
Étude de l'influence des basses températures sur la biologie et l'écologie comportementale du parasitoïde *Trechnites insidiosus*

Rotonda Mathys

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

Promoteur : Hance Thierry
Encadrante : Ferrais Louise

Année académique 2021-2022

Étude de l'influence des basses températures sur la biologie et l'écologie comportementale du parasitoïde *Trechnites insidiosus*

Présenté par Rotonda Mathys

En culture de poires, l'ennemi principal est le psylle (*Cacopsylla pyri*). Ce ravageur cause de gros dégâts au niveau des plants produisant ainsi une diminution du rendement fruitier. Actuellement, une technique de lutte biologique consiste en l'utilisation de guêpes parasitoïdes. Celles-ci peuvent contrôler les populations des ennemis en verger et diminuer les dégâts occasionnés. Contre l'espèce d'intérêt *C. pyri*, on retrouve notamment le parasitoïde *Trechnites insidiosus*. Cette espèce est encore très peu étudiée, mais pourrait s'avérer utile dans la lutte contre le psylle du poirier. En effet, l'apparition très précoce dans la saison posthivernale de cette guêpe parasitoïde laisse sous-entendre un intérêt non négligeable dans la régulation des populations de psylles. Néanmoins, les basses températures encore présentes à cette période pourraient être un frein aux activités de contrôle biologique du parasitoïde envers le psylle du poirier.

Dans le cadre de ce mémoire, deux expériences ont été réalisées. La première expérience était scindée en 2 parties. Tout d'abord, la première partie consistait à étudier l'influence des basses températures (8 °C, 10 °C, 15 °C et 20 °C) sur les comportements locomoteurs du parasitoïde *T. insidiosus* en absence de psylles. Ensuite, la deuxième partie consistait en l'étude de ces basses températures sur les comportements locomoteurs et de parasitisme en présence de psylles du poirier (*C. pyri*). Les comportements locomoteurs étudiés étaient la distance totale parcourue, le temps de mouvement total et la vitesse moyenne de déplacement. Les comportements de parasitisme étudiés étaient le nombre et la durée d'insertion d'ovipositeurs, de contacts antennaires, de nettoyage, de nourrissage sur psylles et enfin de méprise. Finalement, la deuxième expérience s'intéressait à l'influence de la température (10 °C et 20 °C) sur la charge en œufs du parasitoïde.

Les résultats de ces expériences ont montré des comportements de parasitisme intéressants à 20 °C.

En effet, les comportements d'insertion d'ovipositeurs et de contact d'antennaires ont montrés des résultats prometteurs et ce, dans des laps de temps assez courts. De plus, la vitesse de déplacement, les distances et les durées de déplacement ont également montré des résultats intéressants. En moyenne le parasitoïde s'est déplacé de 312 cm pendant 655 secondes pour une vitesse moyenne de 3,13 mm/s en absence de psylles. En présence de psylles, il s'est déplacé de 134 cm pendant 949 secondes pour une vitesse de 1,30 mm/s. En ce qui concerne les comportements de parasitisme, *T. insidiosus* a réalisé en moyenne, 7 contacts antennaires durant 4 secondes chacun, 3 insertions d'ovipositeurs d'une durée de 37 secondes chacune et 23 comportements de nettoyage pour une durée totale de 948 secondes. Néanmoins, les températures de 8 °C, 10 °C et 15 °C n'ont pas donné des résultats convaincants. En effet, à partir de 15 °C, une diminution nette d'efficacité dans l'ensemble des comportements de locomotion et de parasitisme du parasitoïde a été observée à mesure que la température diminuait, la distance parcourue, le temps en mouvement et la vitesse moyenne de déplacement diminuaient. Le nombre de réalisations de comportements de parasitisme diminuait dans son ensemble et la durée de ces comportements augmentait considérablement. En ce qui concerne l'influence du froid sur la charge en œuf de *T. insidiosus*, les résultats ont montré une diminution de 4 œufs à 10 °C par rapport aux 15 œufs de moyenne observés à 20 °C.

En conclusion, cette diminution radicale des comportements à partir de 15 °C et la perte de quelques œufs aux basses températures pourraient représenter un frein à l'utilisation de ce parasitoïde dans la lutte contre *C. pyri* à la sortie de l'hiver. Cependant, l'ensemble des expériences ont été réalisées en laboratoire dans des conditions très éloignées de ce que pourrait donner la réalité du terrain. En effet, d'autres facteurs abiotiques non négligeables tels que l'humidité, la photopériode, les micro-habitats, les rayonnements et les températures fluctuantes pourraient influencer positivement l'efficacité de ce parasitoïde. Le manque de stimulation dû à l'environnement artificiel dans lequel les parasitoïdes ont été disposés aurait pu produire un stress ou un désintérêt ayant pour conséquence une accentuation des effets que les basses températures ont provoqués sur le comportement de cette espèce.

Study of the influence of low temperatures on the biology and behavioural ecology of the parasitoid wasp *Trechnites insidiosus*

Presented by Rotonda Mathys

In pear production, the main enemy is the psyllid (*Cacopsylla pyri*). This pest causes severe damage to the plants, resulting in a decrease in fruit yield. Currently, a promising biological control technique consists in the use of parasitoid wasps. These can control pest populations in the orchard and reduce the damage caused. The parasitoid *Trechnites* can be used against the enemy of interest, *C. pyri*. This species is still poorly studied, but might be useful in the fight against the pear psyllid. Indeed, the very early appearance of this parasitoid wasp in the post-winter season suggests a significant interest in the regulation of psyllid populations. Nevertheless, the low temperatures still present at this period could be a hindrance to the biological control activities of the parasitoid towards the pear psyllid.

For the purpose of this master thesis, two experiments were carried out. The first experiment was divided into two parts. The first part consisted of studying the influence of low temperatures (8° C, 10 °C, 15 °C and 20 °C) on the locomotor behaviour of the parasitoid *T. insidiosus* in the absence of psyllids. The second part consisted in the study of these low temperatures on the locomotor and parasitism behaviours in the presence of pear psyllids (*C. pyri*). The locomotor behaviours studied were the total distance travelled, the total movement time and the average speed of movement. The parasitism behaviours studied were the number and duration of the ovipositor insertion, antenna contacts, grooming, feeding on psyllids and finally mistaking. Finally, the second experiment looked at the influence of temperature (10 °C and 20 °C) on the egg loads of the parasitoid.

The results of these experiments showed interesting parasitism behaviours at 20 °C. The ovipositor insertion and antenna contact behaviours showed promising results within a short period of time. In addition, movement speed, distances and travel times also showed interesting results. On average the parasitoid moved 312 cm for 655 seconds at an average speed of 3.13 mm/s in the absence of psyllids. In the presence of psyllids, it moved 134 cm in 949 seconds at a speed of 1.30 mm/s. Regarding predatory behaviour, *T. insidiosus* performed, on average per experiment, 7 antenna contacts lasting 4 seconds each, 3 ovipositor insertions lasting 37 seconds each and 23 cleaning behaviour for a total duration of 948 seconds. However, the temperatures of 15 °C, 10 °C and 8° C did not give convincing results. Indeed, from 15 °C onwards, a clear decrease in the efficiency of all locomotion and parasitism behaviours of the parasitoid was observed as the temperature decreased, the distance travelled, the time in motion and the average speed of movement decreased. The number of realisations of predatory behaviours decreased as a whole and the duration of these behaviours increased significantly. Regarding the influence of cold on the egg load of *T. insidiosus*, the results showed a decrease of 4 eggs compared to the average of 15 eggs observed at 20 °C.

In conclusion, this radical decrease in behaviour from 15 °C and the loss of some eggs at low temperatures could represent a brake on the use of this parasitoid in the control of *C. pyri* at the end of winter. However, all the experiments were carried out in the laboratory under conditions that are far removed from the reality of the field. Indeed, other important abiotic factors such as humidity, photoperiod, microhabitats, radiation and fluctuating temperatures could positively influence the efficiency of this parasitoid. The lack of stimulation due to the artificial environment in which the parasitoids were placed could have produced stress or disinterest resulting in an accentuation of the effects that low temperatures caused by the behaviour of this species.

Remerciements

Je tiens à remercier mon promoteur et professeur Thierry Hance pour m'avoir accepté et encadré au sein du laboratoire. Mes plus sincères remerciements sont évidemment pour Louise, mon encadrante, mon gourou, qui a toujours été présente pour moi lors de la réalisation de ce mémoire. Mais surtout, merci à toi pour ta gentillesse, ta personnalité et tous les moments géniaux qu'on a partagés.

Merci également à toute l'équipe du laboratoire et en particulier Seb, Pauline, et Benoit pour toutes les discussions incroyables sur la vie qu'on a pu avoir.

Merci évidemment à Guillaume pour tes bons conseils et le partage de tes connaissances avec passion sur la lutte biologique.

Merci à toi Chris pour l'année passée à partager des cafés et du rock à fond les ballons.

Je remercie forcément mes parents et Lison, comme tous les jours.

Enfin, je tiens à adresser beaucoup plus que des mercis à Justine et particulièrement à Duncan. Sans toi on ne serait sûrement pas arrivé à la fin de cette épreuve avec la même tête.

Merci

Table des matières

1. Introduction	7
2. État de l'art	8
2.1. Biologie du poirier	8
2.2. La culture du poirier	8
2.3. Maladies et ravageurs du poirier	9
2.4. <i>Cacopsylla pyri</i>	10
2.5. Méthodes de lutte	14
2.6. Prédateurs de <i>C. pyri</i>	17
2.7. Les parasitoïdes	18
2.8. <i>Trechnites insidiosus</i>	20
2.9. Biologie et écologie comportementale d'un parasitoïde	23
3. Intérêt et objectifs	31
4. Matériel et méthode générale	33
4.1. Élevages	33
4.1.1. Plante hôte	33
4.1.2. <i>Cacopsylla pyri</i>	33
4.1.3. <i>Trechnites insidiosus</i>	34
5. Expériences	35
5.2. Expérience 1 : Étude comportementale du parasitoïde <i>Trechnites insidiosus</i> selon 4 températures d'intérêts.	35
5.2.1. Objectif.....	35
5.2.2. Protocole.....	35
5.2.3. Statistique	40
5.2.4. Résultats : Étude comportementale du parasitoïde <i>Trechnites insidiosus</i> selon 4 températures d'intérêts	42
5.2.5. Discussion	57
5.3. Expérience 2 : Étude de l'influence des basses températures sur la charge en œufs du parasitoïde <i>Trechnites insidiosus</i>	64
5.3.1. Objectif.....	64
5.3.2. Protocole.....	65
5.3.3. Statistique	66
5.3.4. Résultats	67
5.3.5. Discussion	68

5.4. Expérience 3 : Étude du comportement de diapause chez le parasitoïde <i>Trechmites insidiosus</i>	71
5.4.1. Objectif.....	71
5.4.2. Protocole.....	72
5.4.3. Résultats	73
5.4.4. Discussion	73
6. Conclusion	74
7. Bibliographie	76

1. Introduction

Le poirier (*Pyrus communis*) fait partie des fruits les plus fréquemment rencontrés en arboriculture. En effet, en Europe, il occupe la deuxième place avec une production annuelle de 3 millions de tonnes (FAO, 2019). Cependant, fournir un rendement aussi conséquent nécessite l'emploi de techniques de production intensive. De plus, la présence de ravageurs influence la qualité et la productivité des récoltes. Traditionnellement, la lutte contre ces nuisibles se réalise au moyen de produits phytopharmaceutiques chimiques. L'un des défis agronomiques majeurs de notre époque est de pouvoir limiter au maximum la quantité de ces produits. Dans cette optique, la directive 2009/128/EC vise à concilier le développement durable et l'utilisation de pesticides. Celle-ci souligne l'intérêt d'avoir recours au biocontrôle dans le cadre d'une lutte intégrée.

En culture de poires, l'ennemi principal est le psylle (*Cacopsylla pyri*). Ce ravageur cause de gros dégâts au niveau des plants produisant ainsi une diminution du rendement fruitier. Actuellement, une technique de lutte biologique consiste en l'utilisation de guêpes parasitoïdes. Celles-ci peuvent contrôler les populations des ennemis en verger et diminuer les dégâts occasionnés. Contre l'espèce d'intérêt *C. pyri*, on retrouve notamment le parasitoïde *Trechnites insidiosus*. Cette espèce est encore très peu étudiée, mais pourrait s'avérer utile dans la lutte contre le psylle du poirier. En effet, l'apparition très précoce dans la saison posthivernale de cette guêpe parasitoïde laisse sous-entendre un intérêt non négligeable dans la régulation des populations de psylles.

Néanmoins, son apparition en début de saison laisse émerger des questions concernant les possibles effets des basses températures post-hivernales sur la biologie et les comportements de parasitisme de ce parasitoïde. En effet, la réalisation de ces comportements est primordiale pour que cette espèce réalise un contrôle optimal des populations. Or, certaines études ont pu mettre en évidence divers effets néfastes des basses températures sur les comportements de parasitisme et de prédation sur les hôtes. De plus, *T. insidiosus* semblerait être synovigénique. Cela signifie que la femelle possède une charge en œuf faible à l'émergence, mais qu'elle en produit tout au long de sa vie (Le Goff *et al.*, 2020). Un effet de la température sur le taux de production des œufs des femelles de parasitoïdes serait contraignant dans le cadre d'un biocontrôle. En finalité, l'objectif ciblé par ce mémoire vise à étudier l'effet des basses températures sur la biologie et le comportement de parasitisme d'une guêpe parasitoïde, *Trechnites insidiosus*, susceptible de produire une efficacité en protection de poiriers.

2. État de l'art

2.1. Biologie du poirier

Le poirier commun (*Pyrus communis* L.) est un arbre fruitier des régions tempérées appartenant à la famille des Rosacea. *P. communis* est originaire de l'Asie (Silva *et al.*, 2014). De nos jours, on trouve cet arbre fruitier sur l'ensemble des continents. Les haies, les basses montagnes et les plaines forment son milieu naturel. En ce qui concerne l'écologie du poirier, les sols argileux, drainés et non salins permettent une croissance adéquate pour cette espèce. Ses faibles exigences en termes de climat font de lui un arbre cosmopolite (Tela Botanica, 2020). Ses fleurs sont glabres et mesurent entre 25 à 30 mm de diamètre. Dans la majeure partie des cas, cette espèce est auto-incompatible et la fécondation a lieu par croisement de 2 variétés. Les fleurs sont regroupées en inflorescences formant des corymbes de 5 fleurs possédant toutes 5 pétales, 5 sépales et 20 étamines (Fayet, 2016). La période de floraison se déroule du mois d'avril jusqu'à mai alors que la maturation du fruit débute en septembre (Tela Botanica, 2020).

2.2. La culture du poirier

Le poirier peut être cultivé sous une large de gamme de températures. Comme mentionné précédemment, son seuil de température est assez large puisqu'il peut tolérer -26 °C lors de sa phase de dormance et plus de 40 °C pendant sa croissance. (Verma, 2014). Actuellement, on compte pas moins de 2000 variétés de *Pyrus communis* dans le monde (Fayet, 2016). En Europe, les plus utilisées sont : Williams Bon-Chrétien ; Beurré Bosc ; Conférence ; Concorde ; Abaté Fétel et Doyenné du Comice (Verma, 2014). Comme un grand nombre d'arbres fruitiers, la culture du poirier se fait par utilisation de porte-greffe ou sous-culture *in vitro*. Ce sont les espèces *Pyrus pashia* et *Pyrus serotina* qui sont majoritairement utilisées pour cette technique (Verma, 2014).

La profondeur idéale de sol pour un rendement fruitier de qualité est de 180 cm par pied. Il faut en moyenne 1200 heures de vernalisation à 7 °C pour obtenir une bonne floraison. En ce qui concerne la pollinisation, elle est principalement réalisée par les insectes pollinisateurs. En arboriculture, c'est principalement des hyménoptères tels que *Apis mellifera* qui permettent une pollinisation efficace des arbres fruitiers. Une étude réalisée par Hünicken *et al.*, (2020) a mis en évidence l'importance des pollinisateurs sur la nouaison des fleurs du poirier.

