2006). Ces toxines ont pour rôle d'empêcher les œufs compétiteurs d'éclore ou de stopper leur développement lors de leur premier stade larvaire (Govind *et al.*, 2000).

5. Objectifs et hypothèses

Ce mémoire traite de la compétition à basse et haute température entre deux espèces d'endoparasitoïdes solitaires koinobiontes du puceron cendré du pommier : *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae*. Le but est d'étudier le résultat de la compétition extrinsèque en prenant en compte un facteur température (l'expérience sera réalisée à 12°C et à 20°C). Nous avons vu précédemment que les basses températures avaient un impact sur la survie des parasitoïdes, ce qui signifie que les parasitoïdes peuvent potentiellement avoir un comportement de ponte différent à basse température en fonction de l'espèce. En effet, lorsque la mortalité augmente, un organisme a tout intérêt à se reproduire tôt et beaucoup (Hayes and Taylor, 1990). Contrairement à la mortalité faible, où le temps est plus grand pour faire des choix optimaux et augmenter le fitness de sa descendance. Dans le cas des parasitoïdes, les comportements de multiparasitisme et superparasitisme devraient augmenter à basse température si leur mortalité augmente également.

Tout d'abord, une expérience de dissection est réalisée dans le but de déterminer après combien de jours les œufs de chacun des parasitoïdes éclosent dans les conditions de laboratoire dans lesquelles ce mémoire est effectué. Étant donné qu'*A. matricariae* possède un temps de développement plus court qu'*E. persicae* (Cierniewska, 1976; Tougeron *et al.*, 2021; Zamani *et al.*, 2007), l'hypothèse est que cette espèce verra ses œufs éclore plus tôt qu'*E. persicae*. Les résultats de cette expérience seront analysés dans l'optique d'alimenter la discussion de l'expérience principale de ce mémoire.

Ensuite, l'expérience centrale de ce mémoire est réalisée à 12°C et à 20°C et consiste à présenter un puceron de stade L3 en boîte de Pétri successivement à deux femelles parasitoïdes. Lorsqu'une insertion d'ovipositeur est observée, la première femelle est enlevée et remplacée par la deuxième femelle. L'expérience est réalisée avec deux femelles de la même espèce (compétition intraspécifique) et avec deux femelles d'espèces différentes (compétition interspécifique). Des contrôles pour lesquels la larve L3 est parasitée uniquement par *E. persicae* et d'autres uniquement par *A. matricariae* seront réalisés. Ces contrôles serviront à déterminer le taux de parasitisme des deux espèces pour déterminer leur taux de réussite dans les traitements de multi- et superparasitisme. Un autre contrôle consistera en un puceron L3 non parasité, qui permettra de tester la mortalité du dispositif établi. L'espèce qui émerge et le sex-ratio pour chaque traitement seront observés.

Pour l'espèce gagnant la compétition dans le cas de compétition interspécifique, plusieurs possibilités existent. Tout d'abord, il est possible que la première espèce de parasitoïde dont l'œuf éclot en larve gagne la compétition. En effet, la larve de parasitoïde de stade 1 tuera probablement l'œuf compétiteur. Il est également possible que la deuxième femelle à pondre se voit avantagée dans cette compétition. En effet, grâce à leurs capacités à discriminer les pucerons parasités, certains parasitoïdes hyménoptères peuvent injecter un venin mortel pour l'œuf compétiteur (Hart *et al.*, 1978; Hofsvang, 1988). Ces capacités à discriminer peuvent également encourager les femelles à ne pas pondre dans un hôte déjà parasité, ce qui pourrait donner l'illusion d'une défaite dans cette compétition. Il est très difficile de prédire un vainqueur étant donné les phénomènes précédemment décrits. Cependant, l'hypothèse est que l'espèce dont les œufs éclosent plus précocement gagne la compétition car il est probable que cela lui donne un avantage décisif.

Concernant l'impact de la température sur la compétition, ce facteur pourrait avoir des effets décisifs sur la compétition entre les deux espèces en favorisant l'un des deux. Cependant, aucun élément ne permet de prédire de quelle manière ni quelle espèce serait avantagée.

En ce qui concerne le sex-ratio, il est attendu d'observer un sex-ratio biaisé plus fortement vers les mâles pour les traitements avec compétition par rapport aux traitements où le puceron n'est parasité que par une seule femelle parasitoïde. En effet, cela peut être expliqué par la théorie de la Local Mate Competition et parce que les mâles se développent plus rapidement que les femelles, ce qui les avantage dans la compétition (Sequeira and Mackauer, 1993).

L'objectif de ce mémoire est de mesurer le résultat de la compétition entre les parasitoïdes *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae* ainsi que l'impact de la température sur cette compétition. *Ephedrus persicae* étant le parasitoïde principal qui attaque *Dysaphis plantaginea* dans les cultures de pommiers en Belgique (Alhmedi *et al.*, 2018; Bribosia *et al.*, 2004), il peut être pertinent pour plusieurs raisons de s'intéresser à la compétition avec *Aphidius matricariae*, parasitoïde au potentiel intéressant dans la lutte biologique contre *D. plantaginea* (Ferrais *et al.*, 2022). Tout d'abord, étant l'ennemi naturel le plus présent en Belgique (Alhmedi *et al.*, 2018), il sera probablement le premier impacté par des lâchers de parasitoïdes qui lui feront inéluctablement une concurrence. Si ces deux espèces se retrouvent sur le terrain durant la même période, il peut être intéressant de voir comment elles se comportent face à des pucerons déjà parasités. Ainsi, obtenir des informations concernant la compétition avec un de ces parasitoïdes donnerait un aperçu de l'impact que cela pourrait avoir sur ses populations. En effet, les stratégies utilisées par des parasitoïdes pour gérer la compétition interspécifique ont des conséquences sur la dynamique de population de ces parasitoïdes et donc sur l'utilisation de ces espèces comme moyen de contrôle biologique (Boivin and Brodeur, 2006). Ensuite, dans le cas où *E. persicae* remporte haut la main la compétition avec *A. matricariae*, l'intérêt d'utiliser cette espèce dans le cadre d'une lutte biologique par augmentation serait encore plus grand qu'il ne puisse l'être actuellement. A l'heure actuelle, la diapause d'*E. persicae* restreint son utilisation pour des études en laboratoire. Cependant, les larves d'*E. persicae* rentrent en diapause en fin de printemps (Sary, 1975) alors que les femelles fondatrices du ravageur *Dysaphis plantaginea* commencent à se multiplier vers le milieu du mois de mars (Deguet and Wateau, 2009; Quéro and SupAgro, 2015; Schaub *et al.*, 1995). Cela signifie qu'*Ephedrus persicae* est une espèce au potentiel très intéressant pour des lâchers précoces en lutte biologique.

6. Matériel et méthode

6.1. Culture et élevages

6.1.1. Plante hôte

Des pommiers sont plantés et entretenus en masse dans un phytotron de l'UCLouvain. Les variétés utilisées sont les variétés Rubinette et Reine de Reinette. Deux arrosages par semaine sont réalisés manuellement. Ces pommiers sont utilisés pour la mise en place des élevages ultérieurs.



Figure 8 : Culture de pommiers

6.1.2. *Dysaphis plantaginea*

L'élevage de pucerons cendrés du pommier est réalisé au sein d'une logette de l'insectarium de l'UCLouvain. Cet élevage est séquentiel, c'est-à-dire qu'il permet d'avoir à disposition à tout moment des pucerons de tous les stades. Ceci est essentiel car les expériences réalisées requièrent des pucerons de stade L3, des quantités importantes de pucerons de ce stade sont hebdomadairement requises et donc retirées de l'élevage. Chaque lundi et jeudi, 45 pucerons adultes sont répartis équitablement dans une nouvelle cage sur 3 pommiers vierges. Parmi ces trois pommiers, un premier est consacré au maintien de l'élevage de pucerons alors que les deux autres sont utilisés pour les élevages de parasitoïdes. Quatre jours après cette répartition, les pucerons adultes sont retirés et tués. Onze jours plus tard, les pucerons pondus par les adultes initiaux redonnent des adultes et sont utilisés à leur tour dans une nouvelle cage. La population primaire de *Dysaphis plantaginea* provient de pucerons directement récoltés sur le terrain à Saint-Trond en Belgique, au sein du centre de recherche Pcfruit. Les individus de

cet élevage connaissent une température de 20°C, une photopériode de 16 L : 8D et une humidité relative de 44%.

6.1.3. *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae*

Les élevages des parasitoïdes *E. persicae* et *A. matricariae* sont réalisés au sein d'une autre logette de l'insectarium de l'UCLouvain. Similairement aux pucerons, les parasitoïdes de l'espèce *E. persicae* sont issus d'individus récoltés directement sur le terrain à Saint-Trond au sein du centre de recherche de Pcfruit alors que les parasitoïdes de l'espèce *A. matricariae* ont été achetés à la société Viridaxis, S.A.. Les parasitoïdes des deux espèces ont été élevés dans des cages similaires à celles utilisées pour l'élevage de pucerons. Les individus des deux élevages distincts ont connu une température de 20°C, une photopériode de 16 L : 8D et une



Figure 9 : Élevage séquentiel de *D. plantaginea*

humidité relative de 40%. Une fois par semaine pour *A. matricariae* et deux fois par semaine pour *E. persicae*, un (ou deux) arbre(s) de l'élevage des pucerons est (ou sont) déposé(s) dans une cage vide. Entre 3 et 6 couples de parasitoïdes sont relâchés dans les cages correspondantes. Les femelles parasitoïdes piquent les pucerons et y déposent des larves, les momies sont récoltées 12 jours plus tard pour l'espèce *Aphidius matricariae* et 17 jours plus tard pour l'espèce *Ephedrus persicae*. Les momies récoltées sont déposées dans des tubes Eppendorf troués finement afin de permettre à l'adulte émergé de respirer et dans lesquels du miel est déposé comme nourriture. Les tubes Eppendorf sont stockés dans une étuve de la marque

Memmert, la température y est de 20°C, la photopériode de 16 L : 8 D et sous une humidité relative de 44%.



Figure 10 : Élevage des parasitoïdes *E. persicae* (gauche) et *A. matricariae* (droite)

Une vérification des émergences a lieu quatre fois par semaine et le sexage des individus émergés est réalisé à l'aide d'un binoculaire. En effet, les femelles sont plus grandes et ont un abdomen naturellement plus pointu que celui des mâles.

Les femelles utilisées pour les élevages et les expériences ont un âge qui varie entre 24 et 72h. Après vérification des émergences, ces femelles sont mises en contact avec un mâle dans un tube Eppendorf durant 24 heures pour s'assurer que la fécondation ait lieu. Les couples sont gardés dans la même étuve que les momies.

7. Expériences

7.1. Expérience 1 : Étude du temps d'éclosion de l'œuf des parasitoïdes *Aphidius matricariae* et *Ephedrus persicae*.

7.1.1. Objectif

L'objectif de cette expérience était de déterminer le nombre de jours après lequel les larves des deux espèces de parasitoïdes éclosent. En effet, le premier stade larvaire chez les parasitoïdes est connu comme le stade combattant (Chow and Mackauer, 1984; Muratori *et al.*, 2004). Si une des deux espèces voit ses œufs éclore plus précocement, cela lui apporte un avantage considérable dans la compétition.

7.1.2. Protocole

7.1.2.1. Préparation des pucerons parasités

La première étape de cette expérience consistait à faire piquer les parasitoïdes dans des pucerons. Pour cela, des pucerons de stade L3 en provenance de l'élevage de pucerons étaient disposés individuellement dans des boîtes de Pétri appelées « arènes ». Pour la suite de ce mémoire, les **arènes** seront telles que décrites ci-après. Les arènes étaient composées d'une boîte de Pétri en plastique de 5,5 cm de diamètre dans laquelle de l'agar 2% y était coulé. Une fois que l'agar commençait à durcir, une feuille de pommier y était déposée sur sa face dorsale au centre de la boîte. Le but était d'imiter au plus proche l'environnement naturel des pucerons et des parasitoïdes. Des boîtes de Pétri de 8,8 cm de diamètre contenant de l'agar exactement similaires étaient également réalisées, mais elles étaient utilisées pour stocker les pucerons piqués. Les arènes de 5,5 cm de diamètre contenant chacune un seul puceron étaient stockées entre 12 et 24 heures dans une étuve à 20°C dans le but de laisser le puceron s'habituer au nouvel environnement. Après cela, chaque puceron était présenté à une femelle parasitoïde naïve et accouplée. Les femelles parasitoïdes utilisées étaient telles que décrites dans la section 6.1.3.. Une fois que le parasitoïde avait effectué une interaction d'oviposition, il était retiré de l'arène. Dans le cadre de ce mémoire, lors d'une **interaction d'oviposition**, plusieurs piqûres pouvaient être effectuées. En effet, l'espèce *A. matricariae* a tendance à rester en oviposition et à piquer plusieurs fois, le parasitoïde n'était enlevé qu'une fois que le parasitoïde s'éloignait du puceron.

Pour chacune des deux espèces de parasitoïde, 10 répétitions devaient être réalisées. Chaque répétition consistait en une femelle devant piquer 4 pucerons. Faute de réussite et de temps, seules 6 femelles de l'espèce *A. matricariae* ont pu piquer au moins 2 pucerons. Pour l'espèce *E. persicae*, 10 femelles ont piqué 4 pucerons. Une fois piqués, les pucerons étaient stockés dans leurs arènes respectives dans une étuve à 20°C.

7.1.2.2. Dissection des pucerons

La seconde étape de cette expérience consistait à retrouver ou non une larve de parasitoïde au sein des pucerons piqués. Pour ce faire, des pucerons ont été disséqués à différents intervalles de temps après avoir été piqués, plus précisément après 72h, 96h et 120h lorsqu'assez d'individus ont été piqués. Pour la dissection, un puceron était déposé sur une lamelle en verre placée sur un fond blanc sous un binoculaire avec un grossissement d'environ

40X. Une solution d'éthanol à 70% a été préparée et utilisée, quelques gouttes étaient rajoutées si la recherche de la larve mettait trop de temps pour anticiper l'évaporation de l'éthanol. La première étape consistait à saisir et maintenir le puceron au niveau de la tête à l'aide de l'extrémité d'une seringue HSW® de 1 ml (voir figure 11). La deuxième étape consistait à trouer le puceron au niveau du cauda à l'aide d'une deuxième seringue HSW® de 1 ml. La troisième étape consistait à utiliser cette deuxième seringue pour vider l'intérieur du puceron grâce à un mouvement d'aplatissement à l'aide de la tige de la seringue utilisée dans sa longueur. Pour terminer, une fouille était réalisée dans le but de trouver ou non la larve de parasitoïde.



Figure 11 : Seringue de la marque HSW® utilisée pour les dissections

7.1.3. Statistiques

Les visualisations graphiques des données de cette expérience ont été réalisées à l'aide du logiciel Rstudio version 4.1.1 (9 septembre 2021). La différence de proportion de larves trouvées entre les espèces *E. persicae* et *A. matricariae* a été calculée à l'aide d'un test d'association χ^2 conçu par K. Pearson pour une table de contingence 2x2 (Laurencelle, 2017). Cela a été réalisé pour les dissections réalisées après 96 heures et 120 heures. Pour les différentes analyses, une différence significative est considérée lorsque la P valeur est plus faible ou égale à 0,05 soit lorsque la valeur du $\chi^2 \geq 3,84$.

7.1.4. Résultats

Sur les 30 pucerons parasités par une femelle *E. persicae*, 10 d'entre eux ont été disséqués pour chacun des 3 traitements. Aucune larve n'a été retrouvée après 72 heures, 8 larves ont été retrouvées après 96 heures et 9 larves après 120 heures. Il y a évidemment une **différence hautement significative** entre le nombre de larves retrouvées après 96 heures et 72 heures ($\chi^2 = 13.33$, $p < 0.005$).

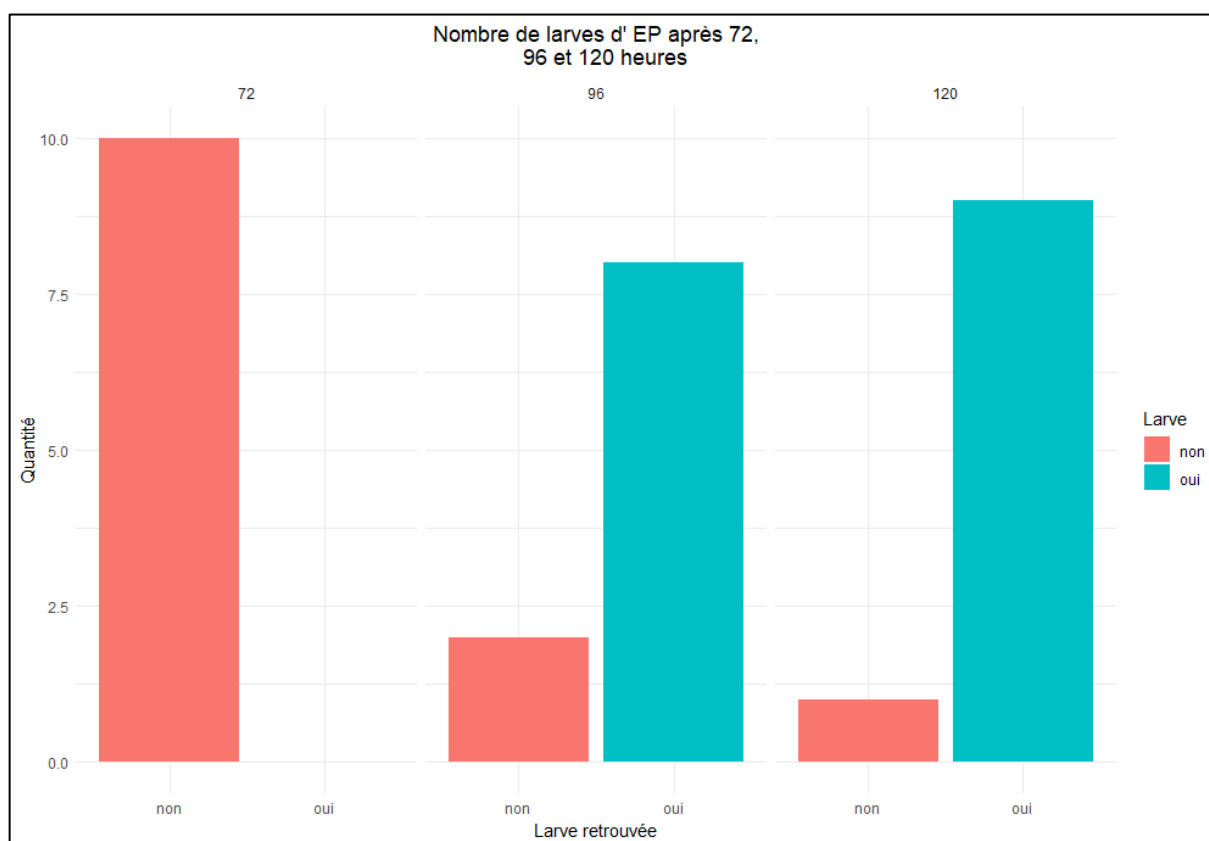


Figure 12 : Nombres de larves d'*E. persicae* retrouvées après les différents intervalles de temps (72h, 96h et 120h)

Sur les différents pucerons parasités par une femelle *A. matricariae*, aucune larve n'a été retrouvée après 72 heures, 4 larves ont été retrouvées après 96 heures et 4 larves après 120 heures. Il y a une **différence significative** entre le nombre de larves retrouvées après 96 heures et 72 heures ($\chi^2= 6$, $p<0.025$).

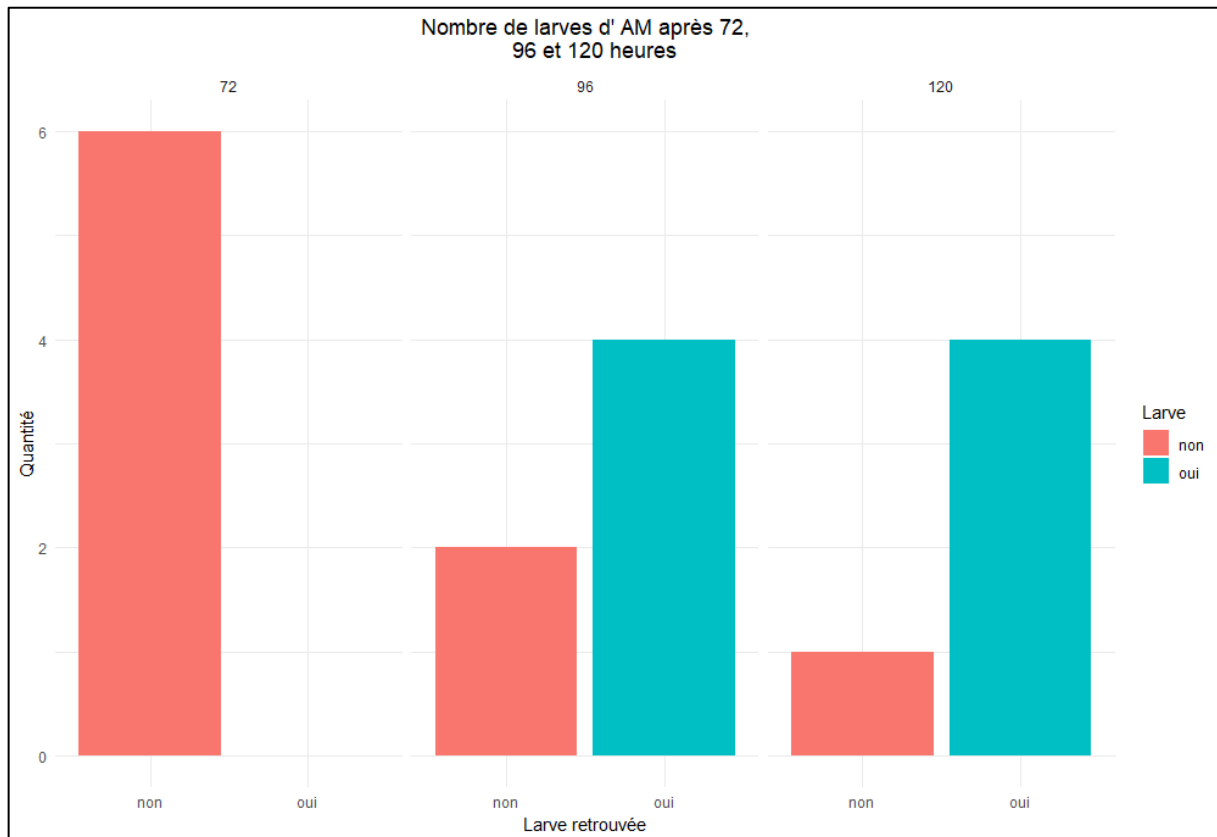


Figure 13 : : Nombres de larves d'*A. matricariae* retrouvées après les différents intervalles de temps (72h, 96h et 120h)

7.1.5. Discussion

Pour les deux espèces de parasitoïdes étudiées, des larves ont été découvertes pour la majorité des pucerons disséqués 96 heures après l'oviposition. Cela signifie pour ces deux espèces que leurs œufs éclosent pour la plupart entre 72 et 96 heures après l'oviposition. En ce qui concerne les pucerons où aucune larve n'a été retrouvée, il est possible que la femelle parasitoïde n'ait pas pondu d'œuf malgré l'oviposition. Étant donné qu'un nombre différent de répétitions a été expérimenté pour les deux espèces, leurs résultats ne sont pas comparables entre eux. On ne peut donc pas affirmer qu'il y a une différence significative entre le nombre de larves retrouvées après 96 heures entre *E. persicae* et *A. matricariae*. En ce qui concerne *E. persicae*, la littérature ne mentionne à ce jour aucunement le temps nécessaire à l'éclosion des œufs. À l'inverse, des études ont montré que les œufs d'*A. matricariae* éclosent en moins de 96 heures sur le puceron *Myzus persicae* (Hågvar, 1988), ce qui coïncide avec les résultats de cette expérience sur le puceron *Dysaphis plantaginea*. Cette expérience nous apporte tout de même l'information que l'éclosion de l'œuf est relativement proche dans le temps entre ces deux espèces de parasitoïdes contrairement à ce qui pouvait être pensé. En effet, l'hypothèse était qu'*A. matricariae*, dont le temps de développement est plus court, verrait ses œufs éclore plus rapidement (Cierniewska, 1976; Tougeron *et al.*, 2021; Zamani *et al.*, 2007).

Il est clair que cette expérience de dissection n'apporte pas d'informations définitives sur le temps d'éclosion des œufs de ces deux parasitoïdes pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le nombre de répétitions est trop faible. Il aurait fallu au moins 20 répétitions pour chaque espèce. Ensuite, il aurait été très intéressant de disséquer les pucerons à des intervalles de temps différents que ceux réalisés ici, par exemple 72, 78, 84, 90 et 96 heures après l'oviposition afin d'avoir des informations beaucoup plus précises sur le temps d'éclosion des œufs. En ce qui concerne *E. persicae*, les informations sont très intéressantes et méritent un approfondissement plus poussé dans de prochaines études.

7.2. Expérience 2 : Étude du résultat de la compétition entre le parasitoïde *Ephedrus persicae* et le parasitoïde *Aphidius matricariae* et de l'impact sur le sex-ratio à 20°C.

7.2.1. Objectif

Cette expérience visait à apporter des connaissances concernant la compétition entre deux espèces parasitoïdes d'intérêt : *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae*. Plus

précisément, sur l'effet de la compétition sur le sex-ratio ainsi que sur un potentiel vainqueur de cette compétition.

7.2.2. Protocole

Tout d'abord, des pucerons de stade L3 en provenance de l'élevage de pucerons étaient disposés individuellement dans les boîtes de Pétri de 5,5 cm de diamètre appelées « arènes », décrites précédemment. Ces arènes contenant chacune un seul puceron étaient stockées entre 12 et 24 heures dans une étuve à 20°C dans le but de laisser le puceron s'habituer au nouvel environnement. L'expérience consistait à présenter un puceron successivement à deux femelles parasitoïdes en boîte de Pétri. Ceci est représenté schématiquement sur la Figure 12. Lorsqu'une femelle n'était plus en interaction d'oviposition avec le puceron, elle était enlevée et remplacée par la deuxième femelle. Les femelles parasitoïdes utilisées étaient telles que décrites dans la section 6.1.3, elles étaient donc naïves et accouplées.

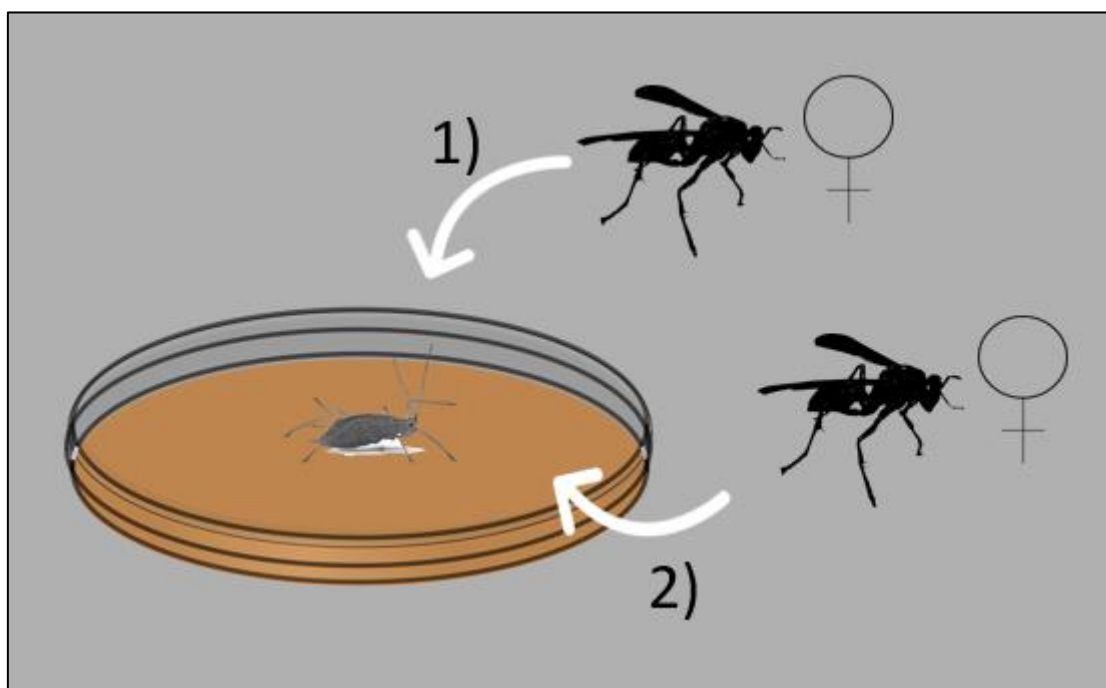


Figure 14 : Représentation schématique de la pique successive des deux parasitoïdes

Différents traitements ont été testés. L'expérience a été réalisée avec deux femelles de la même espèce (compétition intraspécifique) et avec deux femelles d'espèces différentes (compétition interspécifique). Des contrôles où le puceron était parasité uniquement par *E. persicae* et d'autres uniquement par *A. matricariae* ont été réalisés. Un autre contrôle consistait en un puceron non parasité, permettant de tester la mortalité du dispositif établi. Ces 7 traitements étaient réalisés 1 fois sur une journée, ce qui équivalait à 1 répétition, 30 répétitions ont donc été effectuées.

Récapitulatif des 7 traitements :

- EP1 seule (E)
- EP1 -> EP2 (E_E)
- EP1 -> AM1 (E_M)
- AM1 seule (M)
- AM1 -> AM2 (M_M)
- AM1 -> EP1 (M_E)
- Puceron sain (C)

(EP signifie *Ephedrus persicae*, AM signifie *Aphidius matricariae*)

Deux femelles différentes de chaque espèce étaient donc utilisées dans le cadre d'une répétition durant cette expérience.

Une fois les 7 traitements effectués, les pucerons étaient transférés sur des arènes de 8,8 cm de diamètre où ils pouvaient vivre sur une feuille de plus grande surface. Ces arènes étaient stockées dans une étuve à 20°C. Tous les deux jours, chaque arène était contrôlée. Si un puceron s'était momifié, la momie était récoltée et mise dans un tube Eppendorf similairement à ce qui était fait pour les élevages de parasitoïdes. Ces tubes étaient stockés dans la même étuve à 20°C. Une vérification des émergences était également entreprise tous les deux jours. Lorsqu'une momie émergeait, le sexage était réalisé à l'aide d'un binoculaire.

7.2.3. Statistiques

Les visualisations graphiques des données de cette expérience ont été réalisées à l'aide du logiciel Rstudio version 4.1.1 (9 septembre 2021). Un test d'association χ^2 pour une table de contingence 2x2 (Laurencelle, 2017) a été réalisé pour tester la différence entre plusieurs traitements :

- La différence du nombre de momies AM pour les traitements M_M et M
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements E_E et E
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements E et E_M
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements E et M_E
- La différence du nombre de momies AM pour les traitements M et M_E
- La différence du nombre de momies AM pour les traitements M et E_M

- La différence du nombre de momies EP et AM pour le traitement E_M
- La différence du nombre de momies EP et AM pour le traitement M_E
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements E_M et M_E
- La différence du nombre de momies AM pour les traitements E_M et M_E

Pour les différentes analyses, une différence significative est considérée lorsque la P valeur est plus faible ou égale à 0,05 soit lorsque la valeur du $\chi^2 \geq 3,84$.

7.2.4. Résultats

7.2.4.1. Nombre de momies AM pour les traitements M et M_M à 20°C

Le nombre de momies d'*Aphidius matricariae* à 20°C pour les traitements M et M_M est **très similaire**. Sur les 30 pucerons piqués, respectivement 11 et 12 d'entre eux se sont momifiés pour les traitements avec une seule femelle AM et deux femelles AM. La différence entre ces deux traitements n'est **pas significative** ($\chi^2 = 0.07$, $p > 0.5$).

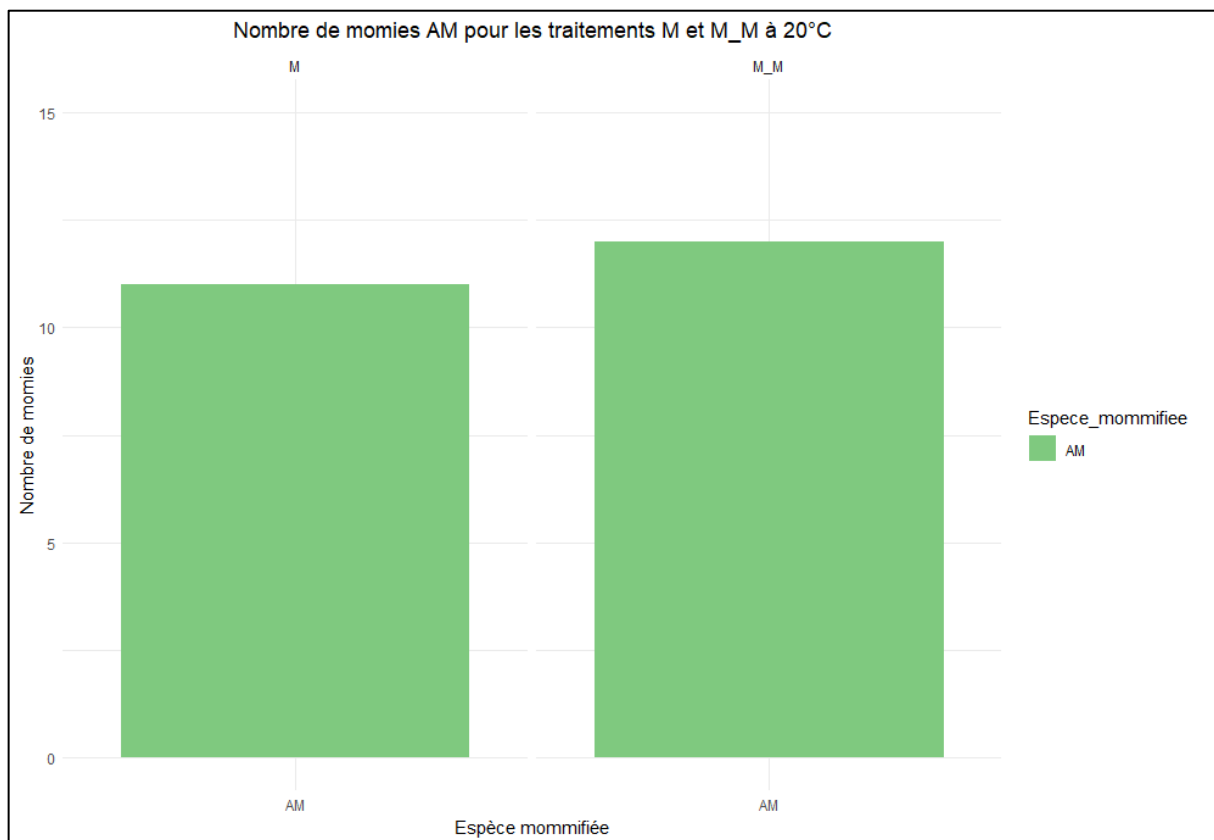


Figure 15 : Nombre de momies d'*Aphidius matricariae* pour les traitements M et MM (expérience à 20°C)

7.2.4.2. Nombre de momies EP pour les traitements E et E_E à 20°C

Le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* à 20°C pour les traitements E et E_E est **similaire**. Sur les 30 pucerons piqués, 16 se sont momifiés pour ces traitements. La différence entre ces deux traitements n'est donc **pas significative** ($\chi^2= 0.00$, $p>0.995$).

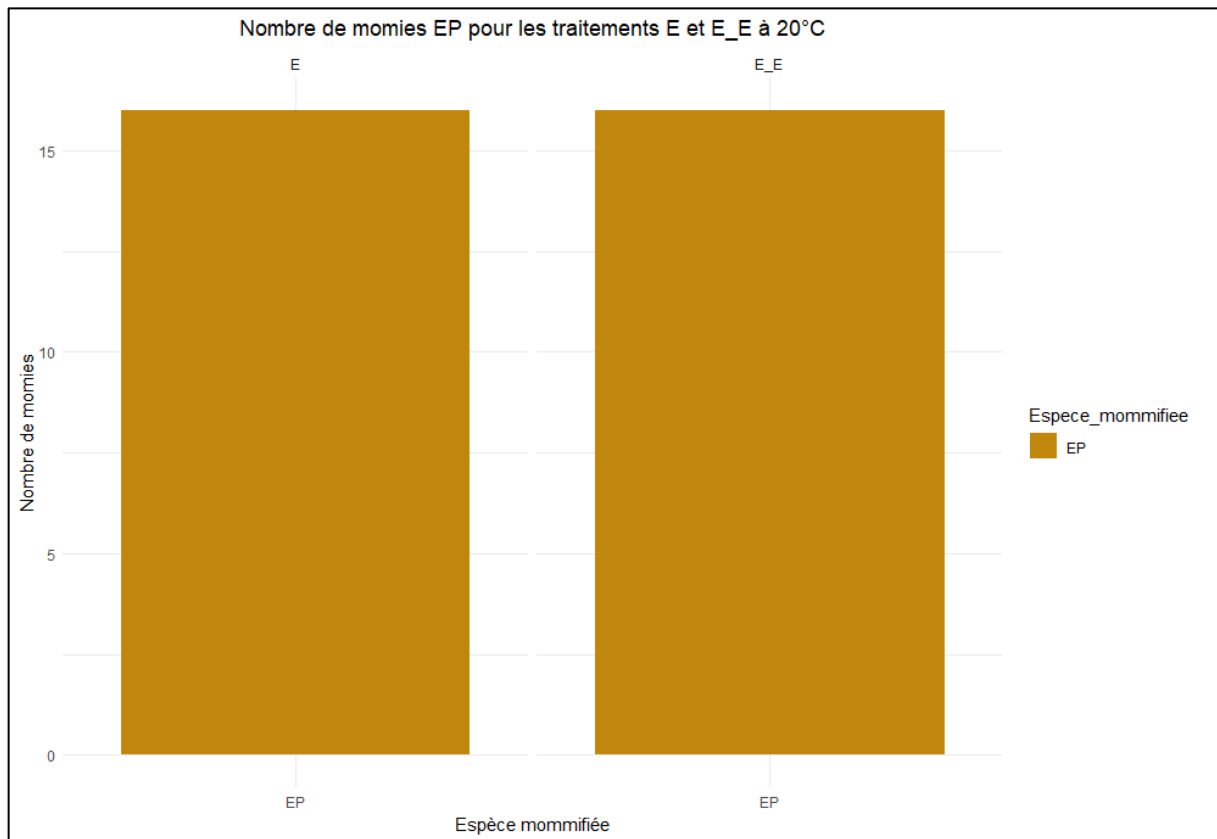


Figure 16 : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitements E et E_E (expérience à 20°C)

7.2.4.3. Nombre de momies AM pour les traitements M et E_M et pour les traitements M et M_E à 20°C

On observe sur la figure 15 que le nombre de momies d'*Aphidius matricariae* à 20°C pour les traitements M et M_E est **relativement similaire**. Sur les 30 pucerons piqués, respectivement 11 et 1 d'entre eux se sont momifiés pour le traitement avec une seule femelle AM et pour celui avec une femelle AM suivie d'une femelle EP. La différence entre ces deux traitements est **significative** ($\chi^2 = 10.42$, $p < 0.005$).