2.2.1 Intérêt économique du poirier

La culture du poirier occupe une place prépondérante dans l'agro-industrie. En effet, selon la FAO, la production moyenne mondiale en 2019 s'élevait à 24 millions de tonnes pour

une superficie totale récoltée de 1,4 million d'hectares (FAO, 2019). En ce qui concerne l'Europe, elle occupe la deuxième place en termes de producteur avec une production moyenne de 3 millions de tonnes par an. En comparaison, la Chine en produit plus de 14 millions de tonnes (FAO, 2019).

Finalement, la Belgique se place dans les 10 plus gros producteurs mondiaux en occupant la dernière place juste après la République de Corée (FAO, 2019). Concernant les rendements moyens, on note en moyenne une production de 330 000 tonnes pour une exportation de 314 000 tonnes. La Belgique possède donc une place primordiale dans le commerce mondial de poires (FAO, 2019).

2.3. Maladies et ravageurs du poirier

La demande massive en poires à travers le monde force une grosse partie des arboriculteurs à travailler de manière intensive. Ces méthodes d'arboriculture conventionnelle ont pour conséquence de perturber, dégrader et fragiliser fortement l'agroécosystème (Marini *et al.*, 2012). L'un des effets majeurs de cette fragilisation est l'augmentation des ravageurs et des maladies de la culture mise en place. En effet, les communautés d'invertébrés ravageurs et de microorganismes nuisibles interagissant avec un poirier sont fort variées (Gut, 1985).

En ce qui concerne ces ravageurs, divers taxa sont problématiques. L'acarien phytophage *Tetranychus urticae* (Koch) est capable de causer des dégâts importants. *T. urticae* se nourrit principalement à la surface des feuilles au niveau du parenchyme lacuneux et palissadique pour consommer l'intérieur des cellules du mésophylle. Les conséquences peuvent s'observer au niveau du taux de photosynthèse, de la teneur en chlorophylle et du brunissement des feuilles (Park & Lee, 2012).

La superfamille des cochenilles pose également beaucoup de problèmes en arboriculture. La possibilité de parasiter plusieurs espèces d'arbres fruitiers fait de la cochenille un ravageur prépondérant. Citons par exemple la cochenille rouge du poirier (*Epidiaspis leperii* Signoret) qui cause dans un premier temps de gros dégâts au niveau des troncs et des racines. Les conséquences de ce ravageur s'observent également sur le poids et le volume du fruit (Ephytia, 2018). Le pou de Son José (*Diaspidiotus perniciosus* Comstock) est également un ravageur important des cultures. Cette cochenille peut se trouver sur pas moins de 150 espèces végétales. Une grosse partie de l'arbre peut être affectée puisque les organes touchés sont le tronc, les branches, les feuilles et les fruits (Ephytia, 2018).

Les Hémiptères sont également un ordre contenant une grosse partie des ravageurs du poirier. En effet, les pucerons sont connus pour causer de gros dégâts sur un nombre important de cultures. Le puceron du poirier (*Dysaphis pyri* Boyer de Fonscolombe) engendre un jaunissement des feuilles et peut également amener la formation de pseudo-galles induisant une diminution du rendement fruitier (Athlian *et al.*, 2017).

D'autres ordres comme celui des Thysanoptères sont également problématiques en arboriculture. Le thrips du poirier (*Taeniothrips inconsequens* Uzel) se nourrit des cellules épidermiques du mésophylle causant de grandes pertes en sucre dans la sève élaborée (Kolb *et al.*, 1992). L'ordre des Lépidoptères peut également faire pression sur les rendements fruitiers puisque le carpocapse (*Cydia pomonella* L.) peut induire des diminutions de rendements de 80 % si ce ravageur n'est pas maîtrisé dans les temps. Les dégâts sont réalisés par la larve lorsque celle-ci creuse des galeries dans les fruits, les rendant impropres à la consommation (Brahim & Lombarkia, 2017). En ce qui concerne les Diptères, certaines espèces de cécidomyies telles que *Contarinia pirivora* (Riley) ou *Dasineura pyri* (Bouche) peuvent attaquer les jeunes feuilles de poirier et ainsi empêcher un débourrement complet de la feuille induisant ensuite des problèmes de croissance du plant concerné. Les larves de cécidomyies s'attaquent principalement au fruit en se nourrissant des tissus à l'intérieur de l'endocarpe (Gratwick, 1992). Certaines larves de coléoptères de la famille des Buprestidae peuvent parfois causer des dégâts au niveau du bois en creusant des galeries (Mijušković, 1974).

Finalement, le poirier peut également être exposé à différentes maladies bactériennes et cryptogamiques. L'ascomycète *Venturia pirina* est responsable de la tavelure du poirier causant principalement des taches brunâtres au niveau des organes foliacés et sur le fruit. L'oïdium (*Podosphaera leucotricha*) est également un ascomycète pathogène du poirier. Il provoque une croissance foliaire très faible et inachevée ayant pour conséquence la diminution du rendement en fruit. Enfin, la bactérie *Erwinia amylovora* est responsable du feu bactérien. C'est la maladie bactérienne considérée comme la plus dangereuse pour les arbres fruitiers à pépins. Comme son nom l'indique, les dégâts causés par ce microorganisme sont similaires à des brûlures. Les feuilles se dessèchent et deviennent noires. C'est rapidement les branches puis l'entièreté de l'arbre qui sont atteintes (CRAW, 2021).

2.4. *Cacopsylla pyri*

Outre l'ensemble des ravageurs cités précédemment, le plus dommageable pour la culture du poirier reste le psylle. Une étude réalisée en 1984 recensait déjà à cette époque pas moins de 17 ravageurs du genre *Psylla* se nourrissant sur le poirier (Hodkinson, 1984). Les

3 espèces du genre *Cacopsylla* les plus abondantes au niveau des vergers européens sont *Cacopsylla pyricola*, *C. pyrisuga* et *C. pyri*. Ce dernier est actuellement considéré comme l'espèce la plus problématique (Civolani, 2012). C'est pour cette raison que ce ravageur sera étudié en détail dans ce travail.

2.4.1. Biologie et cycle de développement

Cacopsylla pyri L. est un Hémiptère du sous-ordre des Sternorrhynques appartenant à la famille de Psylloidea. Cette espèce se trouve principalement sur le poirier dont il est l'ennemi numéro 1, mais peut accessoirement se trouver sur le cognassier et le pommier (Ephytia, 2021). Il possède un cycle de vie subdivisé en 5 stades larvaires et 2 formes adultes relatives aux saisons (voir figure 1). En effet, on note la présence du phénotype estival « typica » arborant des teintes claires et une plus petite taille tandis que la forme hivernale « simulans » est de nature plus foncée et mesure entre 2,7 à 3,0 mm (Kheder & Jerraya, 2001). Cette espèce présente un nombre de générations annuelles pouvant aller de 4 à 6. Les adultes passent l'hiver sous la forme hivernale en rentrant en diapause reproductive. Cette diapause se passe généralement en dehors du verger sur d'autres plantes hôtes, mais le poirier peut néanmoins en faire partie. Une étude réalisée par Burckhardt *et al.*, (2014) a mis en évidence que *C. pyri* pouvait quitter le verger à la fin de l'automne pour passer la saison hivernale entre autres sur des conifères. Horton *et al.*, (1994) ont montré que des facteurs comme l'humidité et la température pouvaient influencer le taux de dispersion de la forme hivernale du psylle. En automne, lorsque les conditions sont humides et fraîches, on observe une diminution de *C. pyri* en dehors des vergers (Horton *et al.*, 1994). À la fin de l'hiver, le psylle revient en verger pour pondre sur son hôte de prédilection, le poirier. C'est principalement le changement photopériodique et l'augmentation des températures qui vont provoquer la sortie en diapause de l'insecte. Une particularité est que cette sortie de diapause coïncide avec la phénologie du poirier. En effet, l'activité du psylle reprend légèrement avant le débourrement des bourgeons (Stuart *et al.*, 1989).

En ce qui concerne la reproduction, des études ont pu montrer que la femelle adulte *C. pyri* émettait des molécules volatiles dans le but d'attirer les mâles pour l'accouplement (Horton, 2008). Ces molécules sont principalement émises à partir de bourgeons de poirier infestés par la femelle, mais l'attrance peut également se réaliser en absence d'hôte (Horton, 2008). Lorsque la reproduction a eu lieu, la femelle produit des œufs fertiles qu'elle va pondre sur les bourgeons en fin de dormance ou au tout début de leur développement. Horton (1990) a pu mettre en évidence que les femelles ont tendance à déposer leur ponte sous le bourgeon terminal. Néanmoins, il souligne l'évolution des emplacements préférentiels de ponte en fonction de la phénologie (Horton, 1990). En effet, au cours de la saison, le choix des femelles se portera vers les bourgeons subterminaux. Au cours de son étude, Horton a également pu mettre en avant l'influence de l'emplacement des œufs sur le taux de survie de ceux-ci. Les œufs se trouvant directement sur les bourgeons présentaient un taux de mortalité supérieur à ceux déposés sous les bourgeons (Horton, 1990). Chaque femelle fécondée peut pondre entre 400 et 600 œufs par paquets de 6 à 10. Un œuf de psylle mesure environs 0,3 x 0,1 mm et éclot entre 6 à 25 jours après la ponte. Cette variation est due aux variations de température. L'optimum requis pour un développement optimal et rapide se situe entre 21 et 27 °C (Horton, 1999).

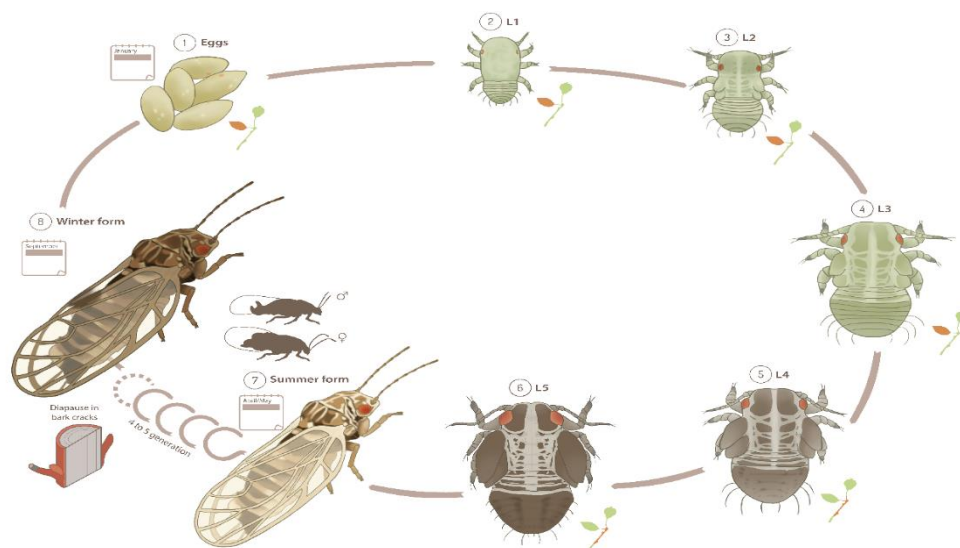


Figure 1 Cycle de développement de *C. pyri* (Goyens Morgane, 2021)

2.4.2. Dégâts sur la culture

Comme la majeure partie des Sternorrhynques, le psylle du poirier se nourrit de sève qu'il prélève avec son stylet (Gullan & Martin, 2009). La particularité des insectes de ce groupe vient du fait que ce stylet provient de maxillaires modifiées. On observe la formation de

2 canaux par l'emboîtement de 2 stylets. Cet organe leur permet de sonder les tissus végétaux et de prélever les nutriments dont ils ont besoin. Le prélèvement de la sève se déroule dans le phloème après avoir passé les cellules du mésophylle. Le mode de prélèvement et la salive que cette espèce rejette causent des dégâts aux cellules végétales adjacentes à la pointe du stylet (Gullan & Martin, 2009 ; Forbes, 2019).

Concernant les dommages engendrés par *C. pyri*, Civolani (2019) les classe en 2 catégories. La première englobe les dommages directement occasionnés par le psylle. Cela concerne la diminution du rendement des poiriers par l'absorption des nutriments de la plante en grande quantité. Enfin, les dommages indirects sont dus à la quantité importante de miellat que peut produire le psylle lorsqu'il se nourrit de sève. Cette substance est un produit issu de la digestion du psylle et est rejetée par le tube anal sous forme de gouttelettes (Civolani, 2019). Le premier problème lié au miellat est l'apparition de fumagine. La fumagine est une maladie cryptogamique générique qui comprend différents ascomycètes tels que le genre *Cladosporium* ou encore *Aureobasidium*. Ces champignons se nourrissent du miellat déposé sur les feuilles et les fruits des arbres et sont perceptibles par la large couche de matière noire qu'ils y déposent. Ces pathogènes diminuent le taux de photosynthèse de la plante et conduisent à une diminution du rendement, de plus, ils rendent également les fruits impropres à la consommation par leur aspect noirâtre (Nelson, 2008 ; Civolani, 2012).

Un autre dommage non négligeable engendré par l'intermédiaire du psylle est la transmission de phytoplasmes. Les phytoplasmes sont des bactéries transmises dans la plante par le psylle lorsqu'il se nourrit dans la sève élaborée. L'ensemble de ces bactéries appartiennent à la classe des Mollicutes. Leur mécanisme de transmission est dit persistant. En effet, elles passent une grosse partie de leur cycle de vie dans le corps du psylle et finiront dans les glandes salivaires de ce dernier. Le phytoplasme sera transmis dans un plant lorsque l'insecte y plantera son stylet et produira de la salive. Les symptômes et les dommages engendrés par ces bactéries sur le poirier se traduisent par un brunissement précoce des feuilles et une diminution de croissance pouvant entraîner la mort de celui-ci (Carraro *et al.*, 1998 ; Civolani, 2012). En ce qui concerne la résistance des plants de poirier à ces bactéries, certaines études ont mis en évidence que l'utilisation de porte-greffe de variétés particulières pouvait diminuer le taux d'infestation des phytoplasmes (Baeur, 1960 ; Civolani, 2012).

2.5. Méthodes de lutte

2.5.1. Lutte classique

Traditionnellement, la méthode de lutte la plus utilisée en arboriculture fruitière reste l'utilisation de produits phytopharmaceutiques. En ce qui concerne la lutte contre *C. pyri*, ce sont les matières actives comme l'abamectine, l'amitraz, la kaoline et le Thiocyclam-hydrogenoxalate qui sont le plus fréquemment rencontrées (Hohn *et al.*, 2007). Anciennement, les composés à base de pyréthrinoides, de colorants nitrés et d'organophosphates montraient une efficacité non négligeable sur les populations de psylles. Malheureusement, l'utilisation récurrente de ces composés a provoqué l'apparition de phénomènes de résistance chez *C. pyri*.

Les premiers signes de diminution d'efficacité des produits phytosanitaires chez *C. pyri* datent des années soixante (Harries & Burts, 1959 ; Harries & Burts, 1965). Des études ont pu mettre en évidence que la résistance de la forme estivale du psylle à certaines molécules pouvait provenir d'une augmentation d'activité chez des enzymes telles que le cytochrome P-450 monooxygénase, l'estérase et la glutathion transférase (Van Den Baan & Croft, 1991). De plus, les capacités de résistances sont présentes du stade larvaire jusqu'à l'imago, ce qui rend la lutte contre ce nuisible beaucoup plus complexe (Buès *et al.*, 2003 ; šek Kocourek & Stará, 2006). Actuellement, les composés nitrés ont été retirés du commerce. Ce retrait couplé à une résistance de plus en plus importante aux pyréthrinoides utilisés pour les derniers stades du psylle rend la lutte post-hivernale plus compliquée (Buès *et al.*, 2003).

À ce jour, les molécules actives principalement rencontrées en arboriculture dans la lutte contre *C. pyri* sont la kaoline, le bicarbonate de potassium, le spinétorame, le spiroticlofène et l'abamectine (Perren *et al.*, 2021). Néanmoins, les 3 dernières molécules ont montré des effets délétères sur certains pollinisateurs (Tomé *et al.*, 2015 ; Aljedani, 2017 ; Perren *et al.*, 2021). De plus, la quantité importante de traitements phytosanitaires saisonniers dans la lutte contre le psylle du poirier diminue la qualité de l'agroécosystème présent. Ceci induit une diminution des prédateurs naturels des ennemis de la culture du poirier.

Finalement, les études actuelles ont également mis en évidence que la santé humaine n'était pas épargnée par un contact régulier aux produits phytosanitaires. À titre d'exemple, une exposition chronique aux molécules telles que les organophosphates peut induire des dommages neuronaux, des cancers, une diminution du système immunitaire et également des effets allergisants persistants (Grewal, 2017).

2.5.2. Protection intégrée des cultures

Les dégâts engendrés par les molécules de synthèses sur les pollinisateurs, les ennemis naturels, la santé publique et l'environnement dans sa globalité ont amené à repenser les méthodes de lutttes contre les ravageurs. C'est dans cette optique qu'est apparu le concept de lutte intégrée. Aujourd'hui, l'application d'une stratégie de lutte intégrée est une obligation légale. Elle se définit comme étant « *la prise en considération attentive de toutes les méthodes de protection des plantes disponibles et, par conséquent, l'intégration des mesures appropriées qui découragent le développement des populations d'organismes nuisibles et maintiennent le recours aux produits phytopharmaceutiques et à d'autres types d'interventions à des niveaux justifiés des points de vue économiques et environnementaux, et réduisent ou limitent au maximum les risques pour la santé humaine et l'environnement. La lutte intégrée contre les ennemis des cultures privilégie la croissance de cultures saines en veillant à perturber le moins possible les agroécosystèmes et encourage les mécanismes naturels de lutte contre les ennemis des cultures* » (128/2009/CE).

Selon Chandler *et al.*, (2011), les actions préconisées pour la réalisation d'une lutte intégrée sont :

1. L'utilisation de pratiques culturales comme la rotation afin de réduire les risques de résistances chez le pathogène de la culture.
2. Favoriser les méthodes physiques comme le désherbage, le binage ou toute autre action plutôt que l'utilisation d'herbicide.
3. Une utilisation la plus spécifique et raisonnée possible de produits phytosanitaires chimiques. Ceux-ci doivent être les moins généralistes possibles.
4. L'utilisation de biocides ou substances chimiques naturelles.
5. Se fier à des mécanismes de préventions afin d'éviter une utilisation de produits phytopharmaceutiques non nécessaire.
6. Préconiser des méthodes de biocontrôle pour la lutte contre les nuisibles.

2.5.3. Lutte biologique

Chandler *et al.*, (2011) mettent en avant l'application de méthodes de biocontrôle pour la réalisation d'une lutte intégrée. La lutte biologique ou le biocontrôle peut se définir comme « *toute forme d'utilisation d'organismes vivants ayant pour but de limiter la pullulation et/ou la nocivité des divers ennemis des cultures* » (Jourdeuil *et al.*, 1991). Cette définition est assez vaste puisqu'elle regroupe plus précisément un ensemble de notions complexes, de molécules et d'organismes pouvant être utilisés. En effet, ce qu'on appelle les agents de biocontrôle (BCA)

peuvent être classés en deux grands groupes : les agents de biocontrôle « macrobiens (IBCA) » et les « microbiens (MBCA) » (Eilenberg *et al.*, 2001).

Traditionnellement, on retrouve 3 méthodes de lutte biologique :

1. La lutte classique : La lutte par introduction ou lutte classique tente de réduire les dommages causés aux cultures par un ravageur exotique ou non en introduisant artificiellement des organismes (insectes, virus, bactéries, nématodes et champignons) n'appartenant pas à l'environnement à protéger (Eilenberg *et al.*, 2001 ; Durand, 2018). Durand souligne également le fait que dans certains cas, les organismes exotiques utilisés peuvent nuire aux espèces indigènes présentes dans la culture. De plus, il souligne l'effet temporaire et périodique de la méthode de lutte par introduction.
2. La lutte par conservation : Elle consiste à influencer et modifier l'environnement pour conserver ou augmenter les ennemis naturels des ravageurs (Eilenberg *et al.*, 2001). Contrairement à la méthode classique, elle se démarque par la pérennité du système à mettre en place. Les résultats fixés sont à envisager dans une perspective à moyen long terme. En effet, l'établissement stable des populations d'ennemis naturels peut prendre du temps. Cette méthode se veut extrêmement respectueuse des écosystèmes et préconise une diminution importante des produits phytopharmaceutiques (Durand, 2018). Finalement, elle préconise la mise en place de refuge au sein ou autour de la culture pour favoriser le transfert des ennemis naturels des ravageurs (Eilenberg *et al.*, 2001).
3. La lutte par augmentation :
 - a) La stratégie d'inondation : Elle consiste en la réalisation d'un lâcher d'organismes dans un but de lutte biologique contre un ou plusieurs ravageurs (Crump *et al.*, 1999 ; Eilenberg *et al.*, 2001). La particularité de cette stratégie réside dans le fait que la réussite de la lutte prend en compte les individus libérés et non leur potentielle descendance. Ici, l'accent doit être mis sur la manière dont l'inondation est réalisée. La formulation, le stockage et l'application des individus sont les critères sensibles de cette stratégie (Eilenberg *et al.*, 2001). L'utilisation de *Bacillus thuringiensis* contre divers insectes est un parfait exemple de l'inondation. Des spores bactériennes sont lâchées dans divers endroits dans le but d'une efficacité rapide sans reprise de future génération (Eilenberg *et al.*, 2001).

- b) La stratégie d'inoculation : Cette stratégie est fort semblable à l'inondation. Les grandes différences entre les deux résident dans la durée du traitement et la charge de l'inoculum de départ. En effet, l'objectif consiste à utiliser peu d'individus et réaliser une multiplication de l'inoculum sur plusieurs générations pour avoir un effet sur une plus longue durée et minimiser les coûts lorsque cela est possible (Eilenberg *et al.*, 2001 ; Durand, 2018).

2.6. Prédateurs de *C. pyri*

L'utilisation des principes de la lutte intégrée en arboriculture dans un objectif de diminution des populations de psylles est une alternative courante et prometteuse. En effet, ces pratiques visent à diminuer l'utilisation des produits phytosanitaires tout en optimisant les rendements. De manière générale, l'accent est mis sur la conservation ou l'augmentation des prédateurs naturels de ce ravageur. Il est possible de retrouver ces méthodes de lutte contre un grand nombre de Psylloidea. À titre d'exemple, le névroptère *Chrysoperla carnea* (Stephens) est un prédateur naturel ayant montré de bons résultats dans la lutte contre le psylle de l'olivier *Euphyllura olivina* (Costa) (Zouiten & El Hadrami, 2001). L'utilisation de coléoptère comme *Curinus coeruleus* (Mulsant) pour lutter contre le psylle du *Leucaena* à la Réunion met également en avant l'utilisation courante d'ennemis naturels (Vandeschricke *et al.*, 1992).

En ce qui concerne la lutte biologique contre l'ennemi d'intérêt dans le cadre de ce travail, le prédateur ayant montré le plus d'efficacité contre *C. Pyri* est actuellement *Anthocoris nemoralis* (Fabricius) (Heteroptera: Anthocoridae). C'est un prédateur généraliste qui se nourrit également d'autres nuisibles tel que les pucerons et les acariens (Emami *et al.*, 2014). Malheureusement, des études ont mis en évidence que cette espèce n'arrive que trop tardivement sur la saison de culture (Shaltiel & Coll, 2004). Son apparition vers la fin du mois de mai ne permet pas un contrôle suffisant des populations de psylles sortant de diapause vers le mois de février. De plus, Shaltiel and Coll (2004) souligne le fait que son taux de reproduction sur poirier est beaucoup plus bas que sur le nerprun alaterne (*Rhamnus alaternus*), le pistachier (*Pistachia sp.*) ou encore le laurier (*Laurus nobilis*). Une solution envisageable pourrait être de planter des nerpruns à proximité des cultures de poiriers pour augmenter le niveau de contrôle biologique de *A. nemoralis* (Shaltiel & Coll, 2004). Dans une moindre mesure, il est également possible d'observer de la prédation sur *C. pyri* par d'autres familles tel que les Coccinellidae, les Forficulidae et les Myridae (Erler, 2004). Toujours dans une optique de lutte intégrée, une étude menée par Rieux *et al.*, (1999) montrait également l'importance de placer des haies et du

lierre à proximité du verger pour héberger les prédateurs naturels cités précédemment (Rieux *et al.*, 1999).

2.7. Les parasitoïdes

Finalement, une technique très intéressante en lutte biologique consiste à utiliser une catégorie précise de prédateurs naturels appelés parasitoïdes. Un parasitoïde est un organisme qui accomplit son développement au détriment d'un autre individu appelé hôte. Si ce développement se déroule sur l'hôte, le terme ectoparasitoïde est employé. Dans le cas où la descendance se développe au sein de l'hôte, l'organisme sera alors appelé un endoparasitoïde. L'une des particularités du cycle de vie d'un parasitoïde est la mise à mort inévitable de son hôte. Si cette mort ou une paralysie interviennent avant la ponte des œufs du parasitoïde, ce dernier est un idiobionte. Par contre, si la mise à mort se déroule à la fin du développement du parasitoïde, on utilisera le terme koinobionte (Waage & Greathead, 1986 ; Eggleton & Gaston, 1990).

L'utilisation de parasitoïdes en lutte biologique est une alternative prometteuse à l'utilisation de pesticides. C'est une pratique courante observée dans diverses cultures. Elle est mise en place notamment contre *Aphis fabae* (Scopoli), *Myzus persicae* (Sulzer), *Aphis idaei* (Van der goot) ou encore *Aphis forbesi* (Weed). À titre d'exemple, des parasitoïdes tels *Aphidius matricariae* (Haliday), *Aphidius colemani* (Viereck) et *Aphelinus abdominalis* (Dalman) sont couramment utilisés et commercialisés par certaines firmes spécialisées en lutte biologique (Viridaxis, 2021, Hance *et al.*, 2017).

2.7.1. Les parasitoïdes en culture de poirier

La réalisation d'une méthode de lutte biologique via des parasitoïdes est également envisageable contre le psylle du poirier. Certaines études ont pu mettre en évidence la présence d'hyménoptères parasitoïdes de *C. pyri* dans les vergers de poirier (Armand *et al.*, 1999 ; Alston & Murray, 2007 ; DuPont & Strohm, 2020 ; Le Goff *et al.*, 2020). Les espèces retrouvées étaient principalement *Trechnites insidiosus* (Crawford) (Hymenoptera: Encyrtidae) et *Prionomitus mitratus* (Dalman) (Hymenoptera: Encyrtidae). La présence d'hyperparasitisme par les espèces *Syrphophagus mamitusa* (Walker) (Hymenoptera: Encyrtidae) et *Pachyneuron muscarum* (Linnaeus) (Hymenoptera: Pteromalidae) a également été démontrée. L'hyperparasitisme est un terme utilisé lorsqu'une espèce de parasitoïde en parasite une seconde. De manière plus épisodique, il est également possible d'observer des hyperparasitoïdes tels que *Pachyneuron aphidis* (Bouché) (Hymenoptera: Pteromalidae), *Dendrocercus psyllarum* (Dessart)

(Hymenoptera: Megaspilidae) et *Dilyta subclavata* (Förster) (Hymenoptera: Figitidae) (Armand *et al.*, 1999).

Finalement, le parasitisme des populations de *C. pyri* possède 2 caractéristiques importantes. Premièrement, l'ensemble des parasitoïdes s'attaquent aux larves des derniers stades (L3, L4). Cet élément est important puisque cela signifie que la population ciblée correspond aux individus ayant échappé à toutes les autres pressions de mortalité. Deuxièmement, les parasitoïdes liés à *C. pyri* sont capables de réaliser un parasitisme précoce sur la première génération de psylle post-hivernale. Cela permet une diminution des premiers adultes reproducteurs et donc d'impacter la dynamique de population du psylle du poirier (Armand *et al.*, 1999).

Sur l'ensemble des parasitoïdes du psylle du poirier mentionnés précédemment, le plus prometteur semble être *Trechmites insidiosus* (Hymenoptera: Encyrtidae) (Tougeron *et al.*, 2021). En effet cette guêpe parasitoïde avait déjà été étudiée en Amérique dans des cultures de poiriers et avait montré des résultats non satisfaisants contre les populations de psylles dus à l'influence d'hyperparasitisme et de divers pesticides (Westigard *et al.*, 1968). Plus récemment, une étude réalisée à Washington dans des essais de vergers biologiques a pu mettre en évidence un taux de parasitisme par *T. insidiosus* de 50 % (DuPont & Strohm, 2020). D'autres recherches ont également mis en évidence des taux de parasitisme fluctuant entre 30 et 100 % selon la région (Jaworska *et al.*, 1998 ; Erler, 2004b ; Bufaur *et al.*, 2010 ; Oudeh *et al.*, 2013 ; Le Goff *et al.*, 2020). Finalement, l'activité assez précoce dans la saison de *T. insidiosus* est une caractéristique essentielle dans le contrôle de la première génération de psylle. L'ensemble de ces éléments pourrait faire de *T. insidiosus* un agent de contrôle biologique efficace contre *C. pyri*. Néanmoins, cette espèce est encore très peu connue et son utilisation en biocontrôle nécessite des recherches approfondies. C'est justement en partie pour cette raison que le projet PROVERBIO a vu le jour.

Le projet PROVERBIO (<http://proverbio-interreg.eu>) a pour objectif d'apporter des alternatives originales et respectueuses de l'environnement dans un cadre de protection intégrée des vergers. Dans ce sens, il vise une diminution de l'utilisation des pesticides pour lutter contre les ravageurs des cultures fruitières dominantes : le puceron cendré du pommier (*Dysaphis plantaginea* Passerini), le psylle du poirier (*Cacopsylla pyri*) et les pucerons des fraisiers (*Chaetosiphon fragaefolii* Cockerell). L'alternative ciblée est l'utilisation d'insectes parasitoïdes étant adaptés à nos régions tempérées. Ce projet a également pour but d'étudier l'impact des facteurs abiotiques comme par exemple le climat, mais également l'influence de

la dispersion sur la qualité de la lutte biologique. Finalement, PROVERBIO permet également le partage de compétences entre les chercheurs et les arboriculteurs. Il s'inscrit dans le cadre du programme européen INTERREG qui vise à promouvoir la coopération entre différentes régions européennes (Wallonie ; Flandre et Hauts-de-France) dans divers domaines d'expertises. Ce mémoire se déroulant dans le cadre de ce projet et est axé sur l'étude biologique et comportementale du parasitoïde de psylles du poirier *Trechnites insidiosus*.

2.8. *Trechnites insidiosus*

2.8.1. Classification et répartition

Le genre *Trechnites* fait partie de l'ordre des Hyménoptères et de la famille des Encyrtidae. Il contient 21 espèces ayant été trouvées en Inde, en Afrique, au Costa Rica et dans les régions paléarctiques. En Europe, 5 espèces de parasitoïdes du genre *Trechnites* sont référencées dont *T. insidiosus* (Guerrieri & Noyes, 2009). Ce parasitoïde possède différentes appellations selon les régions et les chercheurs l'ayant étudié. Traditionnellement, c'est sous le nom de *Trechnites insidiosus* (Crawford) que ce parasitoïde est référencé (voir figure 2). Néanmoins, une étude menée par Guerrieri et Noyes en 2009 propose *Trechnites psyllae* (Ruschka) comme nouvelle dénomination (Guerrieri & Noyes, 2009).