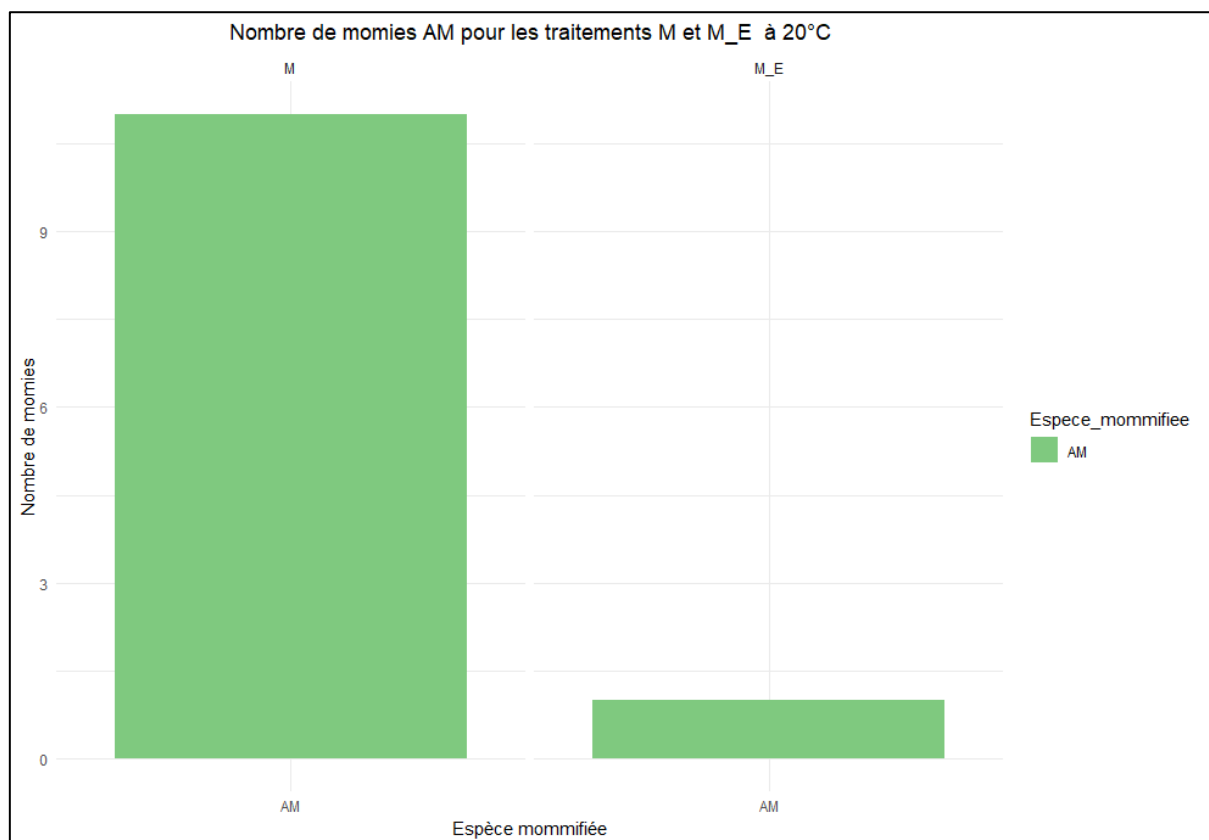


Figure 17 : Nombre de momies d'*Aphidius matricariae* pour les traitements M et M_E (expérience à 20°C)

Pour la figure 16, on observe un résultat totalement **similaire à la figure précédente**. En effet, il n'y a qu'une seule momie AM qui a été observée pour le traitement E_M. La différence entre le traitement avec une seule femelle AM et le traitement avec une femelle EP suivie d'une femelle AM est donc **significative** ($\chi^2= 10.42$, $p<0.005$).

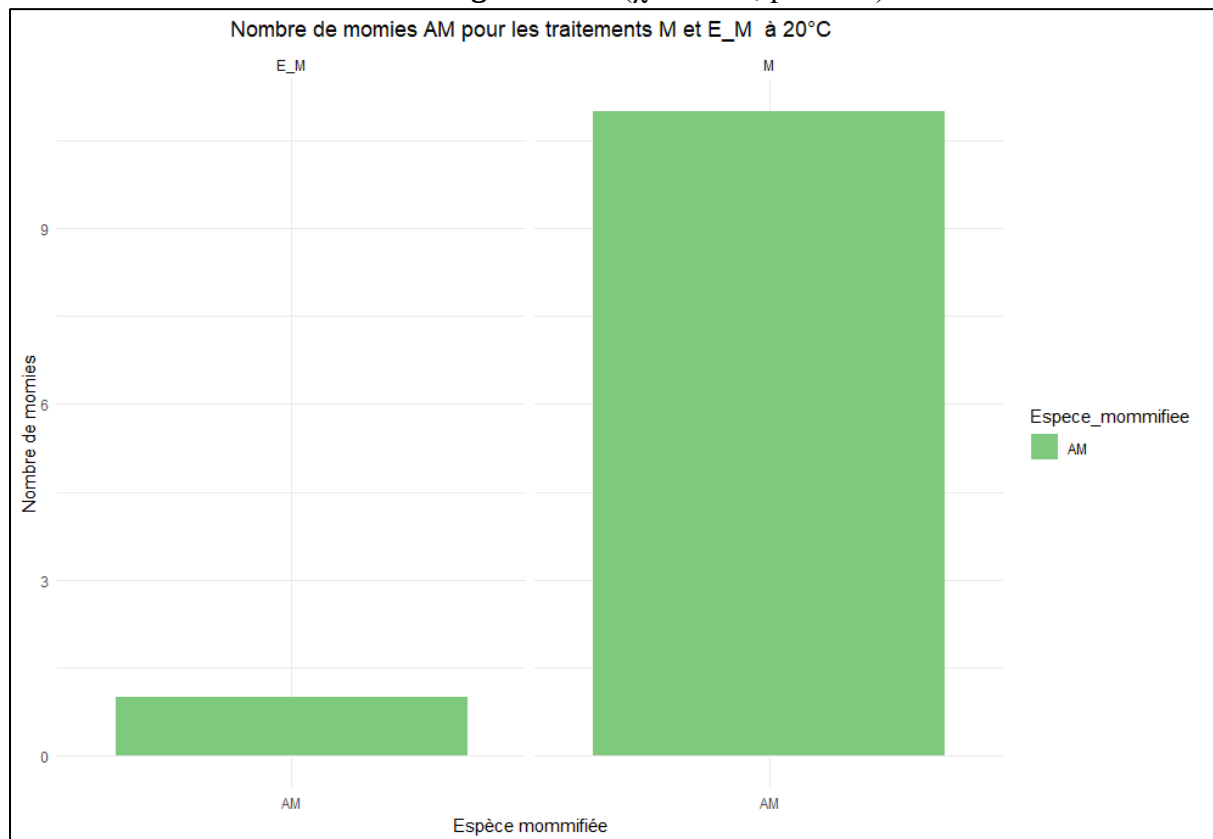


Figure 18 : Nombre de momies d'*Aphidius matricariae* pour les traitements M et E_M (expérience à 20°C)

7.2.4.4. Nombre de momies EP pour les traitements E et E_M et pour les traitements E et M_E à 20°C

On observe sur la figure 17 que le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* à 20°C pour les traitements E et E_M est **relativement similaire**. Sur les 30 pucerons piqués, respectivement 16 et 18 d'entre eux se sont momifiés pour le traitement avec une seule femelle EP et celui avec une femelle EP suivie d'une femelle AM. La différence entre ces deux traitements n'est **pas significative** ($\chi^2 = 0.27$, $p > 0.5$).

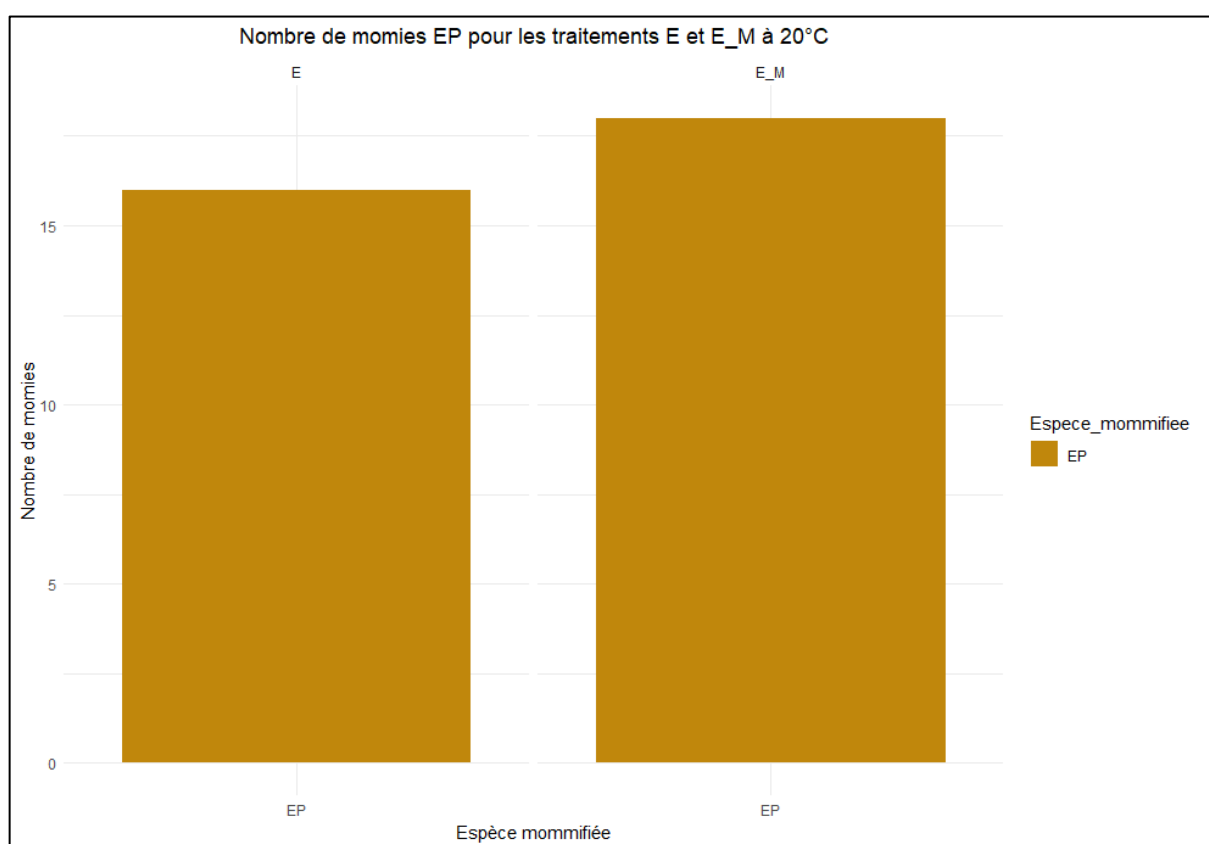


Figure 19 : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitements E et E_M (expérience à 20°C)

On observe sur la figure 18 que le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* à 20°C pour les traitements E et M_E sont **assez similaires**. Sur les 30 pucerons piqués, respectivement 16 et 12 d'entre eux se sont momifiés pour le traitement avec une seule femelle EP et celui avec une femelle AM suivie d'une femelle EP. La différence entre ces deux traitements n'est **pas significative** ($\chi^2 = 1.07$, $p > 0.1$).

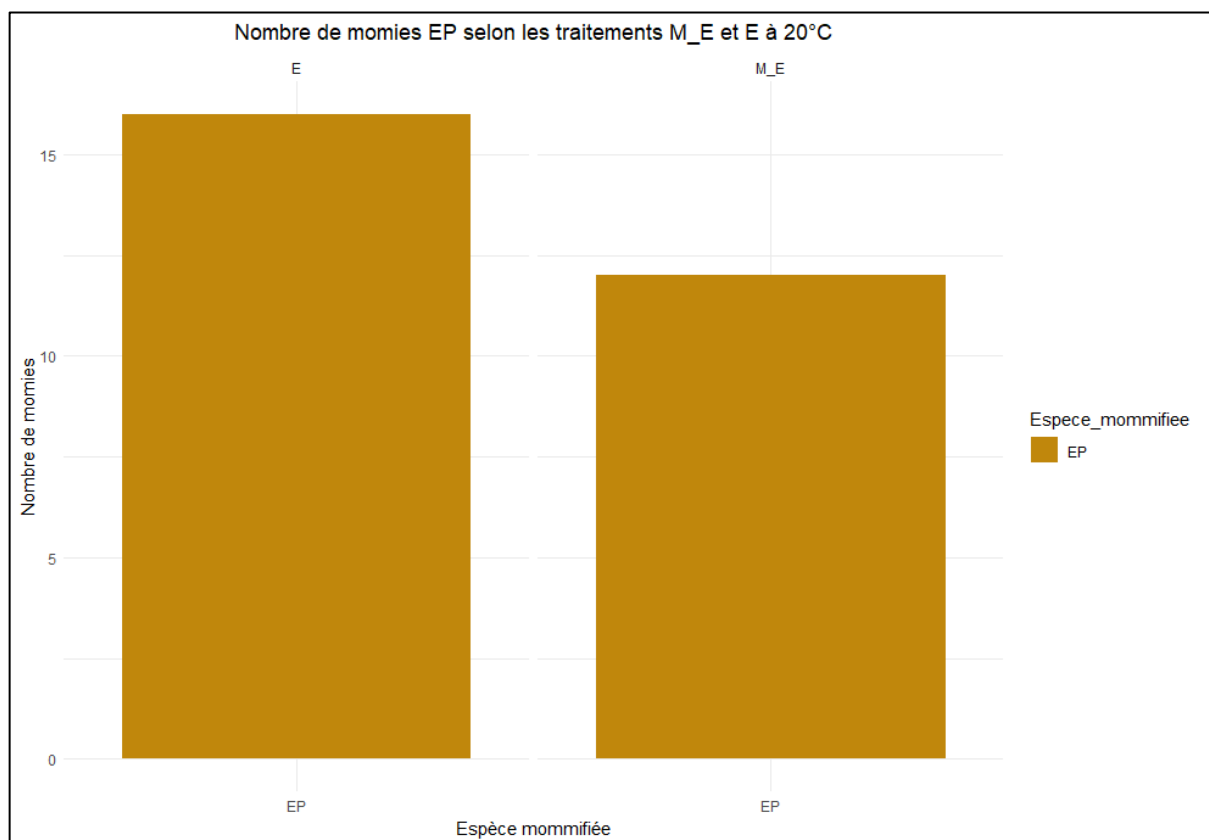


Figure 20 : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitements E et M_E (expérience à 20°C)

7.2.4.5. Nombre de momies EP et AM pour le traitement E_M à 20°C

On observe clairement que le nombre de momies des deux espèces pour le traitement E_M à 20°C est **très différent**. Le nombre de pucerons qui se sont transformés en momie de l'espèce *Ephedrus persicae* est 18 fois plus grand que le nombre de momies appartenant à l'espèce *Aphidius matricariae*. En effet, une seule momie *A. matricariae* a été observée pour le traitement où les pucerons ont été piqués d'abord par une femelle *E. persicae* et ensuite par une femelle *A. matricariae*. La différence entre ces deux nombres est **significative** ($\chi^2 = 22.26$, $p < 0.005$).

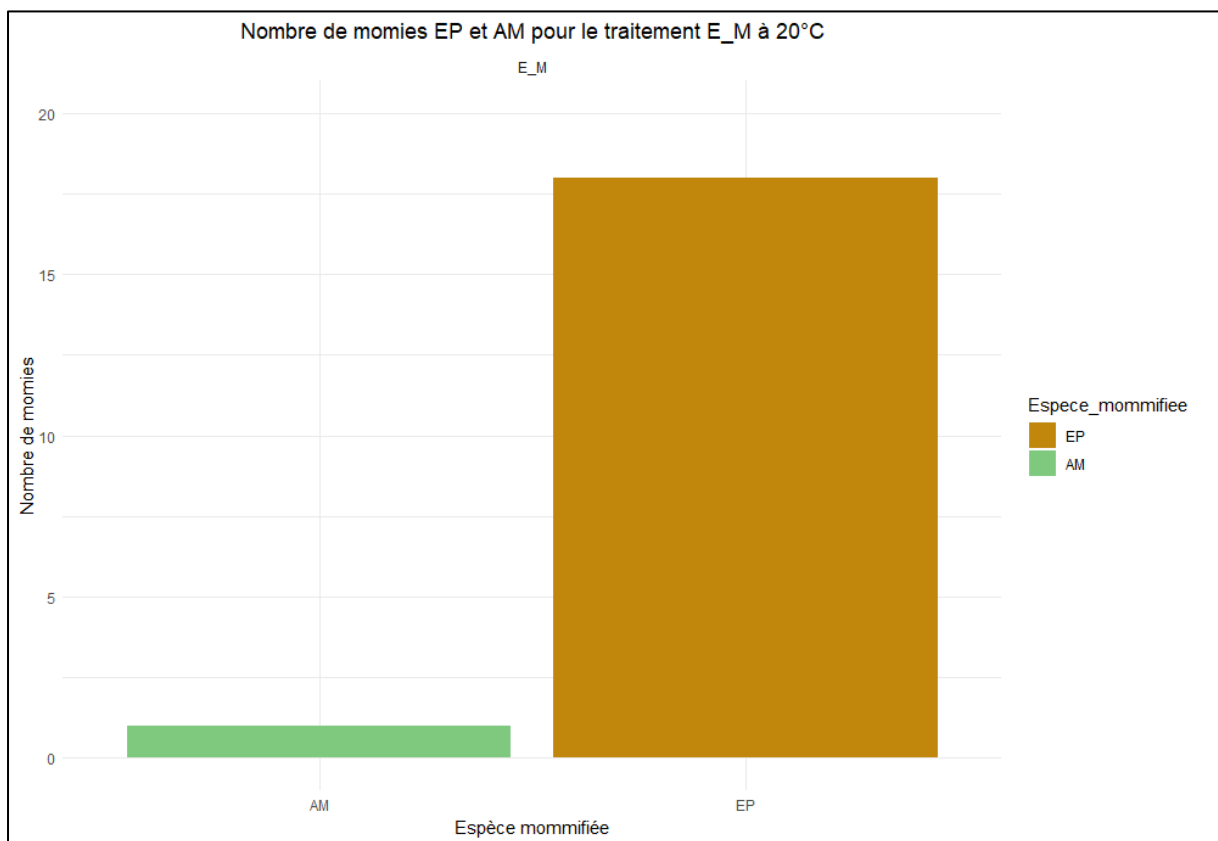


Figure 21 : : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* et d'*Aphidius matricariae* pour le traitement E_M (expérience à 20°C)

7.2.4.6. Nombre de momies EP et AM pour le traitement M_E à 20°C

On observe clairement que le nombre de momies des deux espèces pour le traitement E_M à 20°C est également **très différent**. Cependant la différence est moins forte que pour le traitement précédent. Le nombre de pucerons qui se sont transformés en momie de l'espèce *Ephedrus persicae* est 12 fois plus grand que le nombre de momies appartenant à l'espèce *Aphidius matricariae*. En effet, une seule momie *A. matricariae* a été observée pour le traitement où les pucerons ont été piqués d'abord par une femelle *Aphidius matricariae* et ensuite par une femelle *Ephedrus persicae*. La différence entre ces deux nombres est **significative** ($\chi^2 = 11.88$, $p < 0.005$).

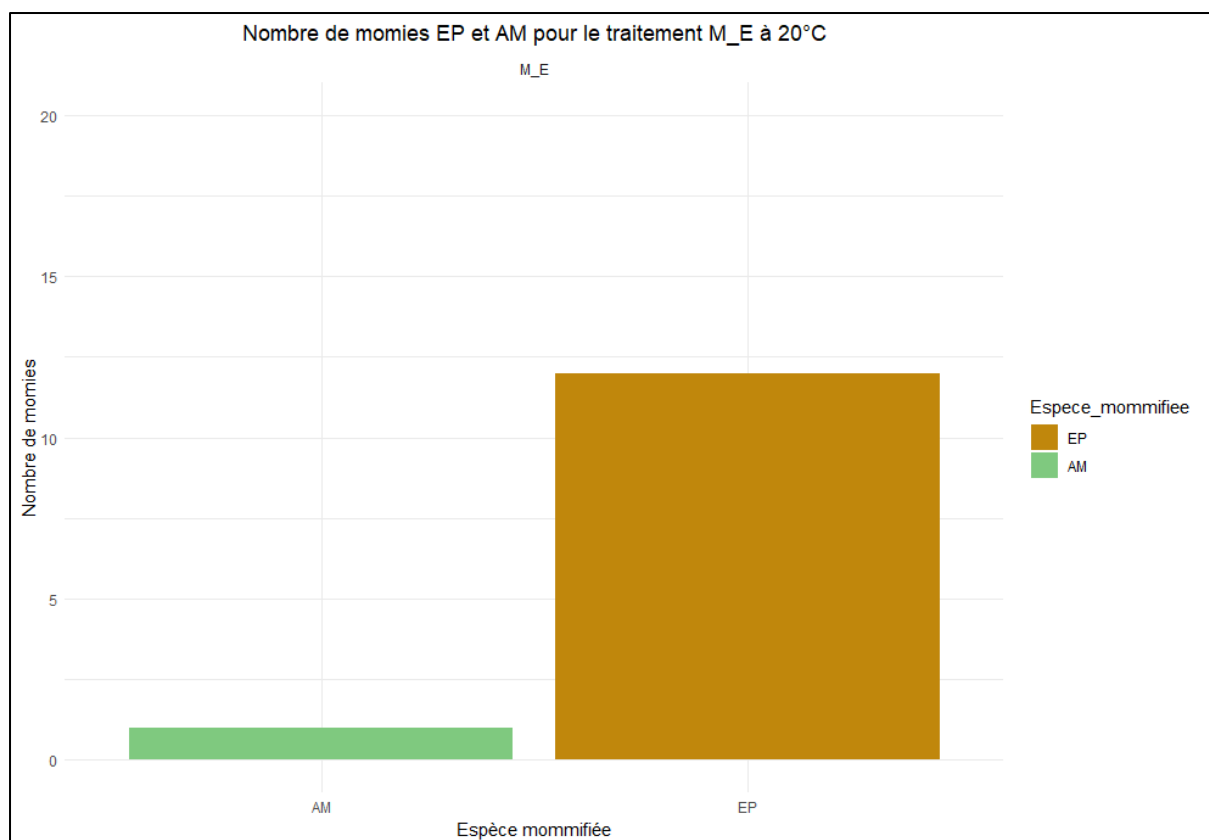


Figure 22 : : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* et d'*Aphidius matricariae* pour le traitement M_E (expérience à 20°C)

7.2.4.7. Nombre de momies AM pour les traitements E_M et M_E à 20°C

Le nombre de momies d'*Aphidius matricariae* à 20°C pour les traitements E_M et M_E est **très similaire**. Sur les 30 pucerons piqués, seulement une d'entre eux s'est momifiée pour chacun des deux traitements. La différence entre ces deux traitements n'est **pas significative** ($\chi^2 = 0.00$, $p > 0.995$).

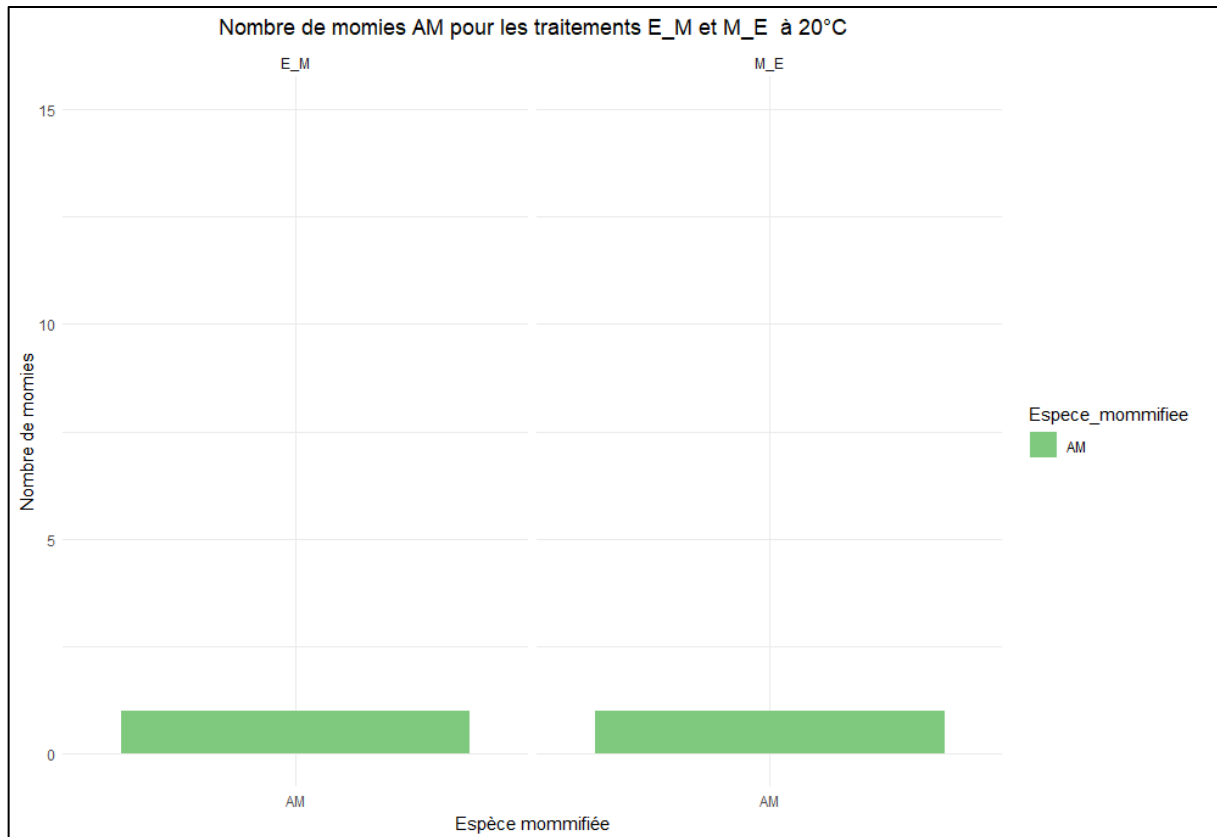


Figure 23 : : Nombre de momies d'*Aphidius matricariae* pour les traitements E_M et M_E (expérience à 20°C)

7.2.4.8. Nombre de momies EP pour les traitements E_M et M_E à 20°C

Le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* à 20°C pour les traitements E_M et M_E est **assez similaire**. Sur les 30 pucerons piqués, respectivement 18 et 12 d'entre eux se sont momifiés pour le traitement avec une femelle EP suivie d'une femelle AM et pour le traitement une femelle AM suivie d'une femelle EP. La différence entre ces deux traitements n'est **pas significative** ($\chi^2 = 2.4$, $p > 0.1$).

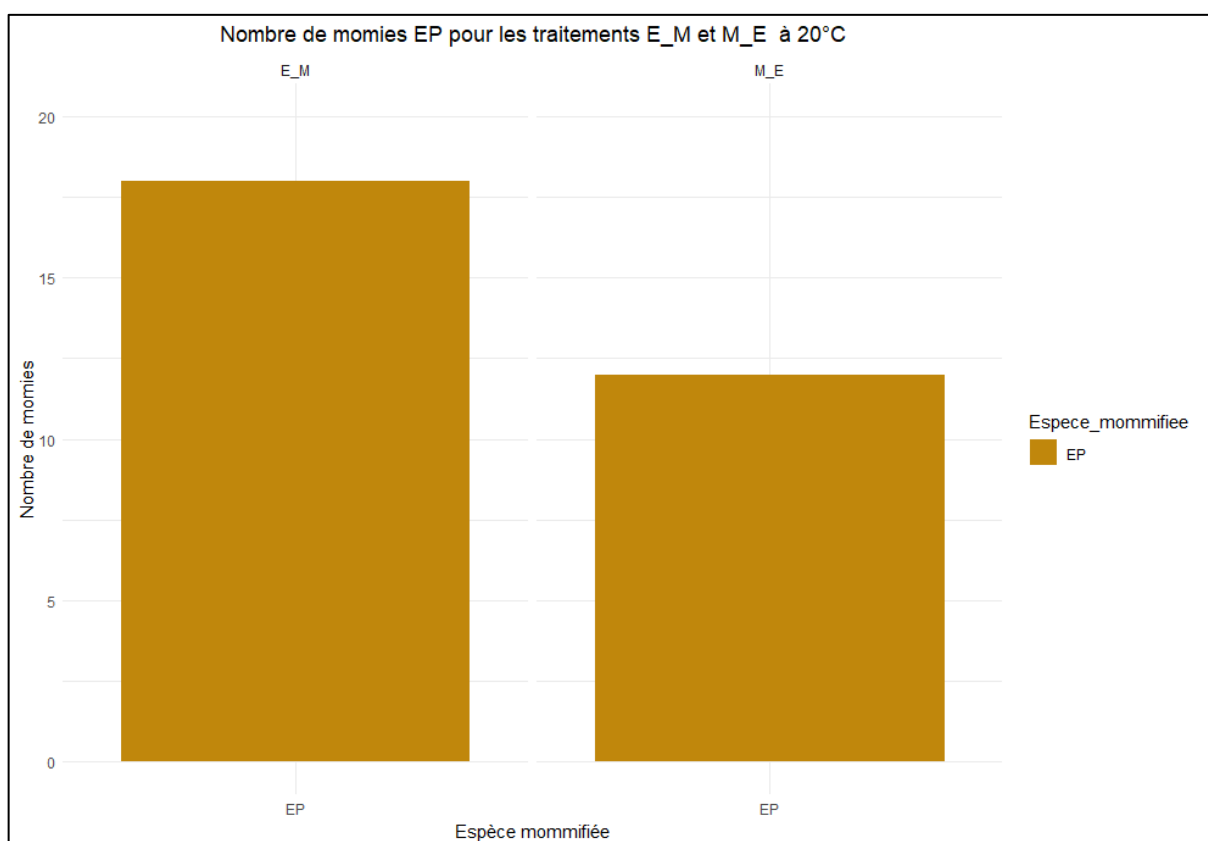


Figure 24 : : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitement E_M et M_E (expérience à 20°C)

7.2.4.9. Sex-ratio

Les résultats de sex-ratio pour les deux espèces étudiées dans cette expérience sont donnés dans le tableau 1. Malgré une légère tendance à un nombre de mâles plus élevé chez *E. persicae* pour les situations de compétitions interspécifiques, un nombre trop faible d'émergences empêche de faire une analyse statistique.

Tableau 1: Résultats des émergences pour les différents traitements de l'expérience à 20°C

	Nombres de non-émergés	Nombre de mâles <i>A. matricariae</i>	Nombre de femelles <i>A. matricariae</i>	Nombre de mâles <i>E. persicae</i>	Nombre de femelles <i>E. persicae</i>
M	23	3	4		
M_M	24	2	4		
E	27			3	0
E_E	22			3	5
M_E	25	0	0	4	1
E_M	25	0	0	5	0

7.2.4.10. Contrôles

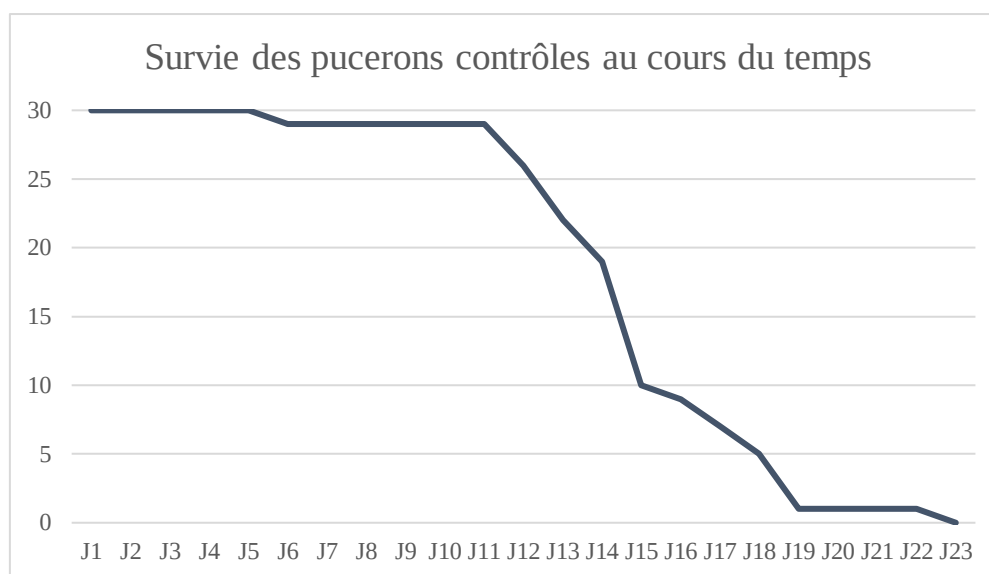


Figure 25 : Courbe de survie des pucerons non parasités au cours du temps à 20°C (J = Jour)

Concernant les pucerons non parasités, leur survie atteint 93,5 % (29/30) jusqu'à la formation des premières momies. En effet, des momies *E. persicae* et *A. matricariae* ont commencé à se former 10 jours après oviposition pour les différents traitements.

7.2.5. Discussion

Cette expérience sur la compétition entre le parasitoïde *Ephedrus persicae* et le parasitoïde *Aphidius matricariae* à 20°C n'a tout d'abord montré aucune différence significative entre les traitements M et M_M pour le nombre de momies d'*A. matricariae*. Le même résultat est

observé pour les traitements E et E_E pour le nombre de momies d'*E. persicae*. En d'autres termes, ces deux espèces ont un taux de parasitisme identique entre des situations seules et des situations de compétition intraspécifique. Cela signifie pour ces deux espèces qu'au moins une larve parvient à survivre à un phénomène de compétition avec un autre parasitoïde. Il est également vrai pour ces deux espèces que faire piquer un puceron par deux parasitoïdes n'augmente pas la probabilité qu'une larve se développe avec succès. Ce phénomène est pourtant rencontré par exemple dans les résultats d'Isabelle Frère (2006), où le taux de momification d'*Aphidius rhopalosiphi* est significativement plus élevé lors des situations de compétition intraspécifique que lors des situations sans compétition (Frère, 2006).

Tableau 2 : Récapitulatif des résultats de la compétition entre *E. persicae* et *A. matricariae* selon les différents traitements (expérience à 20°C)

	Nombres de pucerons non-momifiés	Nombre de momies <i>A. matricariae</i>	Nombre de momies <i>E. persicae</i>	Nombre d'émergents <i>A. matricariae</i>	Nombre d'émergents <i>E. persicae</i>
M	19	11		7	
M_M	18	12		6	
E	14		16		3
E_E	14		16		8
M_E	17	1	12	0	5
E_M	11	1	18	0	5

Une différence significative a été démontrée entre le nombre de momies d'*A. matricariae* lorsqu'elle est seule comparativement aux deux situations de compétition interspécifique. Cela signifie que ce parasitoïde souffre clairement de cette compétition. A l'inverse, le nombre de momies d'*E. persicae* est similaire lors des situations sans compétition et lors des situations de compétition interspécifique. Cela indique qu'*E. persicae* ne souffre pas de cette compétition avec *A. matricariae*. Ces résultats sont confirmés par un nombre de momies d'*E. persicae* beaucoup plus important que le nombre de momies d'*A. matricariae* pour ces deux situations de compétition. Cela signifie que le parasitoïde *E. persicae* gagne largement la compétition à 20°C dans le cadre de cette expérience. Ces résultats sont similaires à ceux d'un article d'Hågvar en 1988 où *A. matricariae* perd également la compétition. L'expérience concernait la compétition entre le parasitoïde *Aphidius matricariae* et *Ephedrus cerasicola*. Dans cette expérience, seules des situations de compétition où *E. cerasicola* parasitait le puceron après *A. matricariae* ont été testées. *E. cerasicola* a parasité le puceron à 1, 2 et 3 jours après que le puceron ait été parasité. Lors des situations après 1 et 2 jours, *E. cerasicola* gagnait largement la compétition contrairement au traitement après 3 jours. Cependant, ce sont les traitements

après 1 et 2 jours qui ressemblent le plus à l'expérience réalisée dans le cadre de ce mémoire. Une expérience de dissection dans l'article d'Hågvar soutient que la compétition a eu lieu avant l'éclosion de l'œuf. Il se pourrait que les œufs aient été tués par des substances injectées par la femelle d'*E. cerasicola* pendant qu'elle pondait, ou bien par des substances ou des structures liées aux œufs d'*E. cersicola* eux-mêmes (Hågvar, 1988). Il est donc probable que le même phénomène se soit produit ici. Une autre étude d'Hofsvang et Hågvar de 1988 a également montré que la compétition avait probablement lieu lors du stade œuf. Cette expérience opposait *Ephedrus cerasicola* à *Aphidius colemani*. C'est l'espèce *E. cerasicola* qui a gagné la compétition, soit le genre *Ephedrus* qui a à nouveau remporté la compétition contre le genre *Aphidius* (Hågvar and Hofsvang, 1988). Les résultats de l'expérience de ce mémoire montrent également de manière claire qu'il n'y a aucune différence entre le nombre de momies *A. matricariae* pour les deux traitements de compétitions interspécifiques. En revanche, le nombre de momies de l'espèce *E. persicae* est légèrement différent pour ces situations de compétition interspécifique. En effet, on observe 12 momies *E. persicae* dans la situation de compétition où *E. persicae* pique le puceron en deuxième alors qu'on en observe 18 momies dans la situation où *E. persicae* pique en premier. Ces résultats ne sont pas significatifs mais ne sont pas à rejeter non plus, il est possible qu'un plus grand nombre de répétitions aurait amené un résultat significatif. Ces résultats tendent à rejeter la possibilité selon laquelle la deuxième femelle à parasiter un puceron injecte un venin mortel pour l'œuf compétiteur. En effet, tel était le cas le traitement M_E verrait plus de momies d'*E. persicae* que le traitement E_M, pourtant l'inverse est observé. Ces résultats ne sont pas significatifs. Pour s'en assurer, il faudrait augmenter le nombre d'échantillons.

En ce qui concerne les résultats de sex-ratio, le nombre faible d'émergences s'explique probablement par des problèmes d'humidité liés au stockage des momies dans les étuves. Ces résultats ne seront pas discutés dans ce mémoire.