2.8.2. Cycle de développement

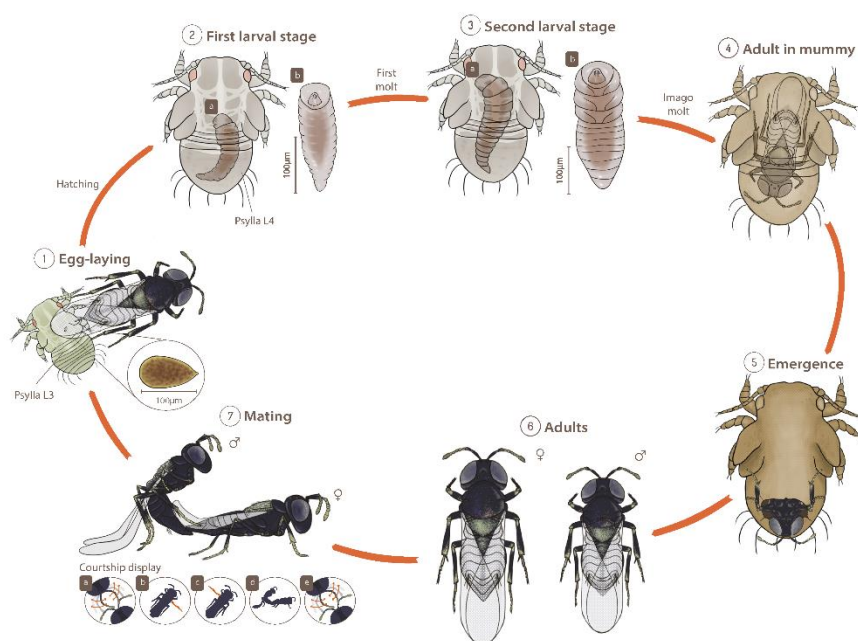


Figure 2 cycle de développement de *T. insidiosus* (Goyens Morgane, 2021)

Comme pour la majeure partie des parasitoïdes, le cycle de développement de *T. insidiosus* est extrêmement dépendant des populations de son hôte, *C. pyri*. Ce parasitoïde passe la période hivernale en diapause sous forme de momie. Le terme momie désigne l'état où la larve de parasitoïde a atteint le stade adulte, mais se trouve encore à l'intérieur du corps de l'hôte. Lorsque la première génération d'adulte émerge au début du printemps, elle cherchera des larves de psylles pour y pondre sa descendance. À cette période de la saison, les larves de psylles se situent encore sur les bourgeons ou les fleurs de poiriers si celles-ci sont déjà apparues. Les générations suivantes de parasitoïdes devront chercher sur les pétioles et l'entièreté des feuilles (Unruh & Brunner, 1993).

Une étude récente a pu mettre en évidence que les stades 3 et 4 étaient majoritairement ciblés par *T. insidiosus* pour y pondre ses œufs (Le Goff *et al.*, 2020). Lorsqu'une femelle parasitoïde rencontre une larve, il s'ensuit un ou plusieurs contacts antennaires. Ces contacts permettent d'évaluer la qualité de l'hôte (Takasu & Lewis, 2005). La reconnaissance et l'acceptation de l'hôte peut également se faire via des contacts ovipositeurs. En effet, des organes sensoriels sont présents sur l'ovipositeur des femelles parasitoïdes (Vinson, 1976). Si la femelle décide de pondre, elle réalise une rotation de 180° pour y déposer son ovipositeur dans la larve et y mettre ses œufs. Après une période de 10 à 20 jours de développement selon

les facteurs abiotiques et biotiques, la larve commence à dévorer les organes vitaux de son hôte. Le psylle prendra la forme d'une momie jusqu'à la sortie du nouveau parasitoïde. Selon les conditions environnementales, *T. insidiosus* peut réaliser 3 à 4 générations par an (Unruh & Brunner, 1993).

2.8.3. Détermination du sexe

Le sexage de cette espèce peut se faire de manière visuelle sur base de traits phénotypiques caractéristiques. La femelle possède une taille variant de 1 à 1,2 mm alors que la taille du mâle est naturellement plus petite (0.7-1 mm). De plus, l'abdomen de la femelle est de nature plus pointu. (voir figure 3). Un autre trait caractéristique est la segmentation du dernier article antennaire chez la femelle. En effet, cette segmentation est absente chez le mâle. Enfin, une échancrure au niveau du genitalia du mâle est observable. Le mâle possède également des paramères développés (Guerrieri & Noyes, 2009) (voir figure 3).



Figure 3 Couple de *T. insidiosus*. Mâle à l'extrémité gauche et femelle à l'extrémité droite (ELIB, 2021)

2.8.4. Parade

L'une des particularités de cette espèce est la présence d'une parade avant l'accouplement. Celle-ci se déroule comme suit. Le mâle cherche dans un premier temps à faire face à la femelle. Si cette dernière accepte le mâle, il réalisera des contacts antennaires. Dans le cas contraire, on observe une poursuite de la femelle par le mâle. À la suite des contacts antennaires, le mâle lève la patte médiane gauche pour ensuite faire de même avec la droite après un second contact antennaire. Cette procédure peut se répéter jusqu'au moment où la femelle accepte la fécondation à proprement parler. Si la femelle accepte, le mâle réalise un

semi-cercle pour se mettre derrière la femelle et s'accoupler. Lorsque l'acte est terminé, le mâle se replace devant la femelle et recommence la parade jusqu'à ce que la femelle n'accepte plus. Selon les connaissances actuelles, la femelle semble ne s'accoupler qu'une fois.

2.9. Biologie et écologie comportementale d'un parasitoïde

2.9.1. Température

La mise en place d'une méthode de lutte biologique centrée sur l'utilisation de parasitoïdes nécessite des connaissances poussées sur l'espèce qui aura le rôle d'ennemi naturel. En effet, l'évaluation des capacités de parasitisme d'un parasitoïde nécessite des études préalables relatives à la biologie et l'écologie comportementale du parasitoïde. *Trechmites insidiosus*, l'espèce d'intérêt dans le cadre de ce travail, n'est encore que très peu étudiée. De ce fait, les connaissances concernant son potentiel en biocontrôle sont peu détaillées. Cependant, quelques études antérieures mettent en avant le potentiel que cette espèce pourrait avoir dans la régulation des populations de psylles en vergers (Le Goff *et al.*, 2020 ; Tougeron *et al.*, 2021). De plus, la mise en activité de ce parasitoïde assez tôt après la fin de l'hiver fait émerger des hypothèses concernant sa résistance aux basses températures. Vers le milieu du mois d'avril, les températures sont encore capables de descendre en dessous de zéro. Ces basses températures sont susceptibles d'impacter les performances de parasitisme de *T. insidiosus* et donc la qualité du contrôle biologique réalisé par cette espèce. Il est donc primordial de s'intéresser à l'influence de la température sur la survie et les comportements de parasitisme chez cette guêpe parasitoïde.

Une étude réalisée par Abraham *et al.*, (2017) a proposé 2 théories en ce qui concerne l'effet de la température sur la physiologie et l'écologie comportementale des organismes ectothermes. La première concerne la théorie des effets cinétiques et peut être ramenée à l'impact de la température sur la physiologie d'un organisme à court, moyen et long terme. La seconde, la théorie des effets intégrés, met en avant l'influence de la température sur les organes chemo sensoriels et la modulation du comportement via le système nerveux central (voir figure 4).

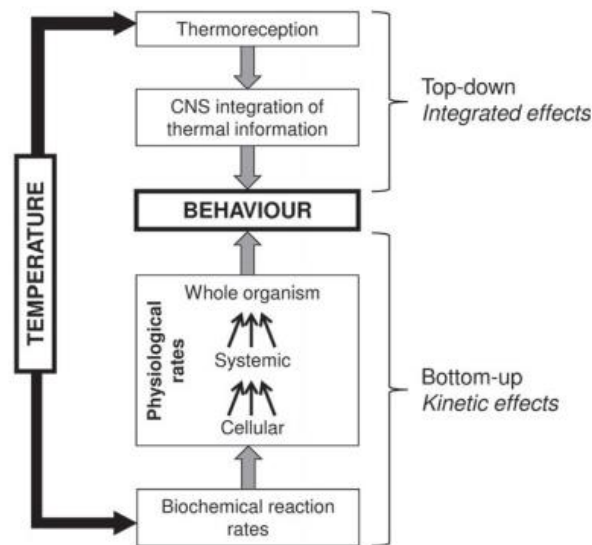


Figure 4 Schéma de la théorie intégrée et cinétique des effets (Abraham et al., 2017).

2.9.1.1. Taille

La théorie métabolique de Atkinson sur la règle entre la taille et la température (MTE) souligne qu'un individu ectotherme se développant à basse température aura un temps de développement plus long, mais possèdera une taille plus élevée qu'un individu ayant vécu à haute température (Atkinson, 1994). Des températures trop basses peuvent néanmoins provoquer une diminution de la taille chez certains parasitoïdes comme *Trichogramma carverae* (Oatman and Pinto). Une exposition à une température égale ou inférieure à 10° pour cette espèce durant les premiers stades de larvaire influence sa taille de manière négative. Ceci peut être dû à l'utilisation de ressource nécessaire au maintien du métabolisme de l'organisme (Rundle et al., 2004 ; Hance et al., 2007). De plus, les parasitoïdes de plus petite taille sont moins aptes à maîtriser des hôtes de taille plus importantes (Le Lann et al., 2011).

2.9.1.2. Survie

De plus, les basses températures affectent négativement la survie des parasitoïdes. En effet, elles peuvent induire des dommages au niveau cellulaire et tissulaire provoqués par des cristaux de glaces ou des troubles métaboliques. Une exposition moins brutale, mais plus longue peut également être dommageable. Selon l'intensité des dégâts, le parasitoïde peut trouver la mort ou récupérer du stress vécu s'il est réexposé à des températures plus chaudes (Hance et al., 2007 ; Abraham et al., 2017). Chez les Encyrtidae, les basses températures tendent à diminuer la longévité des parasitoïdes. Une étude menée sur la survie et la reproduction du parasitoïde de la cochenille *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell) , *Anagyrus ananatis* (Gahan)

(Hymenoptera: Encyrtidae) après un stockage au froid a pu mettre en évidence qu'une température de 10 °C sans préconditionnement induisait un taux de mortalité variant de 17 à 100 %. Cependant, une température de 14,8 °C ne provoquait aucune mortalité des adultes et des individus au stage nymphal (Pandey & Johnson, 2005). La même tendance a pu être observée chez un autre parasitoïde de cochenille, *Aenasius bambawalei* (Hayat) (Hymenoptera: Encyrtidae). Une température de 5 °C couplée à une humidité relative de 75 % induisait 80 % de mortalité après une semaine de stockage dans ces conditions. Contrairement à *Anagyrus ananatis* (Gahan), cette espèce montrait des taux de survie intéressants à 10 °C (Ratee *et al.*, 2015).

2.9.1.3. Sex-ratio

Le sex-ratio d'un parasitoïde est fortement dépendant des facteurs biotiques et abiotiques. *T. insidiosus* montre un sex-ratio biaisé en faveur des femelles lorsque les larves sont pondues dans des hôtes de stade 4 (Le Goff *et al.*, 2020). Une étude a également pu mettre en évidence l'influence du stade de l'hôte sur le choix du sexe de la descendance. Les femelles parasitoïdes *Lysiphlebia mirza* (Shuja-Uddin) (Hymenoptera: Braconidae) déposaient préférentiellement leurs œufs fécondés dans le stade 3 de l'hôte *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) alors que les stades inférieurs étaient alloués aux œufs non fécondés (Pandey & Singh, 1999). Jervis et Kidd (1986) soulignent la maximisation du fitness qu'une femelle parasitoïde pourrait avoir à pondre des femelles dans des hôtes avec une quantité de ressource plus importante.

Les basses températures peuvent également influencer le sex-ratio de la descendance (Uçkan & Gülel, 2001 ; Pandey & Johnson, 2005). Des recherches sur *Anagyrus ananatis* (Hymenoptera: Encyrtidae) ont mis en évidence que l'exposition aux basses températures chez des femelles immatures produisait une descendance féconde, mais qui son tour produisait uniquement des mâles. Chez cette espèce, cela est dû à une stérilisation des mâles provoquée par les basses températures. De plus, la diminution des capacités locomotrices peut rendre la reproduction impossible (Pandey & Johnson, 2005). Ces résultats se retrouvent également chez l'espèce *Apanteles galleriae* (Hymenoptera: Braconidae) (Uçkan & Gülel, 2001). Cependant, chez les Scelionidae, les basses températures n'ont pas montré d'effet significatif sur le sex-ratio (Foerster & Doetzer, 2006).

2.9.2. Recherche d'hôte et oviposition

Le comportement de recherche d'hôtes est un élément sensible à la température. En effet, les basses températures sont susceptibles de modifier des traits tels que la vitesse de déplacement, les capacités de vol, les contacts antennaires, le taux d'oviposition ou encore la

recherche de nourriture (Abraham *et al.*, 2017). En ce qui concerne la locomotion, une exposition au froid peut induire des perturbations de l'homéostasie dans les muscles coxaux de certains insectes. Selon Storey et Storey (1988), ces dérèglements seraient induits par des dysfonctionnements de régulation métabolique. L'activité enzymatique et une énergie cellulaire trop importantes seraient les causes de ces perturbations (Storey & Storey, 1988). Pour ce qui est des contacts antennaires, ces derniers sont des éléments majeurs de la recherche d'hôtes. En effet, les sens olfactifs et sensoriels sont les plus couramment utilisés par les parasitoïdes dans la recherche d'hôtes. Enfin, les réceptions olfactives et une partie des récepteurs sensoriels sont localisés sur les antennes (Vinson, 1976).

Un déséquilibre de locomotion chez un parasitoïde est intimement lié à des dégâts au niveau des capacités de parasitisme. Chez les larves du parasitoïde *Microplitis demolitor* (Wilkinson) (Hymenoptera: Braconidae), une exposition aux basses températures dès le stade nymphal diminue les capacités de perceptions des composés semiochimiques et donc du comportement de recherche (Hérard *et al.*, 1988). Une étude réalisée par van Baaren et Boivin (1998) a mis en évidence que l'exposition au froid pouvait également réduire la capacité du parasitoïde à percevoir des hôtes ayant déjà été parasités et donc perturber le choix de l'hôte. De plus d'autres travaux réalisés par van Baaren *et al.*, (2005) soulignent également l'effet négatif du froid sur le choix des patchs et la durée allouée à ceux-ci par le parasitoïde *Anaphes victus* (Huber) (Hymenoptera: Mymaridae). De plus, Langer *et al.*, (2004) ont mis en évidence que les diminutions de températures provoquaient une baisse du taux d'oviposition chez 4 espèces d'Hyménoptères de la famille des Aphidiinae. Ils soulignent le fait que ces changements de comportement pourraient être dus à des différences de trade-offs entre le gain de fitness du parasitoïde et ses performances d'oviposition. Par ailleurs, Colinet et Boivin (2011) ont pu mettre en évidence des modifications du comportement de recherches d'hôtes et d'oviposition sur l'espèce *Aphidius picipes* (Nees) (Hymenoptera: Aphidiinae) après une exposition au froid des momies. Les durées passées sur les patchs d'hôtes et les durées de manipulations de ceux-ci diminuaient significativement après 2 à 4 semaines d'exposition au froid. Colinet et Boivin émettent l'hypothèse que ces modifications de comportements peuvent être induites par la diminution de la durée de vie des femelles exposées au froid. Les mêmes comportements ont pu être observés chez l'espèce *Anaphes victus* (Colinet & Boivin, 2011).

2.9.3. Charge en lipides/œufs et résorption

Différents modèles tentent d'expliquer les facteurs influençant le comportement d'une femelle parasitoïde dans la maximisation de son fitness. Le modèle le plus simpliste stipule

qu'une femelle est uniquement limitée par son espérance de vie et le temps dépensé à la recherche d'hôtes. Cependant, un modèle plus complexe souligne l'importance de prendre en compte la charge en œuf d'une femelle dans ses choix d'oviposition (Godfray, 1994 ; Rivero-Lynch & Godfray, 1997). En ce qui concerne *T. insidiosus*, les résultats réalisés par plusieurs recherches tentent à classer cette espèce comme synovigénique (Berthe, 2018 ; Le Goff *et al.*, 2020). Au contraire des espèces pro-ovigéniques qui naissent avec une charge en œuf fixe, les synovigéniques synthétisent des œufs tout au long de leur vie (Rivero-Lynch & Godfray, 1997). *T. insidiosus* possède en moyenne 8 à 19 œufs à l'émergence. Cette charge peut également varier en fonction de la taille de l'individu et plus particulièrement chez la femelle issue de psylles de stade 4 (Berthe, 2018).