Cette expérience connaît toute fois des limites. Il aurait été intéressant de faire piquer le deuxième parasitoïde à différents intervalles, ce qui aurait apporté des informations sur la façon dont la compétition est gagnée. En effet, en ajoutant des traitements où un et deux jours s'écoulent entre les deux ovipositions, il aurait été possible d'étudier si l'œuf du premier parasitoïde aurait eu le temps d'éclore et de dévorer l'œuf de son compétiteur. À l'avenir, il serait intéressant de reproduire une expérience similaire à celle de ce mémoire en ajoutant des traitements avec ces différents intervalles de temps entre les deux pontes des parasitoïdes. Il aurait également été très intéressant de doubler le nombre de répétitions et de disséquer la moitié

de celles-ci. Cela aura permis de connaître le taux de parasitisme des traitements et d'informer sur la compétition larvaire.

7.3. Expérience 3 : Étude du résultat de la compétition entre le parasitoïde *Ephedrus persicae* et le parasitoïde *Aphidius matricariae* et de l'impact sur le sex-ratio à 12°C.

7.3.1. Objectif

Cette expérience visait à apporter des connaissances concernant la compétition à 12°C entre deux espèces parasitoïdes d'intérêt, soit *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae*, et plus précisément sur l'effet de la température sur le résultat de la compétition entre ces deux parasitoïdes. Comme pour la deuxième expérience de ce mémoire, le sex-ratio a également été calculé.

7.3.2. Protocole

Le protocole pour cette expérience était presque identique au précédent. La première différence intervient après que les pucerons aient été piqués. En effet, ces derniers subissaient une acclimatation à 15°C pendant une heure avant d'être mis dans une chambre froide à 12°C avec une photopériode de 16 L : 8 D et sous une humidité relative de 83%. Les traitements ont donc été réalisés à température ambiante mais le développement des parasitoïdes s'est fait à 12°C. La seconde différence est que seules 3 situations similaires à l'expérience précédente ont été étudiées.

Ces situations sont :

- EP -> AM
- AM -> EP
- Puceron sain

7.3.3. Statistiques

Les visualisations graphiques des données de cette expérience ont été réalisées à l'aide du logiciel Rstudio version 4.1.1 (9 septembre 2021). Un test d'association Chi² pour une table de contingence 2x2 (Laurencelle, 2017) a été réalisé pour tester la différence entre plusieurs traitements :

- La différence du nombre de momies EP et AM pour le traitement EM

- La différence du nombre de momies EP et AM pour le traitement ME
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements EM et ME
- La différence du nombre de momies AM pour les traitements EM et ME
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements EM et E_M
- La différence du nombre de momies EP pour les traitements ME et M_E

Pour les différentes analyses, une différence significative est considérée lorsque la P valeur est plus faible ou égale à 0,05 soit lorsque la valeur du $\chi^2 \geq 3,84$.

7.3.4. Résultats

7.3.4.1. Nombre de momies EP et AM pour le traitement EM à 12°C

Le nombre de momies d'*Aphidius matricariae* à 12°C est **très différent** de celui d'*Ephedrus persicae*. En effet, sur les 30 pucerons parasités par une femelle *E. persicae* suivie d'une femelle *A. matricariae*, seulement 3 momies *A. matricariae* ont été observées contre 23 momies *E. persicae*. Cette différence pour le traitement EM est **significative** ($\chi^2 = 27.15$, $p < 0.005$).

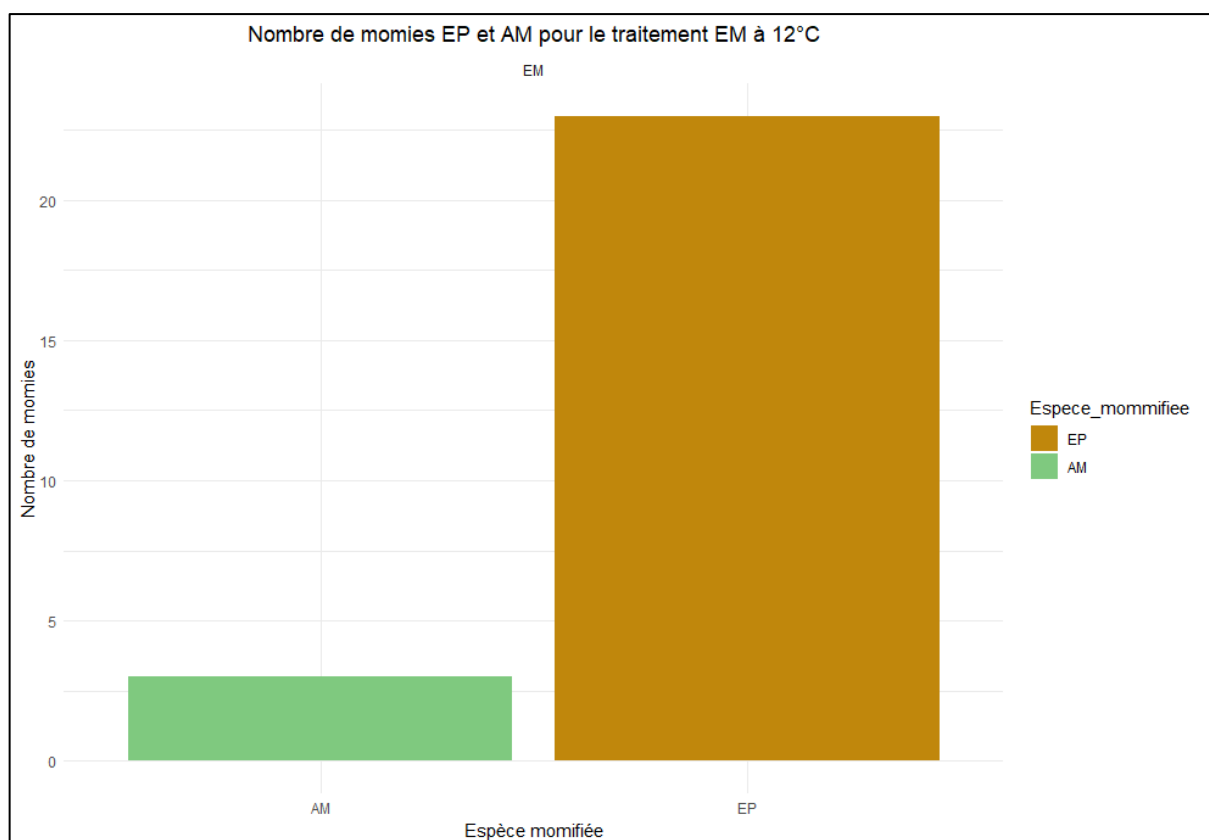


Figure 26 : : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* et d'*Aphidius matricariae* pour le traitement EM (expérience à 12°C)

7.3.4.2. Nombre de momies EP et AM pour le traitement ME à 12°C

Le nombre de momies d'*Aphidius matricariae* à 12°C est **très différent** de celui d'*Ephedrus persicae*. En effet, sur les 30 pucerons parasités par une femelle *A. matricariae* suivie d'une femelle *A. matricariae*, seulement 4 momies *E. persicae* ont été observées contre 15 momies *E. persicae*. Cette différence pour le traitement ME est **significative** ($\chi^2= 9.32$, $p<0.005$).

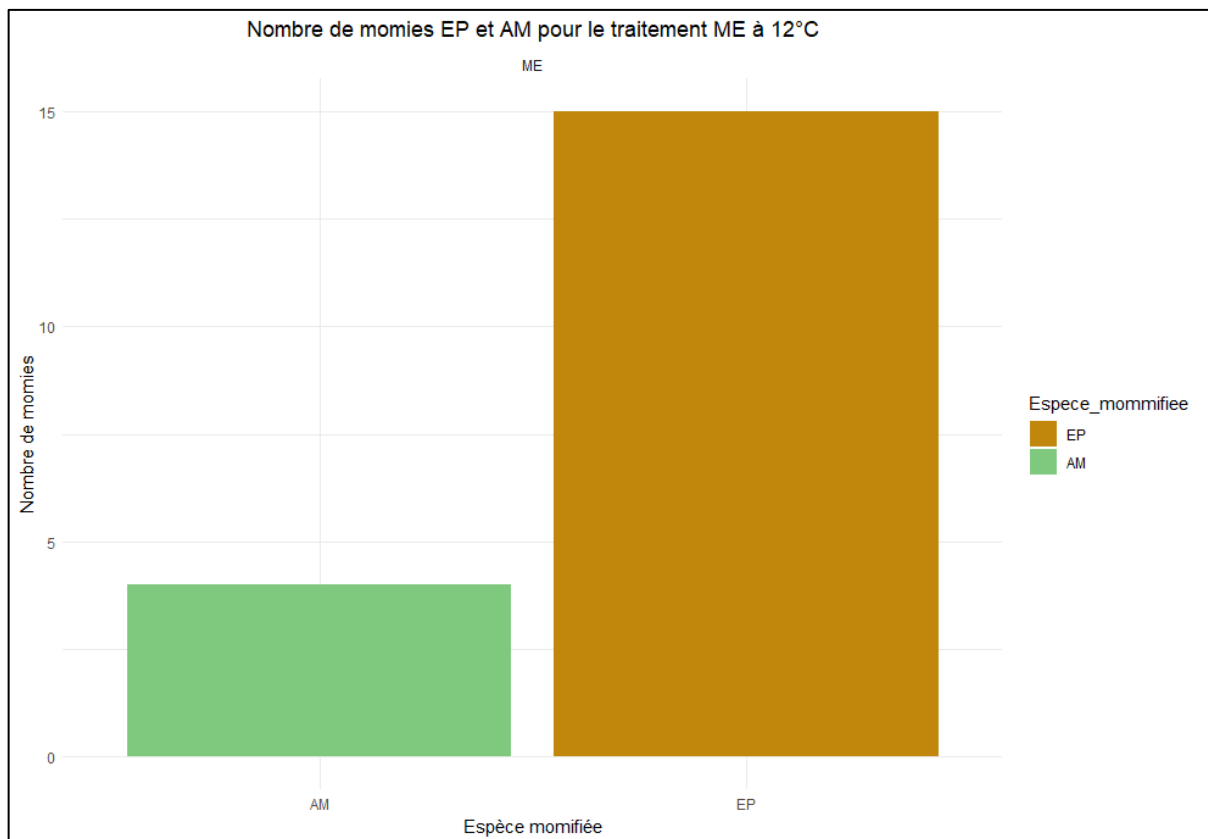


Figure 27 : : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* et d'*Aphidius matricariae* pour le traitement ME (expérience à 12°C)

7.3.4.3. Nombre de momies EP pour les traitements EM et ME à 12°C

Le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* à 12°C est **différent** entre les deux traitements EM et ME. En effet, 23 momies *E. persicae* ont été retrouvées pour le traitement lors duquel *E. persicae* a parasité les pucerons en premier et 15 pour le traitement lors duquel il a parasité les pucerons en deuxième. Cette différence entre les deux traitements est **significative** ($\chi^2= 4.59$, $p<0.05$).

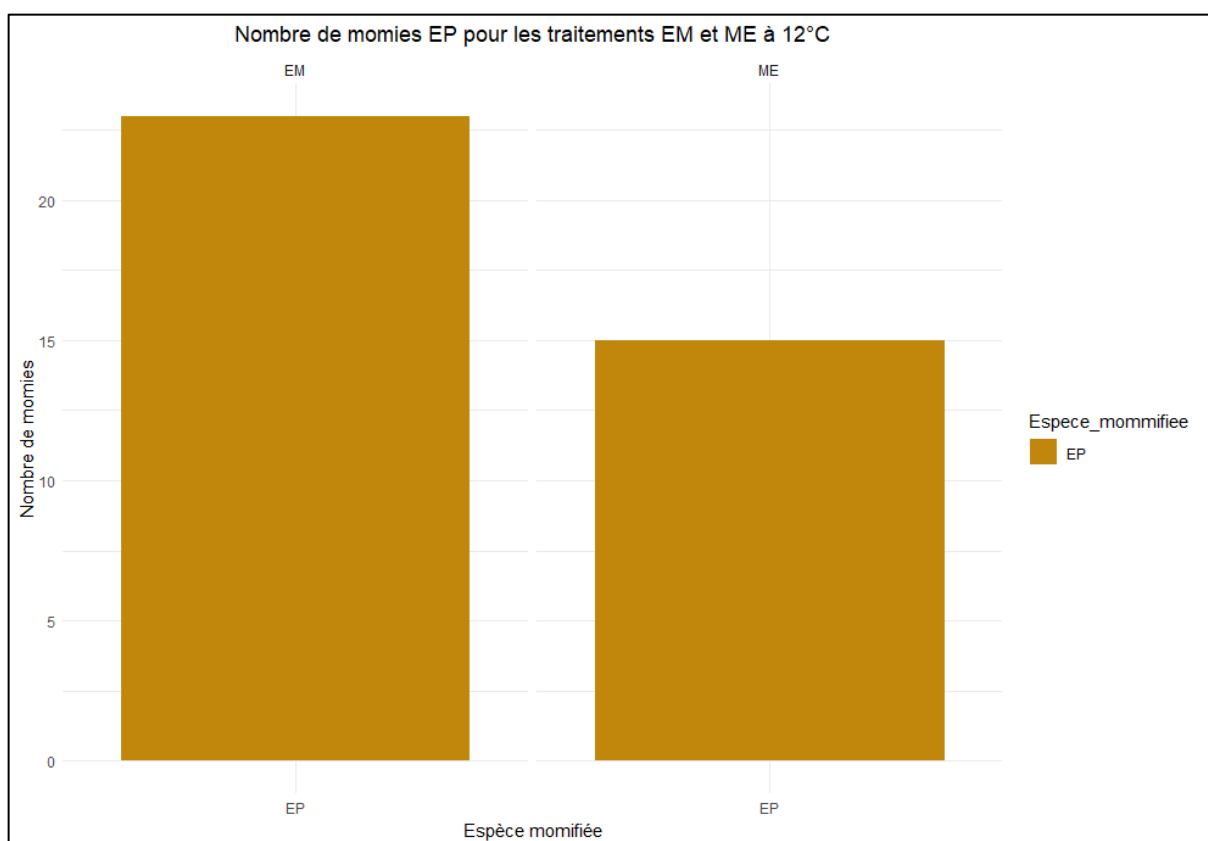


Figure 28 : Nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitements EM et ME (expérience à 12°C)

7.3.4.4. Nombre de momies AM pour le traitement EM et ME à 12°C

Le nombre de momies d'*Aphidius matricariae* à 12°C est **similaire** entre les deux traitements EM et ME. En effet, 4 momies *A. matricariae* ont été retrouvées pour le traitement où *A. matricariae* a parasité les pucerons en premier et 3 pour le traitement où il a parasité les pucerons en deuxième. Cette différence entre les deux traitements n'est **pas significative** ($\chi^2=0.16$, $p>0.5$).

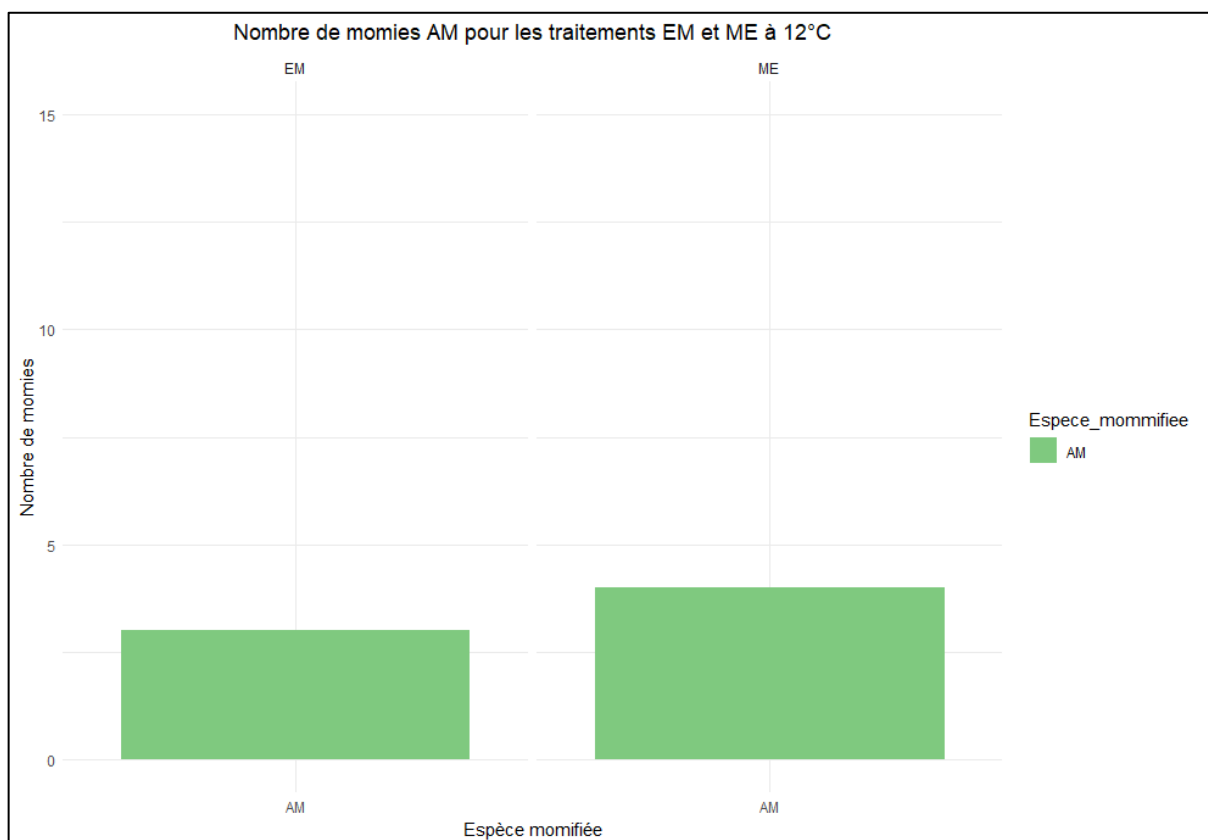


Figure 29 : Nombre de momies d'*Aphidius matricariae* pour les traitements EM et ME (expérience à 12°C)

7.3.4.5. Nombre de momies EP pour le traitement E_M à 20°C et EM à 12 °C

Le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* est **similaire** entre les deux traitements E_M (20°C) et EM (12°C). En effet, 18 momies *E. persicae* ont été retrouvées pour le traitement lors duquel *E. persicae* a parasité les pucerons en premier à 20°C et 23 pour le même traitement à 12 °C. Cette différence entre les deux traitements **n'est pas significative** ($\chi^2 = 1.93$, $p > 0.1$).

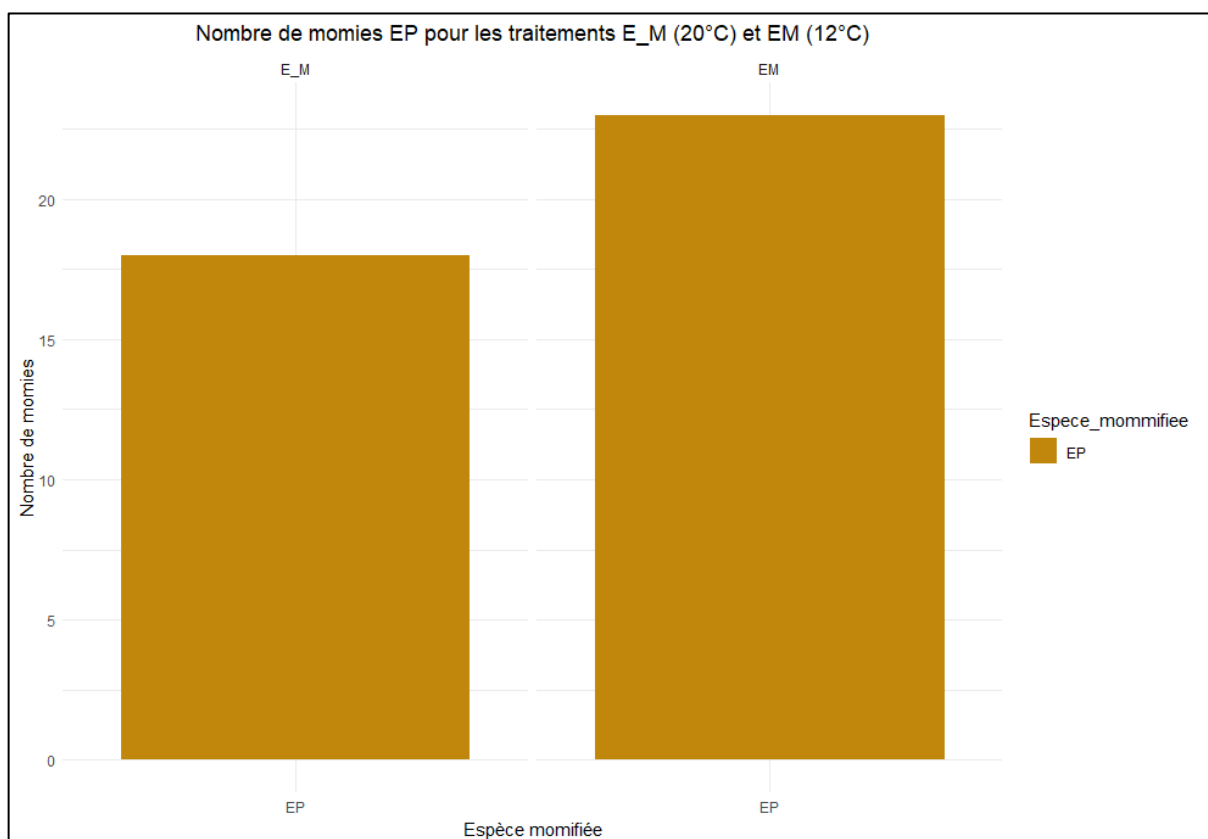


Figure 30 : Comparaison des expériences à 12°C et à 20°C : nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitements E_M (20°C) et EM (12°C)

7.3.4.6. Nombre de momies EP pour le traitement M_E à 20°C et ME à 12 °C

Le nombre de momies d'*Ephedrus persicae* est **similaire** entre les deux traitements M_E (20°C) et ME (12°C). En effet, 12 momies *E. persicae* ont été retrouvées pour le traitement lors duquel *E. persicae* a parasité les pucerons en premier à 20°C et 15 pour le même traitement à 12 °C. Cette différence entre les deux traitements **n'est pas significative** ($\chi^2 = 0.61$, $p > 0.1$).

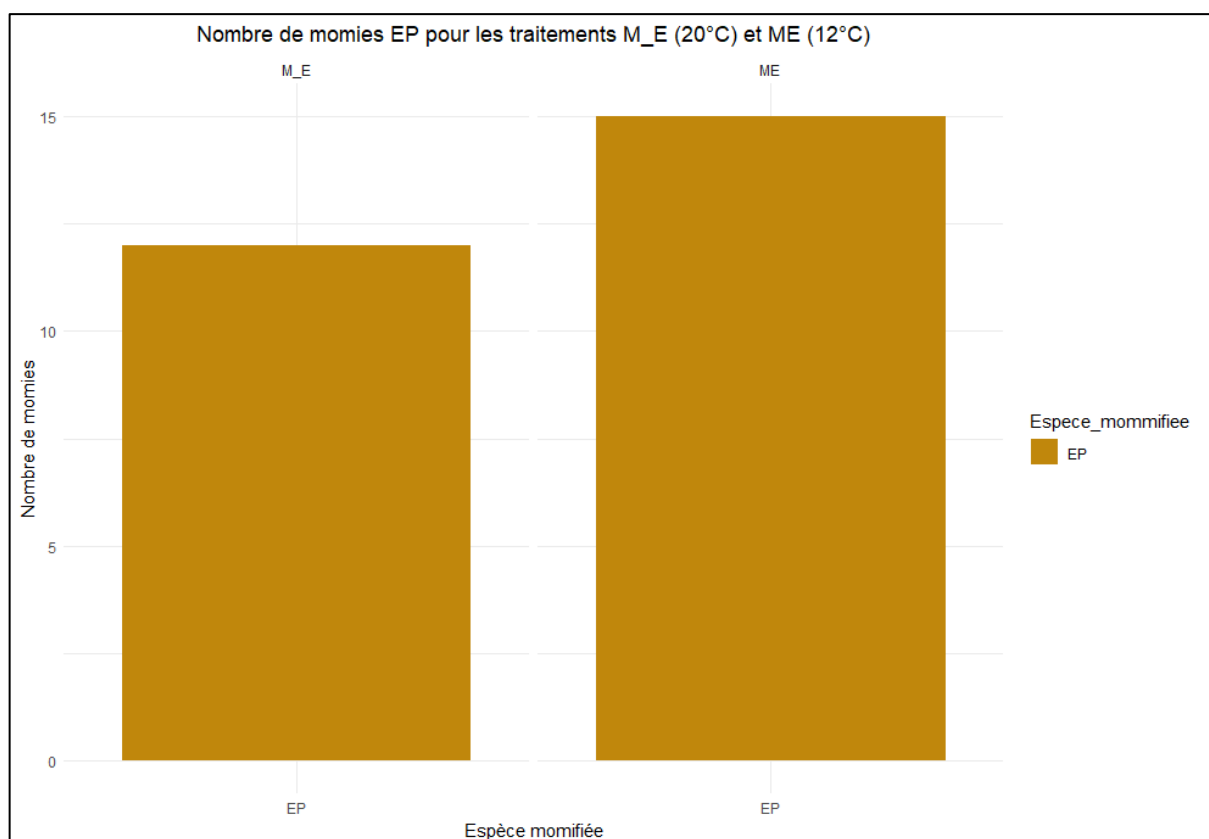


Figure 31 : Comparaison des expériences à 12°C et à 20°C : nombre de momies d'*Ephedrus persicae* pour les traitements M_E (20°C) et ME (12°C)

7.3.4.7. Nombre de momies EP pour les traitements à 12°C et les traitements à 20°C

Le nombre total de momies d'*E. persicae* pour les traitements à 12°C (ME + EM) est de 38. Tandis que pour les traitements à 20°C (M_E + E_M) ce nombre est de 30. Ces nombres sont relativement **similaires**. En effet, il n'y a **pas** de différence **significative** entre ces derniers ($\chi^2 = 2.17$, $p > 0.1$).

7.3.4.8. Sex-ratio

Les résultats de sex-ratio ne permettent pas de mettre en évidence une différence pour les deux espèces étudiées dans cette expérience, vu le très faible nombre d'éclosions. Une légère tendance à un nombre de mâles plus élevé chez *E. persicae* peut être observée.

Tableau 3 : Résultats des éclosions pour les différents traitements de l'expérience à 20°C

	Nombres de non-éclosés	Nombre de mâles <i>A. matricariae</i>	Nombre de femelles <i>A. matricariae</i>	Nombre de mâles <i>E. persicae</i>	Nombre de femelles <i>E. persicae</i>
ME	15	2	2	7	4
EM	11	2	1	11	5

7.3.4.9. Contrôles

Concernant les pucerons non parasités, leur survie atteint 93,5 % (29/30) jusqu'à la formation des premières momies. En effet, des momies *E. persicae* et *A. matricariae* ont commencé à se former 20 jours après oviposition pour les différents traitements.

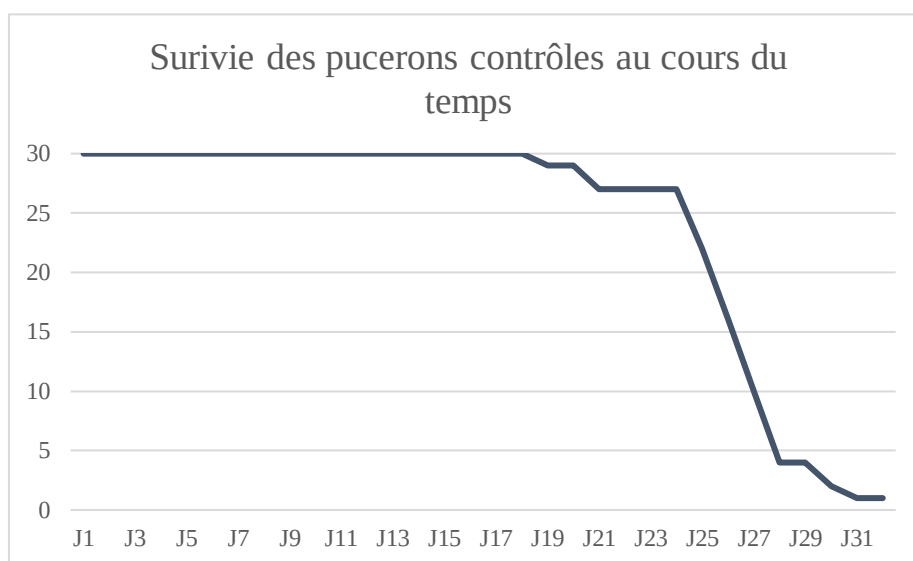


Figure 32 : Courbe de survie des pucerons non parasités au cours du temps à 12°C (J = Jour)

7.3.5. Discussion

Cette expérience sur la compétition entre le parasitoïde *Ephedrus persicae* et le parasitoïde *Aphidius matricariae* à 12°C a tout d'abord montré une différence significative entre le nombre de momies d'*A. matricariae* et d'*E. persicae* pour les deux traitements de compétition. En effet, le nombre de momies *A. matricariae* est beaucoup plus faible. Cela signifie qu'à 12 °C, *E. persicae* gagne la compétition.

Tableau 4 : Récapitulatif des résultats de la compétition entre *E. persicae* et *A. matricariae* selon les différents traitements (expérience à 12°C)

	Nombres de pucerons non-momifiés	Nombre de momies <i>A. matricariae</i>	Nombre de momies <i>E. persicae</i>	Nombre d'émergents <i>A. matricariae</i>	Nombre d'émergents <i>E. persicae</i>
ME	11	4	15	4	11
EM	4	3	23	3	16

En comparant l'expérience à 12°C et à 20°C, nous pouvons observer qu'il n'y a pas de différence significative du nombre de momies d'*E. persicae* entre les traitements EM et E_M respectivement à 12°C et 20°C. Nous n'observons pas non plus de différence entre les traitements ME et M_E respectivement à 12°C et 20°C. Cela signifie que la température n'a pas d'effet direct sur les combats larvaires entre les deux parasitoïdes étudiés dans le cadre de ce mémoire.

Cette expérience montre également un nombre de momies *A. matricariae* similaire dans les deux situations de compétition (ME et EM). Cela signifie que le fait de piquer en premier ou en deuxième pour ce parasitoïde ne change rien au déroulement de la compétition. En ce qui concerne *E. persicae*, il existe une différence significative entre les traitements ME et EM. Cette différence signifie que l'ordre dans lequel *E. persicae* parasite le puceron a un effet sur le résultat de la compétition. En effet, lorsqu'*E. persicae* parasite en premier, il est plus probable d'obtenir une momie de cette espèce. Cette tendance a été observée à 20°C mais était non significative. Étant donné qu'il n'y a pas cette différence chez *A. matricariae*, cela indique que lorsque cette dernière parasite en première, ce n'est pas elle qui gagne plus souvent la compétition mais plutôt *E. persicae* qui la gagne moins souvent. Cela peut s'expliquer par le fait que la seconde femelle à parasiter le puceron peut décider de ne pas. En effet, il a été prouvé que les guêpes parasitoïdes ont la capacité de détecter si un hôte est parasité ou non par stimulus interne ou par marquage externe (Agboka *et al.*, 2002; Brown and Anderson, 1998; van Dijken *et al.*, 1992; van Lenteren *et al.*, 2007). Il a été montré qu'*Ephedrus cerasicola* est capable

d'utiliser ces deux méthodes (Hofsvang, 1988). Il est donc probable qu'*Ephedrus persicae* y parvienne également. Les femelles ont la possibilité grâce à cette discrimination de décider de pondre ou non. Le fait d'observer cette différence entre la compétition à 12°C et à 20°C signifie que la température a probablement un effet sur la décision de ponte des femelles *Ephedrus persicae*. En effet, l'étude de van Baaren de 2005 sur l'hyménoptère *Anaphes victus* apprend que le comportement des parasitoïdes est différent à basse température (van Baaren *et al.*, 2005). Une exposition à des températures basses a eu notamment un impact sur la ponte dans des hôtes déjà parasités. Contrairement aux résultats de ce mémoire concernant *E. persicae*, *A. victus* a tendance à pondre davantage dans des hôtes déjà parasités en situation de basses températures.

En ce qui concerne les résultats de sex-ratio, le nombre faible d'émergences s'explique probablement par des problèmes d'humidité liés au stockage des momies dans les étuves. Les résultats à 12°C sont plus satisfaisants qu'à 20°C. Cependant, ils n'ont de sens que s'ils sont comparés avec ceux à 20°C. Ces résultats ne seront donc pas discutés dans ce mémoire.

Il est important de noter qu'un problème avec la chambre froide a eu lieu le 02/11. En effet, la température de la chambre froide est montée à 20°C durant au moins 24h. Les boîtes ont ensuite été transférées dans une étuve dont la température initiale était de 20°C et qui est descendue progressivement à 12°C. Étant donné que cette expérience a eu lieu entre le 12/10 et le 16/10, il est peu probable que ce choc thermique ait joué un rôle dans la compétition entre les deux parasitoïdes. En effet, après autant de jours les larves de parasitoïdes étaient certainement à un stade avancé, le vainqueur de la compétition a probablement gagné celle-ci ultérieurement. Cependant, l'hypothèse qu'un choc thermique ait joué dans la compétition n'est pas à écarter avec certitude.

Cette expérience est limitée car les individus ont été acclimatés au froid lorsqu'ils étaient adultes et que les pucerons parasités ont été stockés à 12°C mais il aurait été préférable de faire un élevage à 12°C et d'utiliser des individus provenant de cet élevage. Comme déjà indiqué, les basses températures ont des effets sur l'apprentissage selon l'étude de van Baaren *et al.* de 2005, ce sont d'ailleurs des femelles qui ont connu des basses températures depuis l'âge larvaire qui ont été testées. Il serait donc intéressant de reproduire cette expérience avec des individus provenant d'un élevage déjà à basse température.

8. Conclusion

La lutte contre le ravageur le plus dommageable du pommier, *Dysaphis plantaginea*, est un enjeu économique important en Belgique. Il existe plusieurs manières de lutter contre ce ravageur dont l'utilisation d'ennemis naturels. En effet, la lutte biologique, qui est de plus en plus utilisée, est une alternative à l'utilisation de produits phytopharmaceutiques. Fournir une production alimentaire suffisante en évitant l'utilisation massive de produits de synthèse pour la protection des cultures est un défi majeur du 21ème siècle. *Aphidius matricariae* est un parasitoïde qui présente un potentiel intéressant dans cette lutte biologique contre *D. plantaginea* (Ferrais *et al.*, 2022). Cependant, l'utilisation d'un ennemi naturel pour contrôler les populations du puceron cendré du pommier s'inscrit dans un écosystème aux interactions interspécifiques complexes qu'il ne faut pas ignorer. *Ephedrus persicae* est l'ennemi naturel de *D. plantaginea* le plus présent en Belgique (Alhmedi *et al.*, 2018). Ce parasitoïde est particulièrement peu étudié et très peu documenté dans la littérature. Ce dernier pourrait être menacé par des lâchers d'*Aphidius matricariae*, ou au contraire le concurrencer lors de ces lâchers.

L'objectif de ce mémoire consistait à étudier la compétition entre *Ephedrus persicae* et *Aphidius matricariae*, espèces parasitoïdes du puceron *Dysaphis plantaginea*. Plus précisément, l'objectif se penchait sur l'impact des basses températures sur la compétition ainsi que sur le sex-ratio résultant. En effet, l'une des raisons pour lesquelles *D. plantaginea* est un ravageur puissant des cultures de pommiers est sa précocité dans la saison. Cette précocité est accompagnée de températures plus froides, c'est pourquoi des lâchers d'*A. matricariae* précoces sont utilisés en lutte biologique. L'étude de l'impact de la température sur la compétition entre les deux parasitoïdes d'intérêt est donc pertinente et était l'objectif principal des expériences menées dans le cadre de ce mémoire. L'hypothèse de base était qu'*A. matricariae*, qui possède un temps de développement plus court, verrait ses œufs éclore plus précocement, ce qui lui offrirait un avantage dans la compétition. En effet, le stade 1 des larves de parasitoïdes est connu pour être le stade combattant, éclore plus tôt permet de tuer l'œuf concurrent avant qu'il éclore à son tour (De Moraes and Mescher, 2005). Des situations de compétitions interspécifiques, intraspécifiques ainsi que des situations sans compétition ont été testées pour les deux espèces à 12°C et à 20°C. L'espèce gagnante ainsi que le sexe du parasitoïde émergent ont été observés. Le temps d'éclosion des œufs a été étudié grâce à une expérience de dissection.

Les résultats de l'expérience de dissection ont réfuté l'hypothèse selon laquelle les œufs d'*A. matricariae* éclosent plus précocement que ceux d'*E. persicae*. En effet, les œufs de ces deux espèces de parasitoïdes éclosent majoritairement entre 72 et 96 heures après l'oviposition. L'éclosion des œufs de ces deux espèces semblent donc être proche dans le temps. Cette expérience a manqué de répétitions, elle est donc exploratoire mais pas définitive. Il est important de rappeler que des dissections à des intervalles de temps plus courts auraient apporté des informations précises sur la différence de temps d'éclosion des œufs des parasitoïdes étudiés. Les résultats de l'expérience à 20°C ont montré que le parasitoïde *A. matricariae* souffre de la compétition avec *E. persicae* alors que l'inverse n'est pas observé. Ces résultats ont également indiqué une victoire écrasante du parasitoïde *Ephedrus persicae* dans les deux situations de compétitions interspécifiques. Ces résultats ne réfutent pas l'hypothèse de base. En effet, celle-ci prédisait que le parasitoïde dont les œufs éclosent en premier gagnerait la compétition. Étant donné que l'expérience de dissection n'a pas pu mettre en lumière la précocité de l'éclosion des œufs d'une des deux espèces, cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée ni réfutée. Les résultats de l'expérience à 12°C ont encore une fois montré une victoire écrasante du parasitoïde *Ephedrus persicae* dans les deux situations de compétitions interspécifiques. Cette expérience a également montré que lorsqu'*E. persicae* parasite en premier, il gagne plus souvent la compétition. Cette tendance avait également été observée à 20°C mais n'était pas significative. La comparaison entre l'expérience à 12°C et à 20°C a mis en évidence que la température n'a pas un effet sur les combats larvaires mais plutôt sur la décision de ponte des femelles *Ephedrus persicae*.

En conclusion, les expériences réalisées dans le cadre de ce mémoire possèdent leurs limites mais ont apporté des informations intéressantes sur le résultat de la compétition entre les deux espèces de parasitoïdes d'intérêt. Un réel vainqueur de cette compétition a été mis en évidence, *Ephedrus persicae*, et ce résultat est cohérent avec l'expérience de dissection qui nous enseigne un temps d'éclosion des œufs similaires pour les deux espèces étudiées. Un effet probable de la température sur le choix de ponte, et donc sur cette compétition, a également été mis en lumière. Ces résultats montrent que le parasitoïde *Ephedrus Persicae* peut potentiellement impacter négativement l'efficacité des lâchers d'*Aphidius matricariae* dans le cadre de la lutte biologique contre le ravageur du pommier *Dysaphis plantaginea*. Les résultats de ce mémoire tendent à montrer qu'*E. persicae* ne sera pas menacé par des lâchers d'*A. matricariae*. Bien que les expériences aient été menées en laboratoire, elles sont très éloignées de ce qui pourrait se passer sur le terrain en raison de facteurs abiotiques tels que la photopériode, l'humidité ou

encore les microhabitats. Ces facteurs pourraient avoir une influence sur le résultat de la compétition.