Lorsqu'une femelle parasitoïde trouve un hôte, certains choix s'offrent à elle. L'un d'entre eux consiste à pondre et assurer une descendance tandis qu'un autre consiste à réaliser de la prédation et se nourrir de l'hôte pour recharger ses réserves d'énergies. Ce choix est un compromis entre l'énergie dépensée pour la recherche de l'hôte, la dépense en œufs lors l'oviposition et l'énergie obtenue lors de l'alimentation ou les réserves de graisse présentes chez le parasitoïde (Kidd & Jervis, 1991). La prédation des hôtes est un comportement fréquemment retrouvé chez les espèces synovigéniques (Minkenberg *et al.*, 1992). La quantité de lipides présente chez un parasitoïde est un des éléments les plus importants à prendre en considération. En effet, un parasitoïde peut décider d'allouer l'énergie issue des graisses stockées à des fins de survie ou pour la maximisation de son fitness (Jervis *et al.*, 2008). Les lipides consacrés au fitness consistent principalement à la synthèse des œufs. Une théorie mise au point par Chan *et al.*, (1991) soutient que la préférence de comportements de prédation l'emporterait sur le comportement d'oviposition lorsque la charge en œufs du parasitoïde et les réserves nutritives diminuent. De plus, une étude sur le parasitoïde *Asobara tabida* (Nees) (Hymenoptera: Braconidae) avait mis en évidence qu'une synthèse d'œufs chez cette espèce était accompagnée d'une diminution de la charge lipidique (Ellers *et al.*, 1998). L'action des basses températures sur cette charge lipidique est donc un élément important à étudier lorsqu'il est question d'efficacité d'une lutte biologique par utilisation de parasitoïdes. Des études ont pu mettre en lumière que le froid affectait négativement la quantité de gras chez ces insectes. Des expériences réalisées sur *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) ont montré une diminution de la masse sèche des parasitoïdes causée par un épuisement des réserves lipidiques de ces derniers exposés aux basses températures (Colinet *et al.*, 2006). Enfin, une autre étude réalisée sur *A. colemani* a mis en évidence que l'exposition au froid durant une semaine chez

de jeunes femelles ne diminuait pas le fitness reproducteur de celles-ci (Ismail *et al.*, 2010). Cependant, la longévité de femelles était significativement plus courte. L'hypothèse développée par les chercheurs est que les femelles font le choix d'investir préférentiellement une partie de leurs réserves en graisses dans la synthèse des œufs plutôt que pour leur survie. En effet, une plus longue durée de vie, mais une réduction du nombre d'œufs consacrée à l'oviposition n'est pas toujours avantageux pour le fitness (Ismail *et al.*, 2010). Dès lors, ces éléments mettent en évidence l'importance critique des effets du froid sur l'allocation des réserves de gras dans les choix comportementaux des parasitoïdes.

L'ensemble des choix mentionnés précédemment sont des éléments importants à prendre en considération dans le cas de *T. insidiosus* puisque l'espèce serait synovigénique (Le Goff *et al.*, 2020). La nécessité de produire des œufs tout au long de sa vie est donc un facteur prépondérant à prendre en compte dans le modèle d'interaction hôte-parasitoïde de cette espèce. Kidd et Jervis mettent en avant le fait que les parasitoïdes choisissent préférentiellement les stades jeunes de leur hôte pour se nourrir tandis qu'ils pondent dans les plus âgés. Selon Van Alphen (1980), ce comportement est mis en place pour éviter une compétition entre les parents et la descendance. Aucune étude consacrée à l'effet des basses températures sur l'allocation des réserves lipidiques n'a encore été réalisée chez *T. insidiosus*.

Finalement, une autre particularité adaptative partagée par un grand nombre d'espèces de parasitoïdes est la possibilité de résorber les œufs non pondus (Lloyd, 1966). Encore aujourd'hui, les rôles précis de ce comportement sont peu clairs. Rivero-Lynch et Godfray (1997) ont pu montrer que pour l'espèce *Leptomastix Dactylopii* (How) (Hymenoptera: Encyrtidae), la résorption pouvait servir à maintenir un taux constant et neuf d'œufs matures. Des recherches antérieures proposaient également qu'un tel comportement pouvait servir à fournir des nutriments aux parasitoïdes lors de périodes de stress (Lloyd, 1966). Chez *L. Dactylopii*, une femelle commence à résorber ses œufs après 96 h en l'absence d'hôte. De plus, l'absence de fécondation n'influence pas les capacités de résorption chez les femelles de cette espèce. De même, l'apport ou l'absence de certains nutriments tels que le miel, le miellat et l'eau ne semblait pas avoir d'effet sur les capacités de résorption. Ces résultats ne coïncident pas avec les l'hypothèse des nutriments de Lloyd (Rivero Lynch & Godfray, 1997). Cependant, une étude réalisée par Jervis *et al.*, (2001) souligne que les phénomènes de résorption sont principalement concentrés chez des espèces avec des œufs riches en vitellus, ce qui soutiendrait la théorie émise par Lloyd. L'hypothèse serait que la fonction des comportements de résorption varie d'une espèce à l'autre.

La photopériode impacte également les capacités de résorption. Chez cet Encyrtidae, ce mécanisme ne se produit que sous une photopériode supérieure à 16 h de jours (Rivero Lynch et Godfray, 1997). *L. dactylopii* montre un taux de résorption de 1 à 1,5 œuf par jour. Selon Rivero Lynch et Godfray, (1997) pour augmenter sa capacité de ponte, elle ne diminuerait pas son taux de résorption, mais augmenterait la vitesse de production de ses œufs. Enfin, une expérience sur *T. insidiosus* a pu démontrer que des femelles affamées possédaient une charge en œufs significativement plus faible que celles nourries. Néanmoins, aucune expérience n'a permis de montrer que cette différence était liée à la résorption des œufs (Berthe, 2018).

2.9.4. Superparasitisme

Une caractéristique intéressante de certains parasitoïdes est la capacité à pondre un œuf dans un hôte déjà parasité. Lorsqu'une femelle pond dans un hôte déjà parasité par une femelle de la même espèce, le terme superparasitisme conspécifique est utilisé (Van Alphen & Visser, 1990). Longtemps considérée comme une erreur évolutive, cette action est aujourd'hui reconnue comme un caractère adaptatif. De plus, la charge en œuf d'une femelle est également un élément pouvant influencer les comportements de superparasitisme. Un modèle d'étude réalisée sur *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae) par Sirot *et al.*, (1997) a mis en évidence que le taux de superparasitisme chez cette espèce était positivement corrélé à l'augmentation de la charge en œuf.

Ces dernières années, des recherches ont pu mettre en évidence qu'une femelle parasitoïde pouvait discriminer les hôtes parasités des hôtes sains grâce à des molécules de marquages placées sur ceux-ci (Van Alphen & Visser, 1990). De manière générale, le superparasitisme est une stratégie adaptative permettant aux parasitoïdes de rivaliser entre eux lorsqu'il y a peu d'hôtes dans l'environnement. Un évitement de cette stratégie peut être choisi lorsque leurs hôtes sont présents en suffisances (Van Alphen & Visser, 1990). Une étude menée chez *Aptesis nigrocincta* (Gravenhorst) (Hymenoptera: Ichneumonidae) par Babendreier et Hoffmeister (2003) appuie la théorie de Van Alphen et Visser, (1990). Les femelles superparasitaient un nombre significativement moins important d'hôtes lorsque le taux de rencontre avec des hôtes parasités était grand. La théorie sous-jacente serait que l'exploitation de ce patch mènerait la femelle à son point de limitation en œufs dans un proche avenir (Babendreier & Hoffmeister, 2003). De plus, une étude réalisée par Tunca *et al.*, a montré que chez l'espèce *Ooencyrtus kuvanae* (Howard) (Hymenoptera: Encyrtidae), le taux de superparasitisme augmentait avec l'âge de la femelle. Cette stratégie augmentait le nombre de descendants, mais biaisait le sex-ratio en faveur des mâles. Enfin, elle diminuait également la

longévité des individus et rallongeait le temps de développement (Tunca *et al.*, 2017). Cependant, des résultats différents ont été observés chez *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). En effet, chez cette espèce, le superparasitisme ne rallongeait pas le temps de développement. Néanmoins, les individus issus d'hôtes superparasités possédaient 14 % de masse sèche en plus (Bai & Mackauer, 1992).

3. Intérêt et objectifs

L'intérêt de ce mémoire traite de l'influence des basses températures sur la biologie et l'écologie comportementale de la guêpe parasitoïde *Trechus insidiosus*. Plus précisément, ce travail a pour but d'analyser l'impact de 4 températures (8 °C ; 10 °C ; 15 °C et 20 °C) sur les comportements de *T. insidiosus* nécessaires au parasitisme du psylle du poirier. Ces connaissances sont primordiales dans le cadre de l'utilisation de ce parasitoïde en lutte biologique pour la culture de poirier. En effet, l'apparition précoce du psylle à la fin de l'hiver requiert des éléments de réponses quant à l'influence des basses températures sur les prédateurs naturels de ce ravageur. Si les activités du parasitoïde sont influencées de manières trop significatives par les basses températures, ses comportements de parasitisme vis-à-vis du psylle seront trop peu exprimés. Par conséquent, le contrôle des populations de psylle réalisé par *T. insidiosus* ne présenterait pas une efficacité intéressante.

La première expérience consiste à analyser les capacités de recherche de patches d'hôte d'une femelle parasitoïde aux 4 températures. Cette expérience sera réalisée en absence d'hôte et étudiera les capacités de locomotions. L'hypothèse est que la pression induite par le froid diminuera les capacités locomotrices de *T. insidiosus*.

La seconde expérience aborde une étude comportementale de *T. insidiosus*. Un ensemble de comportements relatifs au déplacement et au parasitisme seront étudiés aux 4 températures mentionnées précédemment. L'hypothèse générale qui sera testée via cette expérience est que toutes les activités devraient diminuer avec la température. Le taux d'émergence, de parasitisme et le sex-ratio de la descendance seront également analysés. Alors que le taux d'émergence devrait rester inchangé, le sex-ratio devrait être biaisé en faveur des mâles. Enfin, le taux de parasitisme des larves devrait diminuer également.

La troisième expérience vise à étudier l'influence des basses températures sur la charge en œuf de *T. insidiosus*. Pour ce faire, le nombre d'œufs de femelles parasitoïdes sera analysé sous 2 températures (10 °C et 20 °C). La température de 10 °C devrait diminuer cette charge puisqu'elle forcerait le parasitoïde à allouer une partie de son énergie pour son homéostasie.

La dernière expérience se concentre sur l'étude de sortie en diapause de *T. insidiosus*. En effet, durant la réalisation de ce mémoire, une diminution du taux d'émergence est apparue au sein de l'élevage de masse. L'hypothèse retenue était que les larves à l'intérieur des momies de psylles étaient rentrées en diapause suite à une modification des facteurs environnementaux au sein de la logette d'élevage ou une possible induction cyclique de cette diapause. Pour ce faire, 2 groupes expérimentaux contenant des momies supposées diapausantes ont été mis en

condition hivernale pour ensuite simuler une sortie progressive de l'hiver. Cette sortie est réalisée via une augmentation progressive de la photopériode. L'hypothèse testée est que l'augmentation de la photopériode devrait simuler la sortie de l'hiver qui devrait dès lors stopper la diapause de la larve de parasitoïde.

En finalité, l'objectif principal de ce travail de mémoire vise à établir si l'espèce de parasitoïde *T. insidiosus* pourra, même si elle est exposée à des températures basses en début de saison, fournir des comportements relatifs au succès d'oviposition permettant un parasitisme de *Cacopsylla pyri*. En somme, nous déterminerons si les températures printanières des vergers en Belgique permettent à *T. insidiosus* de fournir des taux de parasitisme acceptables. Si les conditions sont remplies, cette espèce pourra être utilisée, en combinaison avec d'autres moyens de lutte, dans les vergers de poirier via des lâchers très tôt dans la saison posthivernale dans le but de freiner la croissance des populations de *C. pyri*, et donc de diminuer les dégâts de ce ravageur tout en minimisant une utilisation conséquente de produits phytopharmaceutiques.

4. Matériel et méthode générale

4.1. Élevages

4.1.1. Plante hôte

Les poiriers utilisés pour la réalisation des expériences et les divers élevages sont issus du CRAW Gembloux et sont produits dans des conditions *in vitro*. La variété utilisée est la Durondeau®. Les poiriers sont conservés et entretenus dans les serres de l'UCL. L'arrosage se fait manuellement et de manière régulière.

4.1.2. *Cacopsylla pyri*

Les psylles du poirier sont élevés dans une logette au sein de l'insectarium de l'UCL. Un élevage séquentiel est mis en place afin d'avoir de manière séquentielle et à tout moment, des psylles de tous les stades disponibles (voir figure 5). En effet, les stades utilisés pour les expérimentations sont préférentiellement les stades 3 et 4 (Le Goff *et al.*, 2020). De ce fait, une quantité importante de larves de psylles doit pouvoir être retirée de l'élevage séquentiel chaque semaine. Dès lors, 2 plants de poiriers contenant des individus adultes sont rajoutés dans la logette à raison de 2 fois par semaine, le lundi et le jeudi. Lorsque les adultes ont pondu, ils sont retirés de la cage et placés dans la nouvelle cage suivante. Enfin, les plants possédant les psylles au stade le plus avancé sont placés dans un élevage de masse servant de stock d'adultes. La population primaire de *C. pyri* provient d'un prélèvement d'une centaine d'individus réalisé dans un verger à Saint-Trond (PCFruit, Belgique). L'ensemble des individus sont élevés à la température de 20 ± 2 °C, une photopériode 16 L : 8 D et une humidité relative de 62 ± 4 %.



Figure 5 élevage séquentiel de *C. Pyri*

4.1.3. *Trechnites insidiosus*

Ces parasitoïdes sont issus d'une population de Gembloux. Ces derniers sont élevés dans une grande cage servant d'élevage de masse et sont stockés dans une des logettes de l'insectarium de l'UCL sous une photopériode de 16 L : 8 D, une température de 20 ± 2 °C et une humidité relative de 62 ± 4 %. Le maintien de cet élevage se fait par ajout de plantes contenant des psylles de 2e et 3e stades de préférence, provenant de l'élevage séquentiel. Les psylles parasités donneront ensuite des momies dans lesquelles de nouveaux parasitoïdes émergeront. Une partie de ces momies sont retirées de l'élevage de masse afin d'obtenir les individus nécessaires aux protocoles expérimentaux. Celles-ci sont disposées individuellement dans des tubes Falcon® datés afin de connaître depuis combien de temps ces dernières sont sorties de l'élevage. Ces tubes disposent d'un Coton-Tige humidifié tous les 2 jours et également d'un dispositif sur lequel du miel est déposé lors de l'émergence des parasitoïdes (voir figure 6). Chaque matin, une vérification des émergences est entreprise et le sexage des individus est réalisé aux binoculaires. Les individus adultes sont ensuite stockés dans une étuve de la marque Memmert HPP110®. Ceux-ci sont maintenus à 20 °C sous une humidité relative de 80 % et une photopériode 18 L : 6 D.



Figure 6 Falcon modifié contenant une momie (gauche) et élevage de masse de *T. insidiosus* (droite)

4.1.1.3. *Standardisation des individus*

Dans le cadre des expériences n° 1 et n° 2, les femelles utilisées sont standardisées afin que l'âge des femelles se situe toujours entre 24 et 72 h. Lorsqu'une femelle parasitoïde émerge, celle-ci est mise en contact avec un mâle dans une boîte de Pétri jouant le rôle d'arène d'accouplement, endéans les 48 h heures. La fécondation a lieu lorsque le mâle réalise

l'entièreté de la parade (voir chapitre 2.8.4). Cette observation se réalise aux binoculaires. Après observation de la parade, le couple est laissé pendant 24 h dans une étuve Memmert 110® à 20 °C, 80 % d'humidité relative et une photopériode de 16 L : 8 D avant de pouvoir être utilisé dans les expériences.

5. Expériences

5.2. Expérience 1 : Étude comportementale du parasitoïde *Trechnites insidiosus* selon 4 températures d'intérêts.

5.2.1. Objectif

Cette expérience vise à élargir le seuil de connaissances concernant les variations comportementales d'une femelle *Trechnites insidiosus* en présence ou non de larves de psylles selon 4 températures (8 °C, 10 °C, 15 °C et 20 °C). Une diminution de la température devrait engendrer une diminution des comportements de locomotion et de parasitisme du parasitoïde.

5.2.2. Protocole

5.2.2.1. Acclimatation aux températures

Le choc thermique engendré par la différence de température choisie pour l'expérience et celle utilisée pour les élevages de psylles et de parasitoïdes pourrait être néfaste aux individus et la véracité des résultats. Dès lors, une acclimatation préexpérimentale du parasitoïde, des psylles, ainsi que du dispositif a été réalisée. La température fut descendue par paliers de manière progressive pour atteindre les températures choisies de 8 °C, 10 °C et 15 °C. Une étude réalisée par Alford *et al.*, (2020) préconise une diminution de 0,75 °C par minute. Pour des raisons techniques et logistiques, les paliers de températures ont été conçus pour une diminution de 1 à 2 degrés par minute. Une pause de 30 minutes a été réalisée lorsque la température atteint 15 °C, 12,5 °C et 10 °C. Pour l'expérience à 20 °C, une demi-heure d'acclimatation a également été mise en place pour les psylles et le parasitoïde. Enfin, pour le conditionnement à 8 °C, une heure de pause a été réalisée (voir figure 7). L'acclimation ainsi que la suite du protocole expérimental se sont déroulées dans une étuve PHCBI® MLR352H.

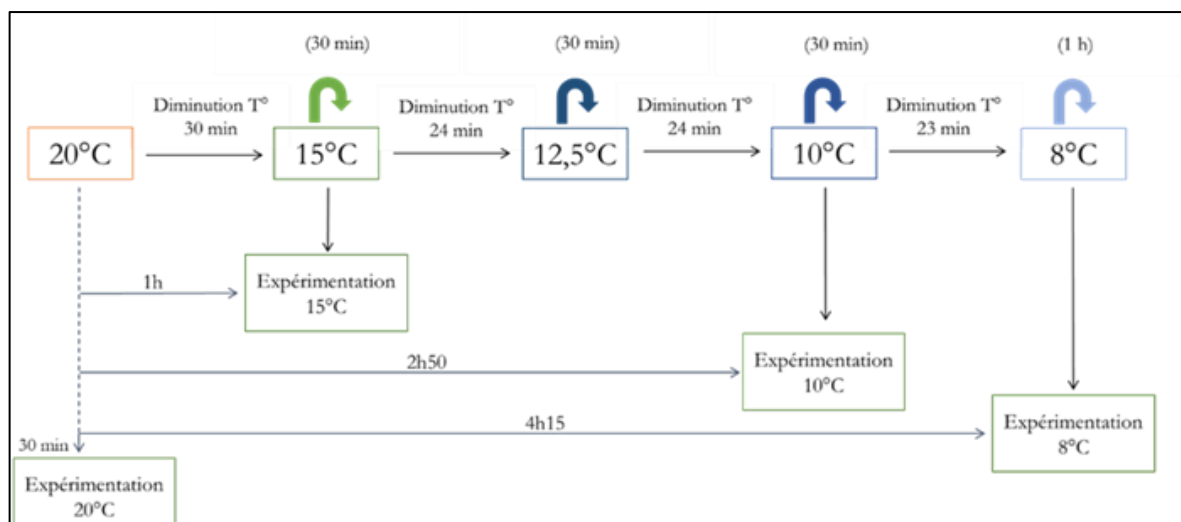


Figure 7 Synthèse des temps d'acclimatation pour les 4 températures testées

5.2.2.2. Étude comportementale en absence de l'hôte

Lorsque l'acclimatation prenait fin, la femelle fécondée était utilisée afin d'étudier son comportement en absence de psylles. Celle-ci était placée dans une arène en verre de 3,5 cm de diamètre (voir figure 8). L'arène ne contenait aucun élément environnemental ni biologique. L'individu étudié était donc seul sur une surface claire et lisse. Cette arène était disposée sur une table lumineuse et recouverte par un caisson en frigolite permettant d'éliminer toute lumière parasite (voir figure 8). L'intérieur du caisson disposait d'une caméra Logitech® C920 permettant de réaliser les enregistrements relatifs à cette expérience. Les comportements de déplacement du parasitoïde sont enregistrés pendant une période 30 minutes. L'ensemble des comportements étudiés et les logiciels utilisés sont détaillés dans la suite du protocole (voir figure 10).

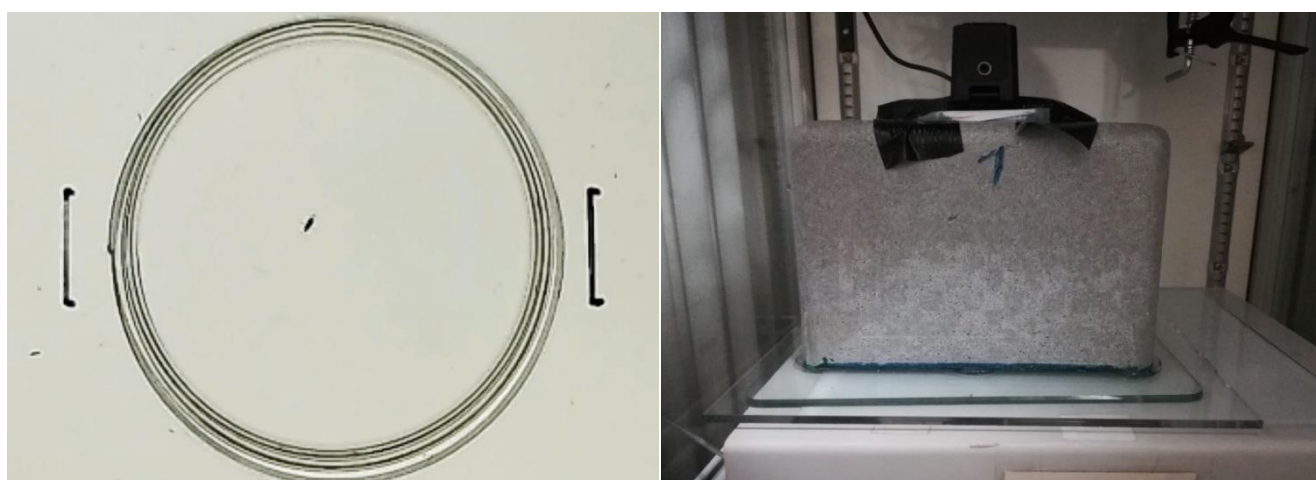


Figure 8 boîte de Petri contenant une femelle *T. insidiosus* (gauche) et dispositif expérimental de l'étude comportementale de *T. insidiosus* (droite)

5.2.2.3. Étude comportementale en présence de l'hôte

Lorsque l'enregistrement était terminé, la même femelle était retirée de l'arène pour étudier son comportement en présence d'hôtes sur feuille de poirier. Pour ce faire, la femelle était placée dans une arène, surmontée d'une caméra Logitech® C920. L'arène se composait d'une boîte de Pétri en verre de 9 cm de diamètre dans laquelle 50 ml d'Agar 4 % avaient été déposés. Lorsque l'Agar commençait à durcir, une feuille de poirier face dorsale était déposée au centre de la boîte (voir figure 9). L'utilisation de feuilles de poirier visait à se rapprocher le plus possible de l'environnement naturel des psylles et du parasitoïde pour limiter les biais comportementaux. Afin d'éviter que de la condensation se forme, la boîte d'Agar nouvellement formée restait dans l'étuve à 20 °C pendant 12 heures avant utilisation de celle-ci. L'étape suivante consistait à déposer sur la boîte de Pétri une arène en Plexiglas de 8,8 cm de diamètre possédant un trou de 3,5 cm de diamètre en son centre. Après cela, 15 larves de psylles de stade 3 (Le Goff *et al.*, 2020) étaient placées de manière homogène dans l'arène finale constituant le centre de la boîte de Pétri au sein de laquelle la feuille de poirier constituait l'environnement (voir figure 9). La boîte de Pétri avec psylles était ensuite acclimatée aux basses températures au même moment que la femelle parasitoïde.

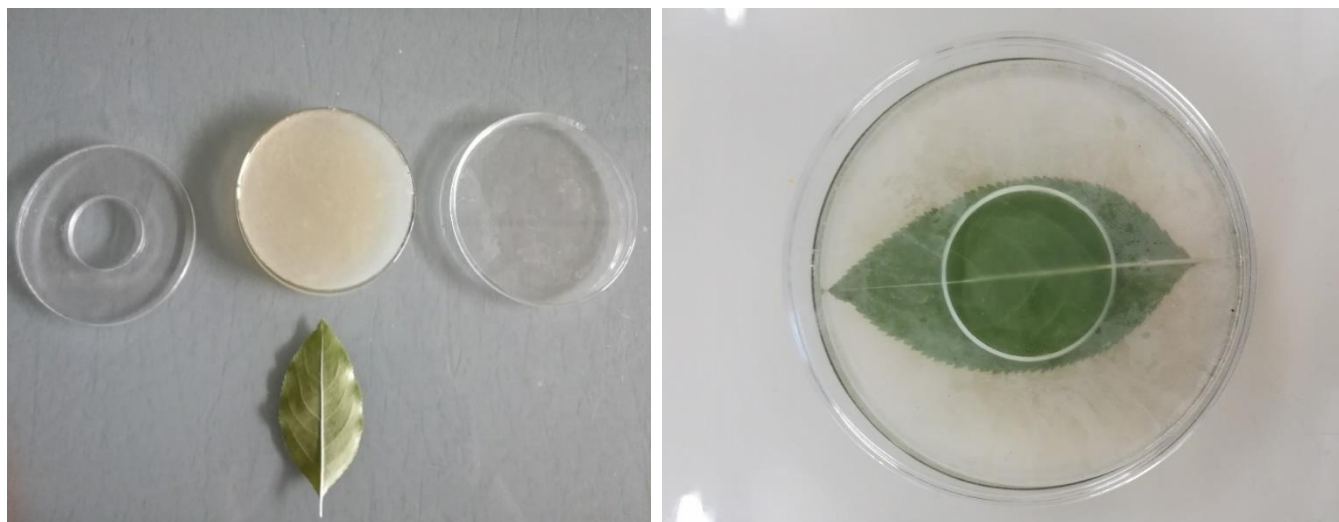


Figure 9 mise en place de l'environnement artificiel accueillant la femelle *T. insidiosus* (gauche) et environnement artificiel entièrement assemblé (droite)

La suite de l'expérience consistait à lâcher la femelle parasitoïde dans l'arène contenant les 15 psylles et enregistrer ses comportements durant 30 minutes également (voir figure 9). Lorsque l'enregistrement prenait fin, la femelle parasitoïde était retirée de l'arène et ensuite mise dans l'élevage de masse. L'ensemble des comportements était ensuite analysé via 2 logiciels (voir figure 10). Le premier logiciel, Ethovision®, est produit par la firme Noldus® et permet de fournir des données de distance et de vitesse à partir d'une vidéo, et ce via la différence de contraste entre pixels. Finalement, les comportements relatifs à des données de comptages sont fournis par le logiciel Boris® qui permet de réaliser des éthogrammes. Les 2 étapes expérimentales développées précédemment ont été reproduites aux 4 températures à raison d'une température par jour (voir figure 11). La semaine était considérée comme un bloc randomisé complet et celle-ci correspondait à un réplicat. Au total, 20 réplicats de 4 températures par semaine furent réalisés.

Comportement étudiés	Description	Logiciel	Avec hôte	Sans hôte
Distance totale parcourue (cm)		EthoVision ®	✓	✓
Vitesse de déplacement (mm/s)		EthoVision ®	✓	✓
Durée totale de déplacement (s)		EthoVision ®	✓	✓
Nombre et durée de prédation (s)	Action prise en compte lorsque le parasitoïde se nourrit d'une des larves de psylle. La durée de la prédation et le nombre de prédation réalisé est comptabilisé.	Boris ®	✓	✗
Nombre et durée de toilettage (s)	Comportement de nettoyage d'une partie du corps mesurée sur la durée.	Boris ®	✓	✗
Nombre de saut	Valeur quantitative prise en compte lorsque le parasitoïde se déplace d'un point vers un autre en sautant. Cela peut signifier une situation d'inconfort ou de désintéret envers les hôtes	Boris ®	✓	✗
Nombre et durée de contact antennaire (s)	Le contact réalisé par le parasitoïde vis-à-vis des larves de psylle. Ce contact peut être ponctuel et permettrait au parasitoïde de déterminer la qualité de l'hôte.	Boris ®	✓	✗
Nombre et durée de Mépris (s)	Comportement prit en compte lorsque le parasitoïde insère son ovipositeur ailleurs que dans les larves de psylle.	Boris ®	✓	✗
Nombre et durée d'insertion d'ovipositeur (s)	Comportement mesuré sur la durée depuis l'insertion jusqu'à la sortie de l'ovipositeur.	Boris ®	✓	✗

Figure 10 tableau de synthèse concernant l'étude comportementale de *T. insidiosus* avec ou sans hôte

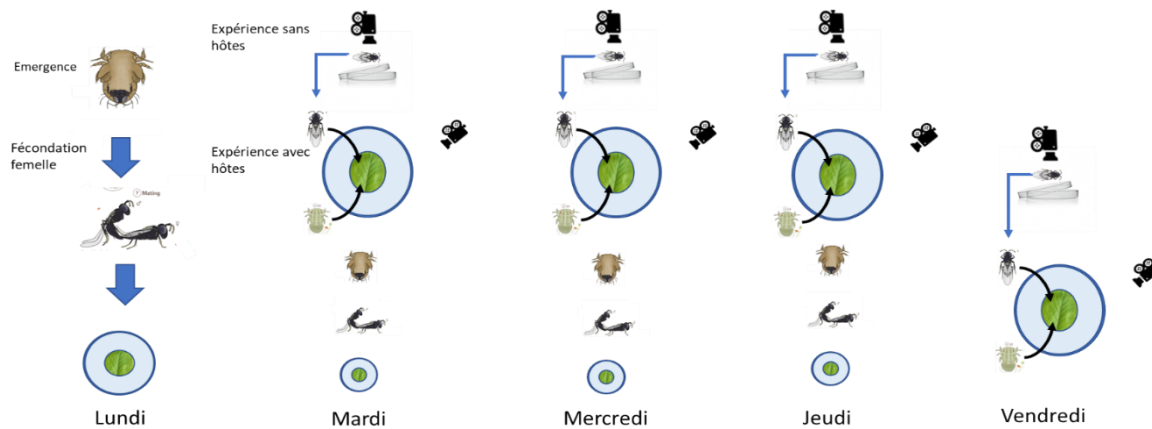


Figure 11 Schéma de synthèse semestriel du protocole de l'étude comportementale de *T. insidiosus*

5.2.2.4. Conservation des psylles

Initialement, lorsque l'expérience comportementale en présence d'hôtes se terminait, ces derniers devaient être conservés et élevés pendant 15 jours sur milieux artificiels dans le but d'étudier le taux de parasitisme de la femelle issue de l'échantillon. Le milieu artificiel utilisé pour la conservation des psylles était composé d'Agar à 2 % sur lequel était placée une feuille de poirier qui était changée tous les 2 jours pendant 15 jours. Ce milieu était au départ déposé dans une boîte de Pétri en verre. Néanmoins, la survie de ces derniers sur ce milieu ne semblait pas optimale. En effet, des quantités trop importantes de condensation apparaissaient trop rapidement et noyaient l'ensemble des psylles. Dès lors, un essai sur boîte de Pétri en plastique dans laquelle le couvercle de cette dernière possédait des aérations a été réalisé. Dans ce cas-ci, une partie des psylles mourrait asséchée trop rapidement, mais une certaine quantité atteignait le stade adulte. Dès lors, dans la continuité de ce mémoire, une expérience de comparaison de milieux de conservation de *C. pyri* a été mise au point. La moitié des échantillons de psylles de l'expérience ayant été faite sur milieux artificiels avec couvercle aéré tandis que l'autre moitié a été conservée sur plant de poirier. Les psylles conservés sur plant de

poirier étaient disposés sur une feuille du plant et ensuite enfermés au moyen d'une clip-cage. (voir figure 12).