De futures études de compétition entre ces deux espèces avec différents intervalles de temps entre les pontes des deux parasitoïdes compétiteurs seraient également intéressantes. D'autres études sur la compétition larvaire entre ces parasitoïdes sont également prometteuses. Enfin, il serait intéressant d'étudier davantage le parasitoïde *Ephedrus persicae* dans des travaux à venir. Bien qu'il soit difficile d'usage en raison de sa diapause, c'est un parasitoïde qui possède un véritable potentiel en lutte biologique. Étant le parasitoïde du puceron cendré du pommier le plus présent en Belgique, il représente le moyen le plus naturel de lutter contre *D. plantaginea*, ce qui est préférable dans la crise de biodiversité que notre planète traverse actuellement.

9. Bibliographie

- Abram, P.K., Boivin, G., Moiroux, J., Brodeur, J., 2017. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biol. Rev.* 92, 1859–1876. <https://doi.org/10.1111/brv.12312>
- Agboka, K., Schulthess, F., Chabi-Olaye, A., Labo, I., Gounou, S., Smith, H., 2002. Self-, Intra-, and Interspecific Host Discrimination in *Telenomus busseolae* Gahan and *T. isis* Polaszek (Hymenoptera: Scelionidae), Sympatric Egg Parasitoids of the African Cereal Stem Borer *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Behav.* 15, 1–12. <https://doi.org/10.1023/A:1014471826914>
- Alhmedi, A., Raymaekers, S., Tomanović, Ž., Bylemans, D., Beliën, T., 2018. Food web structure of aphids and their parasitoids in Belgian fruit agroecosystems. *Entomol. Sci.* 21, 279–291. <https://doi.org/10.1111/ens.12303>
- Alphen, J., Visser, M., 1990. Superparasitism as an Adaptive Strategy for Insect Parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 35, 59–79. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.35.010190.000423>
- Askew, R., Shaw, M., 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. *Insect Parasit.* 225–264.
- Atkinson, D., 1994. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms?, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3)
- Barrera, J.F., Gomez, J., Alauzet, C., 1994. Evidence for a marking pheromone in host discrimination by *Cephalonomia Stephanoderis* (Hym.: Bethyridae). *Entomophaga* 39, 363–366. <https://doi.org/10.1007/BF02373041>
- Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., 2008. Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biol. Control* 46, 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.04.010>
- Birch, L., 1979. The effect of species of animals which share common resources on another's distribution and abundance.
- Birch, L.C., 1957. The Meanings of Competition. *Am. Nat.* 91, 5–18. <https://doi.org/10.1086/281957>
- Blackman, R.L., Eastop, V.F., 2000. Aphids on the world's crops: an identification and information guide. *Aphids Worlds Crops Identif. Inf. Guide*.
- Bogdanović, A.M., Ivanović, A., Tomanović, Ž., Žikić, V., Starý, P., Kavallieratos, N.G., 2009. Sexual dimorphism in *Ephedrus persicae* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidinae): intraspecific variation in size and shape. *Can. Entomol.* 141, 550–560. <https://doi.org/10.4039/n09-029>
- Boivin, G., Brodeur, J., 2006. Intra- and Interspecific Interactions among Parasitoids: Mechanisms, Outcomes and Biological Control, in: Brodeur, J., Boivin, G. (Eds.), *Trophic and Guild in Biological Interactions Control, Progress in Biological Control*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 123–144. https://doi.org/10.1007/1-4020-4767-3_6
- Boivin, G., Hance, T., Brodeur, J., 2012. Aphid parasitoids in biological control. *Can. J. Plant Sci.* 92, 1–12. <https://doi.org/10.4141/cjps2011-045>
- Bonnemain, J.-L., 2010. Aphids as biological models and agricultural pests [WWW Document]. EM-Consulte. URL <https://www.em-consulte.com/article/255948/article/aphids-as-biological-models-and-agricultural-pests> (accessed 7.27.22).
- Bribosia, E., Bylemans, D., Impe, G. van, Migon, M., 2004. Assessing the suitability of alternative host aphids for *Ephedrus persicae* Froggatt (Hymenoptera: Braconidae), the main parasitoid attacking *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Homoptera: Aphididae) in

- Belgian apple orchards. *Aphids New Millenn. Proc. Sixth Int. Symp. Aphids Sept. 2001 Rennes Fr.* 269–274.
- Bribosia, E., Bylemans, D., Migon, M., van, I.G., 2005. Seasonal coincidence between rosy apple aphid fundatrices and their parasitoids: implications for an early biological control of *Dysaphis plantaginea*. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.* 70, 715–723.
- Brown, M.W., Mathews, C.R., 2007. Conservation Biological Control of Rosy Apple Aphid, *Dysaphis plantaginea* (Passerini), in Eastern North America. *Environ. Entomol.* 36, 1131–1139. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1131:CBCORA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1131:CBCORA]2.0.CO;2)
- Brown, P.E., Anderson, M., 1998. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositor of *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly. *J. Insect Physiol.* 44, 1017–1025. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00072-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00072-9)
- Bukovinszky, T., Poelman, E.H., Gols, R., Prekatsakis, G., Vet, L.E.M., Harvey, J.A., Dicke, M., 2009. Consequences of constitutive and induced variation in plant nutritional quality for immune defence of a herbivore against parasitism. *Oecologia* 160, 299–308. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1308-y>
- Cameron, P.J., Walker, G.P., Allan, D.J., 1981. Establishment and dispersal of the introduced parasite *Aphidius eadyi* (Hymenoptera: Aphidiidae) in the North Island of New Zealand, and its initial effect on pea aphid. *N. Z. J. Zool.* 8, 105–112. <https://doi.org/10.1080/03014223.1981.10427947>
- Carron, C.-A., Koller, M., 2017. Stratégie de lutte contre le puceron du sureau 3.
- Case, T.J., Gilpin, M.E., 1974. Interference Competition and Niche Theory. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 71, 3073–3077. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.8.3073>
- Chapman, A.D., 2009. Numbers of living species in Australia and the World. [Httpwwwenvironmentgovaubiodiversityabrspublicationsotherspecies-Numbers2009pubs/nlsaw-2nd-Compleat.80](http://www.environment.gov.au/biodiversity/abrs/publications/otherspecies-Numbers2009pubs/nlsaw-2nd-Compleat.80).
- Chow, F.J., Mackauer, M., 1984. Inter- and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum*. *Can. Entomol.* 116, 1097–1107. <https://doi.org/10.4039/Ent1161097-8>
- Chown, S.L., Chown, S., Nicolson, S., Nicolson, D. of Z. and E.S.W., 2004. *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. OUP Oxford.
- Cierniewska, B., 1976. Studies on the ecology of *Ephedrus persicae* Frog. (Hymenoptera, Aphidiidae) a parasite of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* (Pass.) (Homoptera, Aphididae). *Rocz. Nauk Rol. E* 6, 59–75.
- Cloutier, C., Duperron, J., Tertuliano, M., McNeil, J.N., 2000. Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97 (1), 29–40.
- Codron, Jean-Marie, HABIB, R., Jacquet, F., Sauphanor, B., 2003. Bilan et perspectives environnementales de la filière arboriculture fruitière. *Agric. Territ. Environ. Dans Polit. Eur.* 31–67.
- Colomb, M., 2017. Les méthodes de lutte alternatives contre le puceron cendré (*Dysaphis plantaginea*) chez le pommier. (Rapport de stage). Raison'Alpes®, Université d'Angers et de Nantes.
- Cory S. Sheffield, H.T.N., 2016. *A manual for apple pollination*. FAO, Rome, Italy.
- Darrouzet, E., Bignon, L., Chevrier, C., 2007. Impact of mating status on egg-laying and superparasitism behaviour in a parasitoid wasp. *Entomol. Exp. Appl.* 123, 279–285. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00544.x>
- Darrouzet, E., Boivin, G., Chevrier, C., 2008. Sex Allocation Decision Under Superparasitism by the Parasitoid Wasp *Eupelmus vuilleti*. *J. Insect Behav.* 21, 181. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9118-3>

- Davies, N.B., Krebs, J.R., West, S.A., 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*. John Wiley & Sons.
- De Berardinis, E., Baronio, P., Baumgärtner, J., 1994. The effect of aphid (*Dysaphis plantaginea* pass., Hom., Aphididae) feeding on apple fruit growth. *Ecol. Model.* 72, 115–127. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(94\)90147-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)90147-3)
- De Moraes, C.M., Cortesero, A.M., Stapel, J.O., Lewis, W.J., 1999. Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. *Ecol. Entomol.* 24, 402–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00212.x>
- De Moraes, C.M., Mescher, M.C., 2005. Intrinsic competition between larval parasitoids with different degrees of host specificity. *Ecol. Entomol.* 30, 564–570.
- Debout, G., Fauvergue, X., Ric, F.R.E.D., 2002. The effect of foundress number on sex ratio under partial local mate competition.
- Dedryver, C.-A., 2010. Les pucerons : biologie, nuisibilité, résistance des plantes.
- Dedryver, C.-A., Le Ralec, A., Fabre, F., 2010. The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *C. R. Biol.* 333, 539–553. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.03.009>
- Deguet, M., Wateau, K., 2009. Le puceron cendré du pommier : mieux connaître sa dynamique pour optimiser le raisonnement de la lutte. Fiche technique 2008/9, Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles (FREDON), Nord Pas-de-Calais, 4p.
- Dixon, A.F.G., 1997. *Aphid Ecology An optimization approach*. Springer Science & Business Media.
- Durand, G., 2018. Connaître les ennemis naturels des insectes ravageurs et favoriser leur activité dans les cultures maraîchères. *Compte-Rendu Proj. D'aménagement Réalisé Par Écomestible À Ferme Quatre-Temps* 109.
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46, 387–400. <https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>
- FAOstat - Food and Agriculture Organization statistical database, 2022. Paramètres sélectionnés : Article = pommes, Zone = Belgique, Année = 2005, 2020. [WWW Document]. URL <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> (accessed 8.15.22).
- Ferrais, L., Tougeron, K., Gardin, P., Hance, T., 2022. Assessing the optimal frequency of early parasitoid releases in an apple orchard to control *Dysaphis plantaginea*: a proof-of-concept study. *Biol. Agric. Hortic.* 1–13.
- Fisher, C., 1961. A study in insect multiparasitism. II. The mechanism and control of competition for possession of the host.
- Foerster, L.A., Doetzer, A.K., 2006. Cold storage of the egg parasitoids *Trissolcus basalis* (Wollaston) and *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae). *Biol. Control* 36, 232–237. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.10.004>
- Fraval, A., 2006. Les pucerons - 1re partie. INRA, *Insectes*, 141(2), 3-8.
- Frère, I., 2006. Aménagement et contrôle biologique : rôle de la prédation intragilde et de la compétition. UCL - Université Catholique de Louvain.
- Fretwell, S.D., 2020. *Populations in a Seasonal Environment*. (MPB-5), *Populations in a Seasonal Environment*. (MPB-5). Princeton University Press. <https://doi.org/10.12987/9780691209647>
- Gärdenfors, U., 1986. Taxonomic and biological revision of Palearctic *Ephedrus* Haliday (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). *Taxon. Biol. Revis. Palearct. Ephedrus Haliday Hymenopt. Braconidae Aphidiinae* 27.
- Godfray, H.C.J., 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press.

- Godin, C., Boivin, G., 2002. Guide d'identification des pucerons dans les cultures maraichères au Québec. Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2000, révision 2002, AAC- CRDH / PRISME, Canada, 33p. [WWW Document]. URL https://www.agrireseau.net/documents/Document_97508.pdf
- Goubault, M., Krespi, L., Boivin, G., Poinot, D., Nenon, J.-P., Cortesero, A.M., 2004. Intraspecific Variations in Host Discrimination Behavior in the Pupal Parasitoid *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae). *Environ. Entomol.* 33, 362–369. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.2.362>
- Goubault, M., Plantegenest, M., Poinot, D., Cortesero, A.M., 2003. Effect of expected offspring survival probability on host selection in a solitary parasitoid. *Entomol. Exp. Appl.* 109, 123–131. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00101.x>
- Gouvernement du Canada, A. canadienne d'inspection des aliments, 2014. La biologie du *Malus domestica* Borkh. (pommier commun) [WWW Document]. URL <https://inspection.canada.ca/varietes-vegetales/vegetaux-a-caracteres-nouveaux/demandeurs/directive-94-08/documents-sur-la-biologie/malus-domestica/fra/1404417088821/1404417158789?chap=0#c5> (accessed 7.19.22).
- Govind, S., Melk, J.P., Morales, J., 2000. Developmental arrest and physical entrapment eliminates supernumerary *Ganaspis xanthopoda* parasitoids in *Drosophila melanogaster*. *J. Parasitol.* 86, 463–470. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2000\)086\[0463:DAAPEE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2000)086[0463:DAAPEE]2.0.CO;2)
- Hagvar, E.B., 1989. Interspecific competition in parasitoids, with implications for biological control. *Interspecific Compet. Parasit. Implic. Biol. Control* 86, 321–335.
- Hågvar, E.B., 1988. Multiparasitism of the green peach aphid, *Myzus persicae*: competition in the egg stage between *Aphidius matricariae* and *Ephedrus cerasicola*. *Entomol. Exp. Appl.* 47, 275–282. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb01146.x>
- Hågvar, E.B., Hofsvang, T., 1988. Interspecific competition between the aphid parasitoids *Aphidius colemani* Viereck and *Ephedrus cerasicola* Stary (Hym., Aphidiidae). *J. Appl. Entomol.* 106, 62–71. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1988.tb00565.x>
- Hamilton, W.D., 1967. Extraordinary Sex Ratios. *Science* 156, 477–488. <https://doi.org/10.1126/science.156.3774.477>
- Hance, T., Kohandani-Trafresh, F., Munaut, F., 2017. Biological control (MATHYS !!!). CABI.
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., Boivin, G., 2007. Impact of Extreme Temperature on Parasitoids in a Climate Change Perspective. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 107–126. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091333>
- Hardy, I.C.W., 1994. Sex Ratio and Mating Structure in the Parasitoid Hymenoptera. *Oikos* 69, 3–20. <https://doi.org/10.2307/3545278>
- Hart, Jonge, Colle, C., Dicke, M., van Lenteren, J., Ramakers, P., 1978. Host selection, host discrimination and functional response of *Aphidius matricariae* Haliday (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the Green Peach Aphid, *Myzus persicae* (Sulz.). *Med.Fac.Landbouww.Rijksuniv.Gent* 43, 441–453.
- Harvey, J., Poelman, E., Tanaka, T., 2012. Intrinsic Inter- and Intraspecific Competition in Parasitoid Wasps. *Annu. Rev. Entomol.* 58. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153622>
- Harvey, J.A., 2005. Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomol. Exp. Appl.* 117, 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00348.x>
- Hatano, E., Kunert, G., Michaud, J.P., Weisser, W.W., 2008. Chemical cues mediating aphid location by natural enemies. A review. *Eur. J. Entomol. Czech Repub.*

- Hayes, D.B., Taylor, W.W., 1990. Reproductive Strategy in Yellow Perch (*Perca flavescens*): Effects of Diet Ontogeny, Mortality, and Survival Costs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 921–927. <https://doi.org/10.1139/f90-106>
- Heraty, J., 2017. Parasitoid Biodiversity and Insect Pest Management, in: Footitt, R.G., Adler, P.H. (Eds.), *Insect Biodiversity*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 603–625. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch19>
- Herre, E.A., 1987. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature* 329, 627–629. <https://doi.org/10.1038/329627a0>
- Herre, E.A., 1985. Sex Ratio Adjustment in Fig Wasps. *Science* 228, 896–898. <https://doi.org/10.1126/science.228.4701.896>
- Hoffmeister, T.S., 2000. Marking decisions and host discrimination in a parasitoid attacking concealed hosts. *Can. J. Zool.* 78, 1494–1499. <https://doi.org/10.1139/z00-091>
- Hoffmeister, T.S., Roitberg, B.D., 1997. To mark the host or the patch: Decisions of a parasitoid searching for concealed host larvae. *Evol. Ecol.* 11, 145–168. <https://doi.org/10.1023/A:1018495731755>
- Hofsvang, T., 1988. Mechanisms of host discrimination and intraspecific competition in the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. *Entomol. Exp. Appl.* 48, 233–239. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb01168.x>
- Hullé, M., Turpeau, E., Chaubet, B., 2018. La morphologie des pucerons et les critères d'identification [WWW Document]. URL <https://www6.inrae.fr/encyclopedie-pucerons/Qu-est-ce-qu-un-puceron/Morphologie> (accessed 7.27.22).
- Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN), n.d. *Malus domestica* Borkh., 1803 - Pommier cultivé [WWW Document]. Inventaire Natl. Patrim. Nat. URL https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/107207 (accessed 7.19.22).
- Ito, E., Yamada, Y.Y., 2007. Imperfect preference for singly parasitized hosts over doubly parasitized hosts in the semisolitary parasitoid *Echthrodiphax fairchildii*: implications for profitable self-superparasitism. *Entomol. Exp. Appl.* 123, 207–215. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00555.x>
- Iwasa, T., Motoyama, N., Ambrose, J.T., Roe, R.M., 2004. Mechanism for the differential toxicity of neonicotinoid insecticides in the honey bee, *Apis mellifera*. *Crop Prot.* 23, 371–378. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2003.08.018>
- Jamar, L., Lateur, M., Sallets, P., Grogna, P., Delebecq, A., 2014. Ludovic TOURNANT Karine LELEU-WATEAU Marie MASSCHELEIN Juliette BARBIEUX Sandrine OSTE 258.
- Jerbi-Elayed, M., Lebdi-Grissa, K., Le Goff, G., Hance, T., 2015. Influence of Temperature on Flight, Walking and Oviposition Capacities of two Aphid Parasitoid Species (Hymenoptera: Aphidiniinae). *J. Insect Behav.* 28, 157–166. <https://doi.org/10.1007/s10905-015-9490-8>
- Jervis, M.A., Copland, M.J.W., 1996. The life cycle, Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation. Springer Science & Business Media.
- Jervis, M.A., Heimpel, G.E., Ferns, P., Harvey, J.A., Kidd, N. a. C., 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'ovigeny.' *Journal of Animal Ecology*.
- Jervis, M.A., Kidd, N. a. C., 1986. Host-Feeding Strategies in Hymenopteran Parasitoids. *Biol. Rev.* 61, 395–434. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00660.x>
- Jervis, M.A., Moe, A., Heimpel, G.E., 2012. The evolution of parasitoid fecundity: a paradigm under scrutiny. *Ecol. Lett.* 15, 357–364. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01745.x>
- Kavallieratos, N.G., Tomanović, Ž., Starý, P., Athanassiou, C.G., Sarlis, G.P., Petrović, O., Niketić, M., Veroniki, M.A., 2004. A survey of aphid parasitoids (Hymenoptera:

- Braconidae: Aphidiinae) of Southeastern Europe and their aphid-plant associations. *Appl. Entomol. Zool.* 39, 527–563. <https://doi.org/10.1303/aez.2004.527>
- Koppert Biological Systems, 2014. Biocontrol - Cycle, conditions de développement [WWW Document]. URL <http://ephytia.inra.fr/fr/C/19887/Biocontrol-Cycle-conditions-de-developpement> (accessed 7.31.22).
- Lathrop, F.H., 1928. The biology of apple aphids., in: *The Ohio Journal of Science*. pp. 177–204.
- Laurencelle, L., 2017. Le test binomial exact de la différence entre deux proportions et ses approximations [The exact binomial test between two proportions and its approximations]. *Quant. Methods Psychol.* 13, 141–147. <https://doi.org/10.20982/tqmp.13.2.p141>
- Lavergne, D., n.d. PARTHÉNOGENÈSE [WWW Document]. *Encycl. Universalis*. URL <https://www.universalis.fr/encyclopedie/parthenogenese/> (accessed 7.27.22).
- Levie, A., Vernon, P., Hance, T., 2005. Consequences of Acclimation on Survival and Reproductive Capacities of Cold-Stored Mummies of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae). *J. Econ. Entomol.* 98, 704–708. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-98.3.704>
- Lucas, P.P., 2007. Le concept de la protection intégrée des cultures 8.
- MacKauer, M., 1996. Sexual Size Dimorphism in Solitary Parasitoid Wasps: Influence of Host Quality. *Oikos* 76, 265–272. <https://doi.org/10.2307/3546199>
- Mayhew, P.J., 1997. Fitness consequences of ovicide in a parasitoid wasp. *Entomol. Exp. Appl.* 84, 115–126. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00206.x>
- Miñarro, M., Hemptinne, J.-L., Dapena, E., 2005. Colonization of apple orchards by predators of *Dysaphis plantaginea*: sequential arrival, response to prey abundance and consequences for biological control. *BioControl* 50, 403–414. <https://doi.org/10.1007/s10526-004-5527-1>
- Morel, K., d’Acier, A.C., Defrance, H., Simon, S.S., 2011. Le puceron cendré du pommier : mieux connaître son vol d’automne pour mieux le maîtriser au printemps. *Phytoma Déf. Végétaux* 49.
- Muratori, F., Lannic, J.L., Nénon, J.-P., Hance, T., 2004. Larval morphology and development of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae)1. *Can. Entomol.* 136, 169–180. <https://doi.org/10.4039/n03-057>
- Museum national d’Histoire Naturelle, n.d. *Dysaphis plantaginea* (Passerini, 1860) [WWW Document]. *Inventaire Natl. Patrim. Nat.* URL https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/215439 (accessed 7.27.22).
- Netting, J.F., Hunter, M.S., 2000. Ovicide in the whitefly parasitoid, *Encarsia formosa*. *Anim. Behav.* 60, 217–226. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1463>
- Nguyen, T.M., Bressac, C., Chevrier, C., 2013. Heat stress affects male reproduction in a parasitoid wasp. *J. Insect Physiol.* 59, 248–254. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.12.001>
- Nicolas, A., Dagbert, T., Goff, G.L., Hance, T., 2013. La lutte biologique contre le puceron cendré du pommier par des lâchers d’auxiliaires en verger 34.
- Nos espèces de parasitoïdes | Viridaxis [WWW Document], 2022. URL <https://www.viridaxis.com/fr/praon-autres-parasitoides> (accessed 7.30.22).
- Oakleaf, Rodriguez-Saona, Stelinski, 2007. Oviposition-detering pheromone deposited on blueberry fruit by the parasitic wasp, *Diachasma alloeum*. *Behaviour* 144, 429–445. <https://doi.org/10.1163/156853907780755996>
- O’Donnell, D.J., 1987. Larval development and the determination of the number of instars in aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 16, 3–15. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(87\)90052-3](https://doi.org/10.1016/0020-7322(87)90052-3)

- Otto, M., Mackauer, M., 1998. The developmental strategy of an idiobiont ectoparasitoid, *Dendrocerus carpenteri* : influence of variations in host quality on offspring growth and fitness. *Oecologia* 117, 353–364. <https://doi.org/10.1007/s004420050668>
- Outreman, Y., Le Ralec, A., Plantegenest, M., Chaubet, B., Pierre, J.S., 2001. Superparasitism limitation in an aphid parasitoid: cornicle secretion avoidance and host discrimination ability. *J. Insect Physiol.* 47, 339–348. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(00\)00142-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00142-6)
- Pandey, R.R., Johnson, M.W., 2005. Effects of cool storage on *Anagyrus ananatis* Gahan (Hymenoptera: Encyrtidae). *Biol. Control* 35, 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.06.003>
- Papaj, D.R., 2000. Ovarian Dynamics and Host Use. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 423–448. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.423>
- Parveaud, C.-E., Brenner, J., Stoeffel, A., Corroyer, N., Tournant, L., Navarro, J.-M., 2016a. Fiche technique : Hoplocampe du pommier en AB [WWW Document]. URL <https://orgprints.org/id/eprint/35116/> (accessed 7.22.22).
- Parveaud, C.-E., Brenner, J., Stoeffel, A., Corroyer, N., Tournant, L., Navarro, J.-M., Gandubert, B., Le Maguet, J., Albert, L., 2016b. Fiche technique : Anthonome du pommier en AB [WWW Document]. URL <https://orgprints.org/id/eprint/35118/> (accessed 7.22.22).
- Patrimoine fruitier | BIODIMESTICA [WWW Document], n.d. URL <http://rwdf.cra.wallonie.be/fr/patrimoine-fruitier> (accessed 7.19.22).
- Petren, K., Case, T.J., 1996. An Experimental Demonstration of Exploitation Competition in an Ongoing Invasion. *Ecology* 77, 118–132. <https://doi.org/10.2307/2265661>
- Pike, K.S., Starý, P., Miller, T., Graf, G., Allison, D., Boydston, L., Miller, R., 2000. Aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Northwest USA. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 102, 688–740.
- Poirson, C., Lateur, M., Rondia, A., Brunehaut, G., n.d. Les principales maladies et ravageurs des arbres fruitiers 44.
- Pomme - *Cydia pomonella* (carpocapse) [WWW Document], n.d. URL <http://ephytia.inra.fr/fr/C/21533/Pomme-Cydia-pomonella-carpocapse> (accessed 7.22.22).
- Pomme - Fiches maladies et ravageurs [WWW Document], n.d. URL <http://ephytia.inra.fr/fr/C/20837/Pomme-Fiches-maladies-et-ravageurs> (accessed 7.22.22).
- Quéro, A., SupAgro, M., 2015. Etude du contrôle biologique du ravageur *Dysaphis plantaginea* en verger cidricole par son cortège d'auxiliaires, en lien avec les infrastructures dites agro-écologiques et les pratiques agricoles.
- Quicke, D.L.J., 1997. Parasitic wasps. *Parasit. Wasps*.
- Rabinovich, J.E., Jordá, M.T., Bernstein, C., 2000. Local mate competition and precise sex ratios in *Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae), a parasitoid of triatomine eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 308–315. <https://doi.org/10.1007/s002650000227>
- Rahn, M.-J., 1998. Les pucerons des arbres fruitiers : Cycles biologiques et activités de vol. *Pucerons Arbres Fruit.* 1–80.
- Rakhshani, E., Talebi, A.A., Kavallieratos, N.G., Rezwani, A., Manzari, S., Tomanović, Ž., 2005. Parasitoid complex (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) of *Aphis craccivora* Koch (Hemiptera: Aphidoidea) in Iran. *J. Pest Sci.* 78, 193–198. <https://doi.org/10.1007/s10340-004-0080-3>
- Rieger, M., 2006. Introduction to Fruit Crops [WWW Document]. Routledge CRC Press. URL <https://www.routledge.com/Introduction-to-Fruit-Crops/Rieger/p/book/9781560222590> (accessed 7.19.22).

- Romet, L., 2004. Le point sur la stratégie de lutte automnale contre le puceron cendré du pommier [WWW Document]. URL <https://plateforme-documentaire.ctifl.fr/Record.htm?idlist=1&record=19424766124912429489> (accessed 7.28.22).
- Rosenheim, J.A., Hongkham, D., 1996. Clutch size in an obligately siblicidal parasitoid wasp. *Anim. Behav.* 51, 841–852. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0088>
- Rundle, B.J., Thomson, L.J., Hoffmann, A.A., 2004. Effects of Cold Storage on Field and Laboratory Performance of *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and the Response of Three *Trichogramma* spp. (*T. carverae*, *T. nr. brassicae*, and *T. funiculatum*) to Cold. *J. Econ. Entomol.* 97, 213–221. <https://doi.org/10.1093/jee/97.2.213>
- Santolamazza-Carbone, S., Rodríguez-Illamola, A., Cordero Rivera, A., 2004. Host finding and host discrimination ability in *Anaphes nitens* Girault, an egg parasitoid of the Eucalyptus snout-beetle *Gonipterus scutellatus* Gyllenhal. *Biol. Control* 29, 24–33. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(03\)00134-8](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(03)00134-8)
- Schaub, L., Bloesch, B., Graf, B., Hönh, H., 1995. Fiche 201: Pucerons cendré et des galles rouges du pommier.
- Schlinger, E.I., Mackauer, M.J.P., 1963. Identity, Distribution, and Hosts of *Aphidius matricariae* Haliday, an Important Parasite of the Green Peach Aphid, *Myzus persicae* (Hymenoptera: Aphidiidae — Homoptera: Aphidoidea)1. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 56, 648–653. <https://doi.org/10.1093/aesa/56.5.648>
- Sequeira, R., Mackauer, M., 1993. THE NUTRITIONAL ECOLOGY OF A PARASITOID WASP, *EPHEDRUS CALIFORNICUS* BAKER (HYMENOPTERA: APHIDIIDAE). *Can. Entomol.* 125, 423–430. <https://doi.org/10.4039/Ent125423-3>
- Shuker, D.M., Pen, I., West, S.A., 2006. Sex ratios under asymmetrical local mate competition in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. *Behav. Ecol.* 17, 345–352. <https://doi.org/10.1093/beheco/arj034>
- Shuker, D.M., West, S.A., 2004. Information constraints and the precision of adaptation: Sex ratio manipulation in wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 10363–10367. <https://doi.org/10.1073/pnas.0308034101>
- Shulaev, V., Korban, S.S., Sosinski, B., Abbott, A.G., Aldwinckle, H.S., Folta, K.M., Iezzoni, A., Main, D., Arús, P., Dandekar, A.M., Lewers, K., Brown, S.K., Davis, T.M., Gardiner, S.E., Potter, D., Veilleux, R.E., 2008. Multiple Models for Rosaceae Genomics. *Plant Physiol.* 147, 985–1003. <https://doi.org/10.1104/pp.107.115618>
- Smith, P.T., Kambhampati, S., 2000. Evolutionary transitions in Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). Csiro Publishing.
- Sary, P., 1975. Parasites (Hymenoptera, Aphidiidae) of leaf-curling apple aphids in Czechoslovakia. *Acta Entomol. Bohemoslov.* 72, 99–114.
- Sary, P., 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. *Ser. Entomol.* 6.
- Sary, P., 1962. Bionomics and ecology of *Ephedrus pulchellus* Stelfox an important parasite of leaf-curling aphids in Czechoslovakia, with notes on the diapause (Hym. Aphidiidae). *Entomophaga* 7, 91–100. <https://doi.org/10.1007/BF02374627>
- Sutherland, W.J., 1996. From Individual Behaviour to Population Ecology. Oxford University Press.
- Takada, H., 2002. Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae; Aphelinidae) of four principal pest aphids (Homoptera: Aphididae) on greenhouse vegetable crops in Japan. *Applied Entomology and Zoology* 37, 237–249.

- Takasu, K., Lewis, W.J., 1995. Importance of Adult Food Sources to Host Searching of the Larval Parasitoid *Microplitis croceipes*. *Biol. Control* 5, 25–30. <https://doi.org/10.1006/bcon.1995.1003>
- Tazerouni, Z., Talebi, A.A., Fathipour, Y., Soufbaf, M., 2016. Interference competition between *Aphidius matricariae* and *Praon volucre* (Hymenoptera: Braconidae) attacking two common aphid species. *Biocontrol Sci. Technol.* 26, 1552–1564. <https://doi.org/10.1080/09583157.2016.1222352>
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T., Lawton, J.H., 2004. Comparative Losses of British Butterflies, Birds, and Plants and the Global Extinction Crisis. *Science* 303, 1879–1881. <https://doi.org/10.1126/science.1095046>
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D’Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292, 281–284. <https://doi.org/10.1126/science.1057544>
- Tougeron, K., Ferrais, L., Renard, M.-E., Hance, T., 2021. Effects of Constant versus Fluctuating Temperatures on Fitness Indicators of the Aphid *Dysaphis plantaginea* and the Parasitoid *Aphidius matricariae*. *Insects* 12, 855.
- Turpeau, E., Hullé, M., Chaubet, B., 2015. Fiche d’identification : *Dysaphis* (Pomaphis) *plantaginea* (Passerini, 1860). *Encyclop’Aphid*, INRA, Rennes. [WWW Document]. URL <https://www6.inrae.fr/encyclopedia-pucerons/Especes/Pucerons/Dysaphis/D.-plantaginea/Fiche-d-identification> (accessed 7.28.22).
- Turpeau, E., Hullé, M., Chaubet, B., 2011a. Braconidae : Aphidiinae [WWW Document]. URL <https://www6.inrae.fr/encyclopedia-pucerons/Especes/Parasitoides/Braconidae-Aphidiinae> (accessed 7.30.22).
- Turpeau, E., Hullé, M., Chaubet, B., 2011b. Parasitoïdes primaires et secondaires [WWW Document]. URL <https://www6.inrae.fr/encyclopedia-pucerons/Pucerons-et-milieu/Antagonistes/Parasitoides> (accessed 7.30.22).
- Turpeau, E., Hullé, M., Chaubet, B., 2010a. Anholocycle [WWW Document]. *Encyclop’Aphid*. URL <https://www6.inrae.fr/encyclopedia-pucerons/Qu-est-ce-qu-un-puceron/Cycles-biologiques/Anholocycle> (accessed 7.27.22).
- Turpeau, E., Hullé, M., Chaubet, B., 2010b. Caractères généraux des cycles [WWW Document]. URL <https://www6.inrae.fr/encyclopedia-pucerons/Qu-est-ce-qu-un-puceron/Cycles-biologiques> (accessed 7.27.22).
- Uçkan, F., Gülel, A., 2001. The Effects of Cold Storage on the Adult Longevity, Fecundity and Sex Ratio of *Apanteles galleriae* Wilkinson (Hym.: Braconidae). *Turk. J. Zool.* 25, 187–191. <https://doi.org/>
- Uka, D., Hiraoka, T., Iwabuchi, K., 2006. Physiological suppression of the larval parasitoid *Glyptapanteles pallipes* by the polyembryonic parasitoid *Copidosoma floridanum*. *J. Insect Physiol.* 52, 1137–1142. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2006.08.002>
- Van Alebeek, F. a. N., Rojas-Rousse, D., Leveque, L., 1993. Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomol. Exp. Appl.* 69, 21–31. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1993.tb01724.x>
- Van Baaren, J., Landry, B.L., Boivin, G., 1999. Sex allocation and larval competition in a superparasitizing solitary egg parasitoid: competing strategies for an optimal sex ratio. *Funct. Ecol.* 13, 66–71. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00283.x>
- van Baaren, J., Nénon, J.-P., 1996. Intraspecific larval competition in two solitary parasitoids, *Apoanagyrus* (Epidinocarsis) *lopezi* and *Leptomastix dactylopii*. *Entomol. Exp. Appl.* 81, 325–333. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1996.00103.x>

- Van Baaren, J., Nénon, J.-P., 1994. Factors involved in host discrimination by *Epidinocarsis lopezi* and *Leptomastix dactylopii* (Hym., Encyrtidae). *J. Appl. Entomol.* 118, 76–83. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1994.tb00781.x>
- van Baaren, J., Outreman, Y., Boivin, G., 2005. Effect of low temperature exposure on oviposition behaviour and patch exploitation strategy in parasitic wasps. *Anim. Behav.* 70, 153–163. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.016>
- van Dijken, M.J., van Stratum, P., van Alphen, J.J.M., 1992. Recognition of individual-specific marked parasitized hosts by the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30, 77–82. <https://doi.org/10.1007/BF00173943>
- van Lenteren, J.C., Ruschioni, S., Romani, R., van Loon, J.J.A., Qiu, Y.T., Smid, H.M., Isidoro, N., Bin, F., 2007. Structure and electrophysiological responses of gustatory organs on the ovipositor of the parasitoid *Leptopilina heterotoma*. *Arthropod Struct. Dev.* 36, 271–276. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2007.02.001>
- Vinson, S.B., 1988. Physiological studies of parasitoids reveal new approaches to the biological control of insect pest.
- Vinson, S.B., 1976. Host Selection by Insect Parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21, 109–133. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.21.010176.000545>
- Vinson, S.B., Guillot, F.S., 1972. Host marking: Source of a substance that results in host discrimination in insect parasitoids. *Entomophaga* 17, 241–245. <https://doi.org/10.1007/BF02371134>
- Vinson, S.B., Hegazi, E.M., 1998. A possible mechanism for the physiological suppression of conspecific eggs and larvae following superparasitism by solitary endoparasitoids. *J. Insect Physiol.* 44, 703–712. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00003-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00003-1)
- Vinson, S.B., Mourad, A.K., 2000. The response of *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) larvae to conspecific competitors. Csiro Publishing.
- Visser, M.E., Luyckx, B., Nell, H.W., Boskamp, G.J. f., 1992. Adaptive superparasitism in solitary parasitoids: marking of parasitized hosts in relation to the pay-off from superparasitism. *Ecol. Entomol.* 17, 76–82. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1992.tb01042.x>
- Vollhardt, I.M.G., Tschardt, T., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., Thies, C., 2008. Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 126, 289–292. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.01.024>
- Wei, J.N., Bai, B.B., Yin, T.S., Wang, Y., Yang, Y., Zhao, L.H., Kuang, R.P., Xiang, R.J., 2005. Development and use of parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae & Aphelinidae) for biological control of aphids in China. *Biocontrol Sci. Technol.* 15, 533–551. <https://doi.org/10.1080/09583150500086961>
- Weisser, W.W., Völkl, W., 1997. Dispersal in the aphid parasitoid, *Lysiphlebus cardui* (Marshall) (Hym., Aphidiidae). *J. Appl. Entomol.* 121, 23–28. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1997.tb01365.x>
- Werren, J.H., 1980. Sex Ratio Adaptations to Local Mate Competition in a Parasitic Wasp. *Science* 208, 1157–1159. <https://doi.org/10.1126/science.208.4448.1157>
- Wyss, E., Villiger, M., Müller-Schärer, H., 1999. The potential of three native insect predators to control the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea*. *BioControl* 44, 171–182. <https://doi.org/10.1023/A:1009934214927>
- Yamada, Y.Y., Sugaura, K., 2003. Evidence for adaptive self-superparasitism in the dryinid parasitoid *Haplogonatopus atratus* when conspecifics are present. *Oikos* 103, 175–181. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12542.x>
- Zamani, A.A., Talebi, A., Fathipour, Y., Baniameri, V., 2007. Effect of Temperature on Life History of *Aphidius colemani* and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae),

- Two Parasitoids of *Aphis gossypii* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 36, 263–271. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-36.2.263>
- Zappalà, L., Hoy, M.A., 2004. Reproductive strategies and parasitization behavior of *Ageniaspis citricola*, a parasitoid of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella*. *Entomol. Exp. Appl.* 113, 135–143. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00218.x>
- Žikić, V., Tomanović, Ž., Ivanović, A., Kavallieratos, N.G., Starý, P., Stanisavljević, L.Ž., Rakhshani, E., 2009. Morphological Characterization of *Ephedrus persicae* Biotypes (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in the Palaearctic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102, 1–11. <https://doi.org/10.1603/008.102.0101>