Figure 12 clip-cage recouvrant une feuille de poirier sur laquelle se trouve 15 larves de psylles

5.2.3. Statistique

L'ensemble des analyses statistiques des données de ce mémoire a été réalisée au moyen du logiciel Rstudio version 1.4.1103 (6 janvier 2021). Au total, 17 réplicats sur les 20 ont pu être finalisés. Dès lors, comme 4 traitements de température ont été effectués, les données obtenues pour cette expérience proviennent de 17 X 4, soit 68 échantillons.

À partir des résultats obtenus, la normalité de chaque modèle linéaire d'intérêt a été testée via le test de Shapiro-Wilk ($\alpha = 0,05$). L'homoscédasticité a quant à elle été vérifiée via les tests de Bartlett et Levene. Enfin l'analyse de la distribution des résidus a été vérifiée visuellement au moyen des histogrammes des valeurs résiduelles. En ce qui concerne les modèles traitants de données de comptages, la véracité de ces derniers a été testée via l'absence de sur dispersion (ratio de sur dispersion < 1.5).

Les résultats concernant, l'analyse de distance parcourue, vitesse de déplacement, durée de prédation, de contacts antennaires, de nettoyages, de méprises et d'insertions d'ovipositeurs ont été testés au moyen d'un modèle linéaire généralisé mixte avec la température comme

facteur fixe d'intérêt et la variable réplikat en effet aléatoire (GLMM, Gamma distribution). Ensuite, une analyse de la variance avec une statistique de test suivant la loi de Chi-carré a été réalisé.

Pour ce qui concerne l'analyse du nombre de prédatons, de contacts antennaires, de sauts, de méprises, de nettoyages et d'insertions d'ovipositeurs, des modèles linéaires généralisés mixtes avec la température comme facteur fixe d'intérêt et la variable réplikat en effet aléatoire (GLMM, négative binomial distribution) ont été utilisés. L'utilisation d'une distribution de type négative binomial est dû à la présence de surdispersion. Ensuite, une analyse de la variance avec une statistique de test suivant la loi de Chi-carré a également été réalisé.

Pour tous les modèles ayant montré un effet de la température, un test de comparaison 2 à 2 via le test de Tukey a été réalisé afin de pouvoir mettre en évidence les effets propres de chaque température. Pour l'ensemble des analyses, la P valeur a été fixé à 5 %. Enfin, les comparaisons des comportements étudiés des femelles parasitoïdes en présence et en l'absence d'hôtes ont été testées via le test de Kruskal-Wallis.

5.2.4. Résultats : Étude comportementale du parasitoïde *Trechus insidiosus* selon 4 températures d'intérêts

5.2.4.1. Comportements sans psylles

5.2.4.1.2.1. Étude de la distance parcourue en absence de psylles

Pour cette expérience, les distances parcourues en cm à 8 °C (15,3), 10 °C (28,5) et 15 °C (32,3) sont très faibles. En revanche, la distance parcourue à 20 °C (312,2) a été nettement supérieure aux trois autres températures. Enfin, les boîtes à moustaches permettent de mettre en évidence une très faible variation des distances parcourues à ces mêmes températures alors que la variation à 20 °C est très importante. En effet, les intervalles de distance parcourue à cette température se situent entre 0 et plus de 1000 cm. La température a joué un effet significatif sur la distance parcourue par le parasitoïde *T. insidiosus* ($X^2 = 337,44$; $df = 3$; P valeur < 0.001). Le test de Tukey a également permis de mettre en évidence un effet significatif entre 8 °C et 20 °C (P valeur < 0.001), 10 °C et 20 °C (P valeur < 0.001) et 15 °C et 20 °C (P valeur < 0.001).

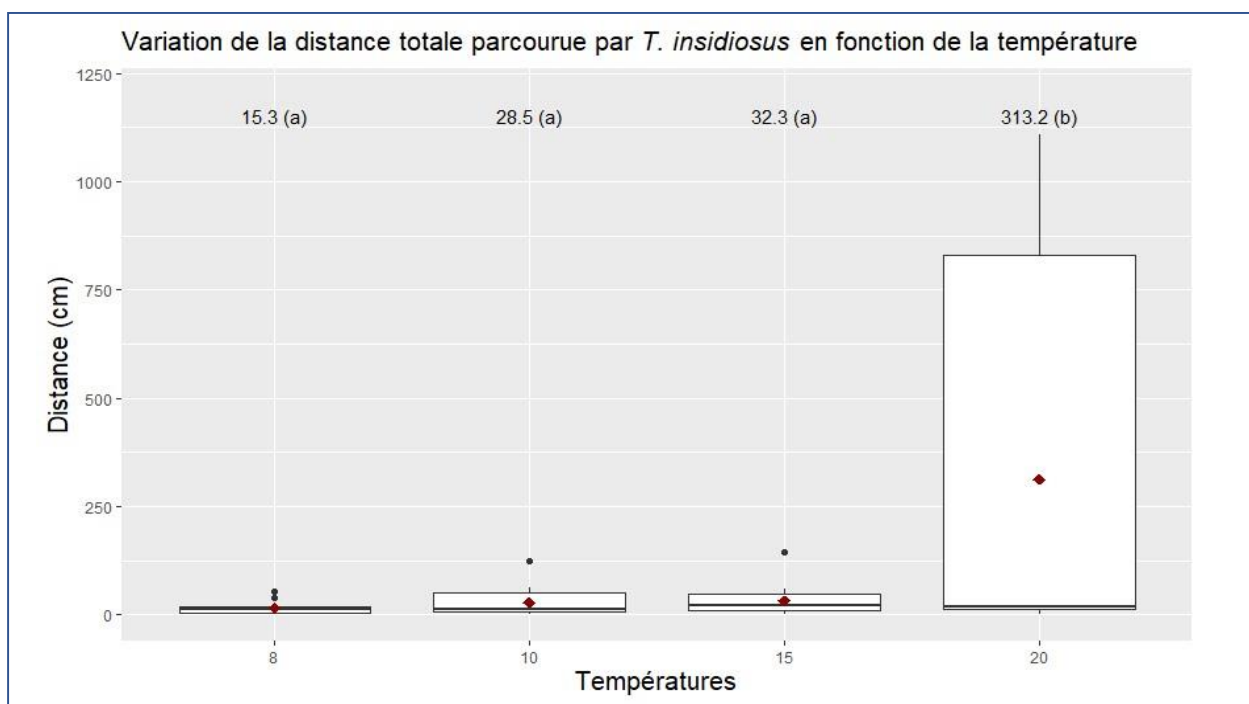


Figure 13 Variation de la distance parcourue par *T. insidiosus* selon 4 températures d'intérêts et leur moyenne associée

5.2.4.1.2. Étude du temps de locomotion en absence de psylles

Dans le cadre de cette expérience, la comparaison des moyennes permet de souligner une différence assez importante entre le temps de mouvement en secondes à 8 °C (160), 10 °C (257) et 15 °C (163) en comparaison avec celui réalisé à 20 °C (655). Néanmoins, de manière générale, la petite taille des boîtes à moustaches des 3 premières températures met en avant une faible variation du temps en mouvement. À l'inverse, la variation des temps de déplacement à 20 °C est conséquente. Il semblerait que la variation augmente avec la température. Néanmoins, hormis 5 individus ayant montré des valeurs anormalement hautes pour les températures de 8 °C, 10 °C et 15 °C, c'est bien à 20 °C qu'on retrouve les temps de mouvement les plus importants. Finalement, l'analyse des données n'a pas permis de mettre en évidence un effet significatif de la température sur le temps de déplacement du parasitoïde ($X^2 = 3,54$; $df = 3$; P valeur = 0,31).

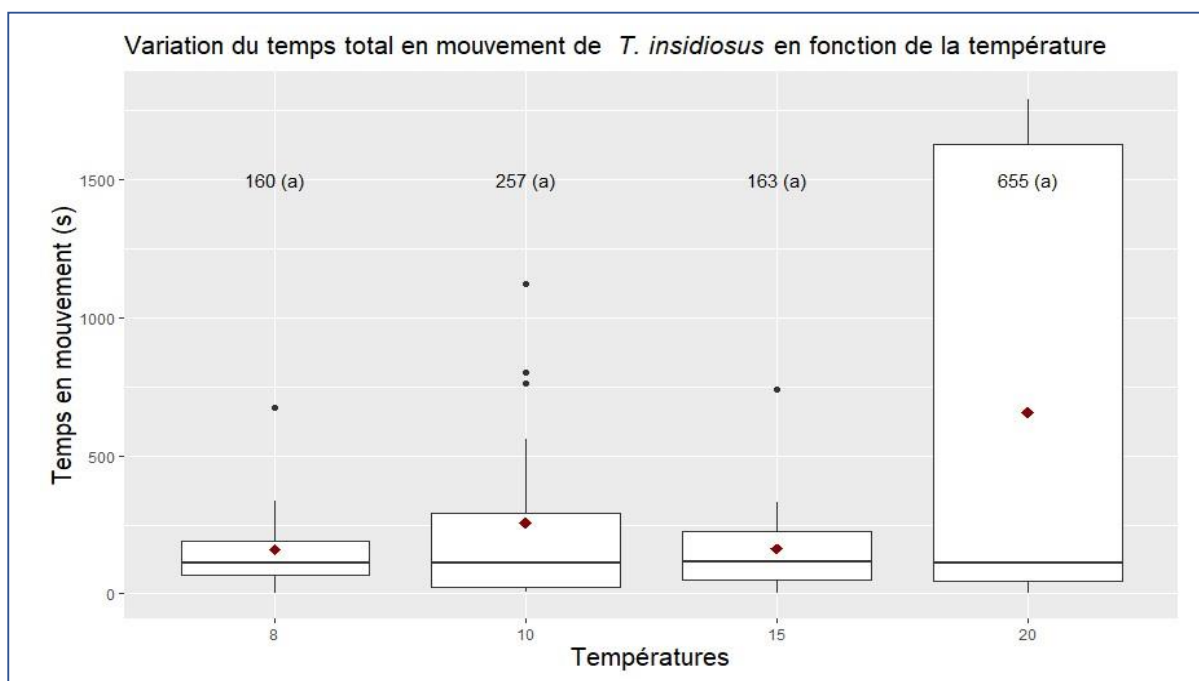


Figure 14 Variation du temps de mouvement (s) de *T. insidiosus* selon 4 températures d'intérêts et leur moyenne associée

5.2.4.1.3. Étude de la vitesse de locomotion en absence de psylles

Cette expérience a montré une valeur faible de vitesse de déplacement en mm/s du parasitoïde lorsqu'il a été mis à 8 °C (0,91). Cette vitesse de déplacement semble augmenter avec la température. Néanmoins, cette vitesse est plus importante à 10 °C (2,25) qu'à 15 °C (1,90). En ce qui concerne l'analyse des boîtes à moustaches, il est possible de voir qu'à 8 °C, les quartiles sont assez proches et que la variation de la vitesse de déplacement est très petite. À l'inverse, à 10 et 20 °C, les vitesses de déplacements varient plus. Finalement, en moyenne, les individus sous 8 °C ont parcouru moins d'un millimètre par seconde alors que ceux à 10 °C et 20 °C peuvent atteindre respectivement 2,25 et 3,13 millimètres par seconde. L'analyse statistique du modèle a permis de mettre en avant un effet significatif de la température ($X^2 = 13,29$; $df = 3$; P valeur < 0.001). Plus précisément, l'effet se situe entre les deux températures extrêmes étudiées de 8 °C et 20 °C (P valeur < 0.001) et entre 8 °C et 10 °C (P valeur < 0.001).

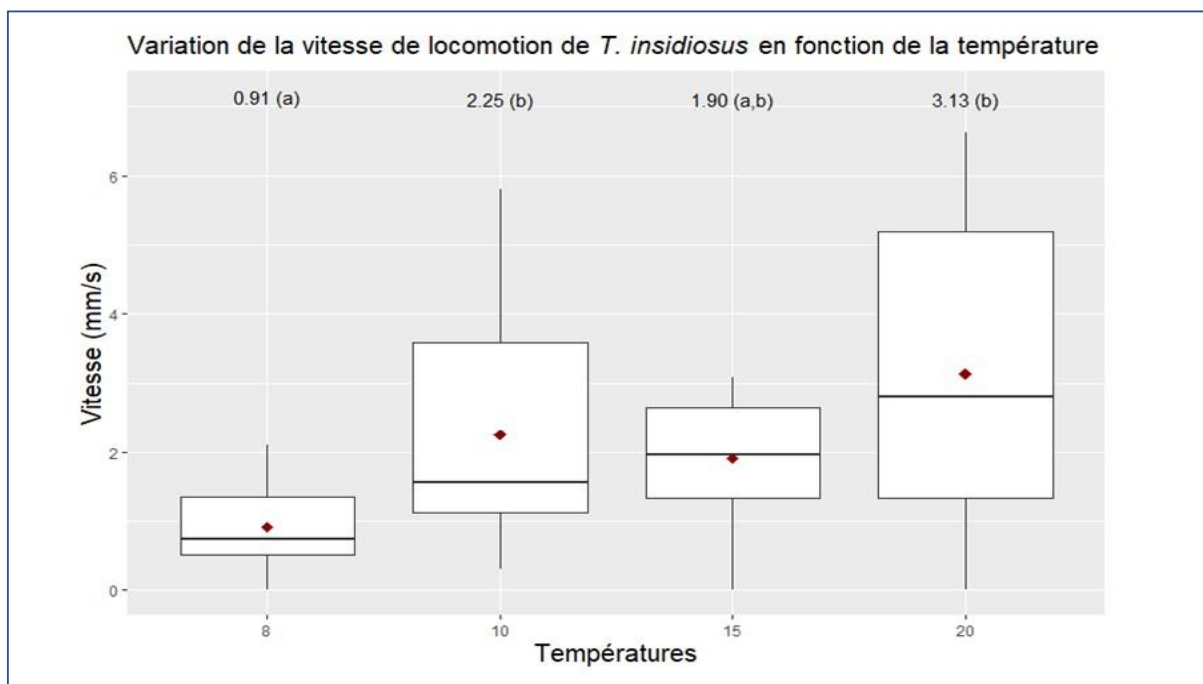


Figure 15 Variation de la vitesse de locomotion de *T. insidiosus* selon 4 températures d'intérêts et leur moyenne associée

5.2.4.2. Comportements en présence de psylles

5.2.4.2.1. Étude de la distance parcourue en présence de psylles

En ce qui concerne cette étude, la moyenne de distance parcourue en cm à 20 °C (134,70) dépasse amplement celles obtenues aux trois autres températures. En effet, celles-ci sont 4 fois moins grandes qu'à 20 °C. De plus, les boîtes à moustaches obtenues pour ces 3 températures montrent une variabilité très faible tout en gardant des valeurs parcourues assez petites hormis pour 5 individus. Enfin, le graphique met en évidence une variation plus

importante de distance parcourue lorsque le parasitoïde est à 20 °C tout en ayant des valeurs minimales supérieures à celles obtenues pour les 3 autres températures. Enfin, un effet significatif de la température sur la distance parcourue a été observé ($X^2 = 50,87$; $df = 3$; $P \text{ valeur} < 0.001$). Des différences de distance ont pu être analysées entre 8 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.001$), 10 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0,001$), 15 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.001$) et 8 °C et 15 °C ($P \text{ valeur} < 0.001$).

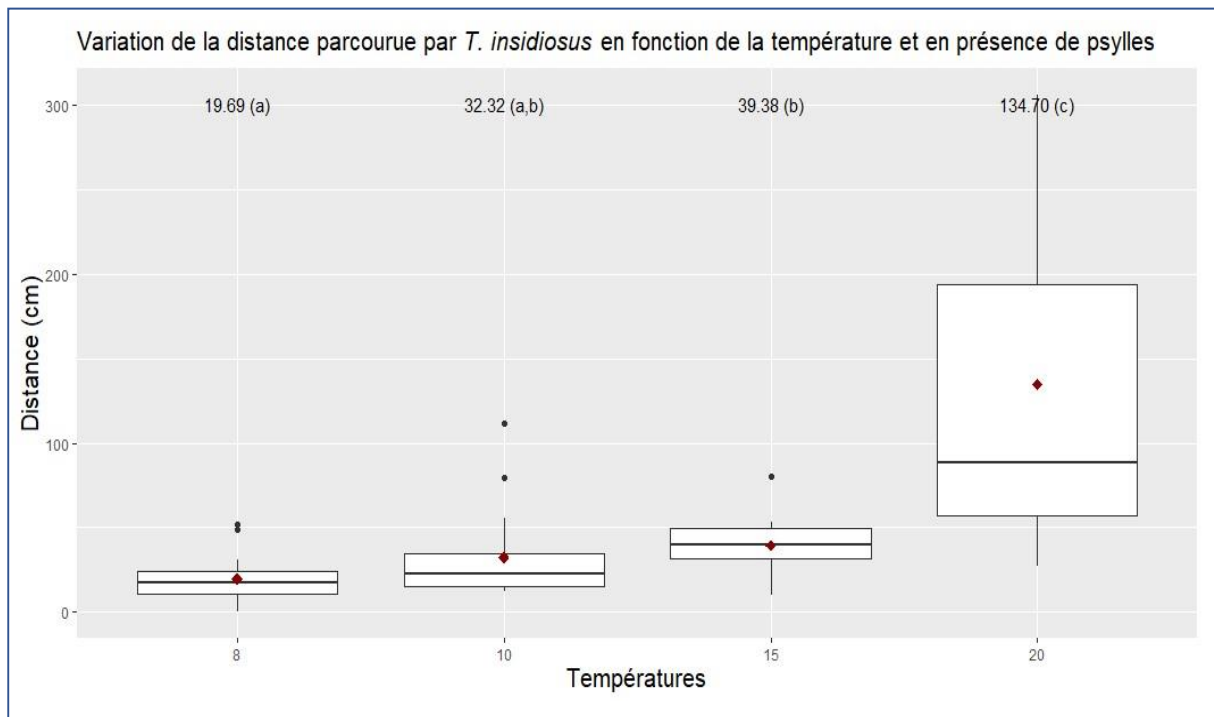


Figure 16 Variation de la distance parcourue par *T. insidiosus* selon 4 températures d'intérêts et leur moyenne associée

5.2.4.2.2. Étude du temps de locomotion en présence de psylles

L'analyse des moyennes permet de mettre en avant une augmentation de croissance du temps de mouvement en secondes en présence de psylles. En effet, ce temps de mouvement passe de 298 à 8 °C vers 450 à 10 °C. Enfin, il passe de 632 à 15 °C pour finalement atteindre 949 à 20 °C. De manière graphique, cette tendance est également bien visible. Enfin, cette expérience a révélé un effet de la température sur le temps de mouvement de *T. insidiosus* ($X^2 = 13,60$; $df = 3$; $P \text{ valeur} < 0.001$). Néanmoins, il semblerait que la variation des temps de mouvement au sein de chaque température est trop importante pour pouvoir affirmer statistiquement une différence de temps entre chaque température. En effet, le test de Tuckey n'a pu mettre en évidence une différence de temps de mouvement qu'entre 8 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.01$).

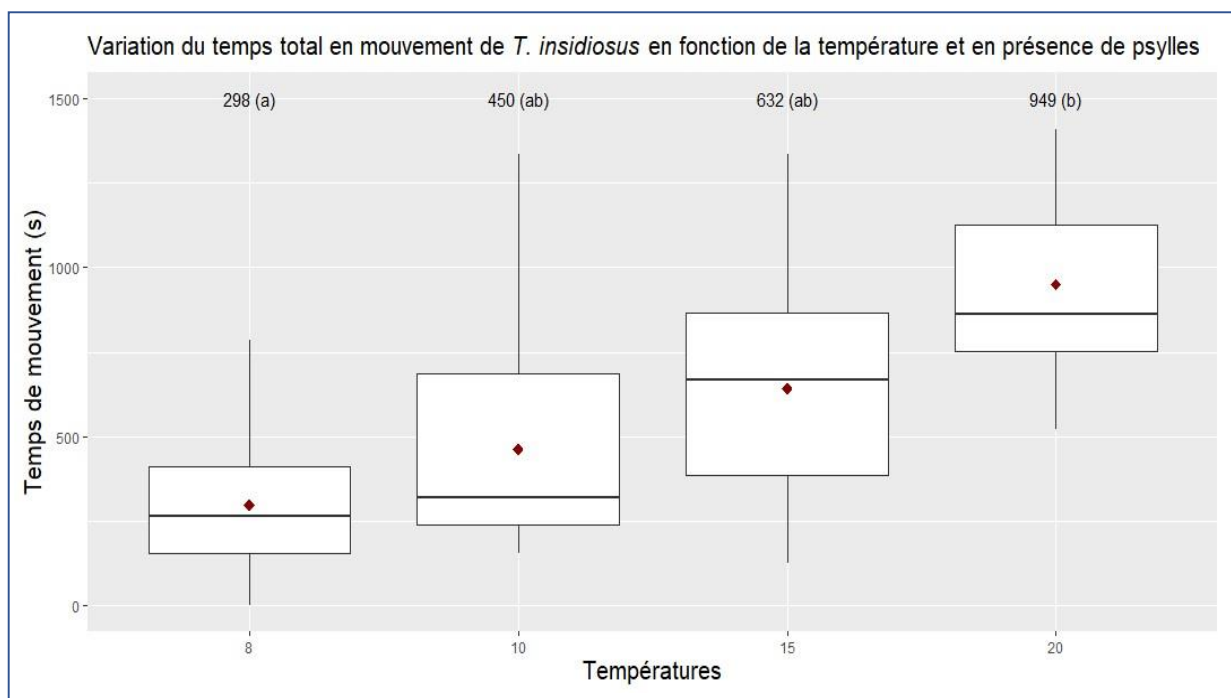


Figure 17 Variation du temps en mouvement (s) de *T. insidiosus* selon 4 températures d'intérêts et leur moyenne associée

5.2.4.2.3. Étude de la vitesse de locomotion en présence de psylles

La comparaison des moyennes des vitesses en mm/s souligne l'absence d'effet entre 8 °C (0,60), 10 °C (0,69) et 15 °C (0,68). En effet, ces 3 moyennes sont fort similaires. À l'inverse, la moyenne de vitesse en mm/s obtenue à 20 °C (1,30) est 2 fois supérieure à celle obtenue aux 3 autres températures. L'analyse des boîtes à moustaches permet également d'insister sur le faible taux de variation de la vitesse de déplacement entre 8 °C, 10 °C et 15 °C. Finalement, le graphique met en évidence la présence d'un individu ayant montré une vitesse anormalement élevée à 15°. Enfin, cette expérience a permis de mettre en avant un effet significatif de la température sur la vitesse de locomotion du parasitoïde ($X^2 = 20,40$; $df = 3$; $P \text{ valeur} < 0.001$). Plus précisément, il y a un effet significatif de la vitesse entre 8 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.001$), 10 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.004$) et 15 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.002$).

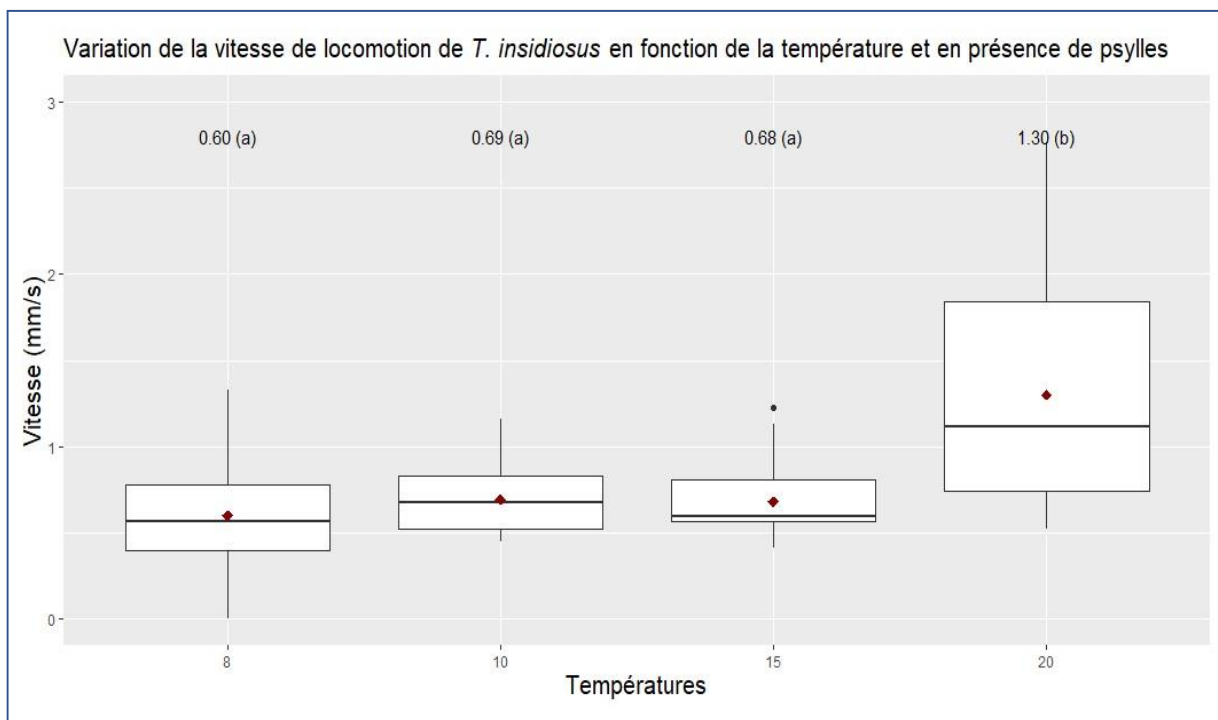


Figure 18 Variation de la vitesse de locomotion de *T. insidiosus* selon 4 températures d'intérêts et leur moyenne associée en présence de psylles

5.2.4.2.4. Comparaison des vitesses de locomotion entre la présence et l'absence de psylles

Cette comparaison permet de mettre en avant des moyennes de vitesses de déplacement en mm/s supérieures pour les parasitoïdes en absence de psylles. Ces moyennes sont respectivement de 2,25 mm/s en absence de psylles contre 0,69 en présence de psylles à 10 °C, de 1,90 mm/s contre 0,687 mm/s à 15 °C et de 3,13 mm/s contre 1,30 mm/s à 20 °C. De plus, l'analyse des boîtes à moustaches permet également de souligner cet effet. Enfin, la variation des données concernant cette vitesse est nettement plus faible en présence de psylles. Finalement, l'observation des valeurs les plus élevées se situe à 20 °C. L'analyse statistique des données a permis de mettre en évidence un effet significatif de la présence des psylles sur la vitesse de déplacement à 10 °C ($X^2 = 11,04$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0.001$), 15 °C ($X^2 = 16,10$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0.001$) et 20 °C ($X^2 = 5,89$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0.01$). La comparaison réalisée pour 8 °C n'a pas pu mettre en avant un effet des psylles sur la vitesse de déplacement ($X^2 = 0,83$; $df = 1$; $P \text{ valeur} > 0,36$).

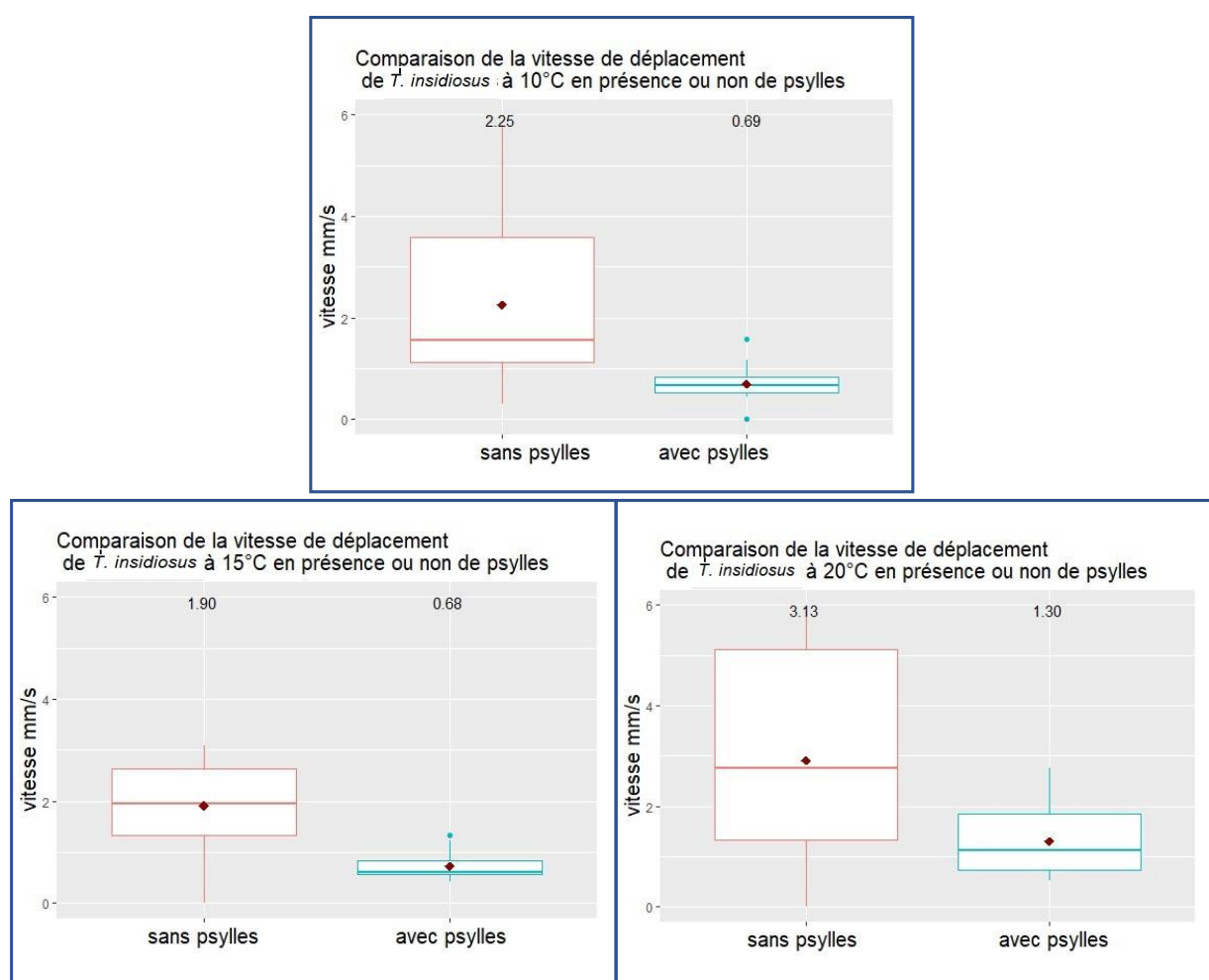


Figure 19 Graphiques de comparaison de la vitesse de déplacement de *T. insidiosus* en présence ou non de psylles selon 3 températures d'intérêts

5.2.4.2.5. Comparaison de la durée de déplacement entre la présence et l'absence de psylles

Pour cette expérience, l'analyse des données permet de mettre en avant des moyennes de temps en mouvement en secondes supérieures lorsque les parasitoïdes se trouvent en présence de psylles. À 8 °C, le parasitoïde s'est déplacé en moyenne 298 secondes avec présence de psylles contre 160 secondes sans. Pour la température de 10 °C, la moyenne est de 450 secondes contre 257 secondes en l'absence de psylles. Enfin, pour la température de 15 °C, la moyenne était de 632 secondes avec psylles pour 163 secondes sans psylles. C'est en présence de psylles que pour une même température, les temps en mouvement sont plus importants. L'analyse des boîtes à moustaches permet de mettre en évidence une variation plus faible des données lorsque le parasitoïde est seul dans son environnement. Les tests de comparaison de temps en mouvement n'ont pas pu mettre en évidence un effet de la présence d'hôtes lorsque le parasitoïde est placé à 20 °C ($X^2 = 2,14$; $df = 1$; $P \text{ valeur} > 0,14$). Par contre, il y a un effet significatif concernant les températures de 8 °C ($X^2 = 6,85$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0,01$), 10 °C ($X^2 = 5,89$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0,01$) et 15 °C ($X^2 = 18,095$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0,001$).

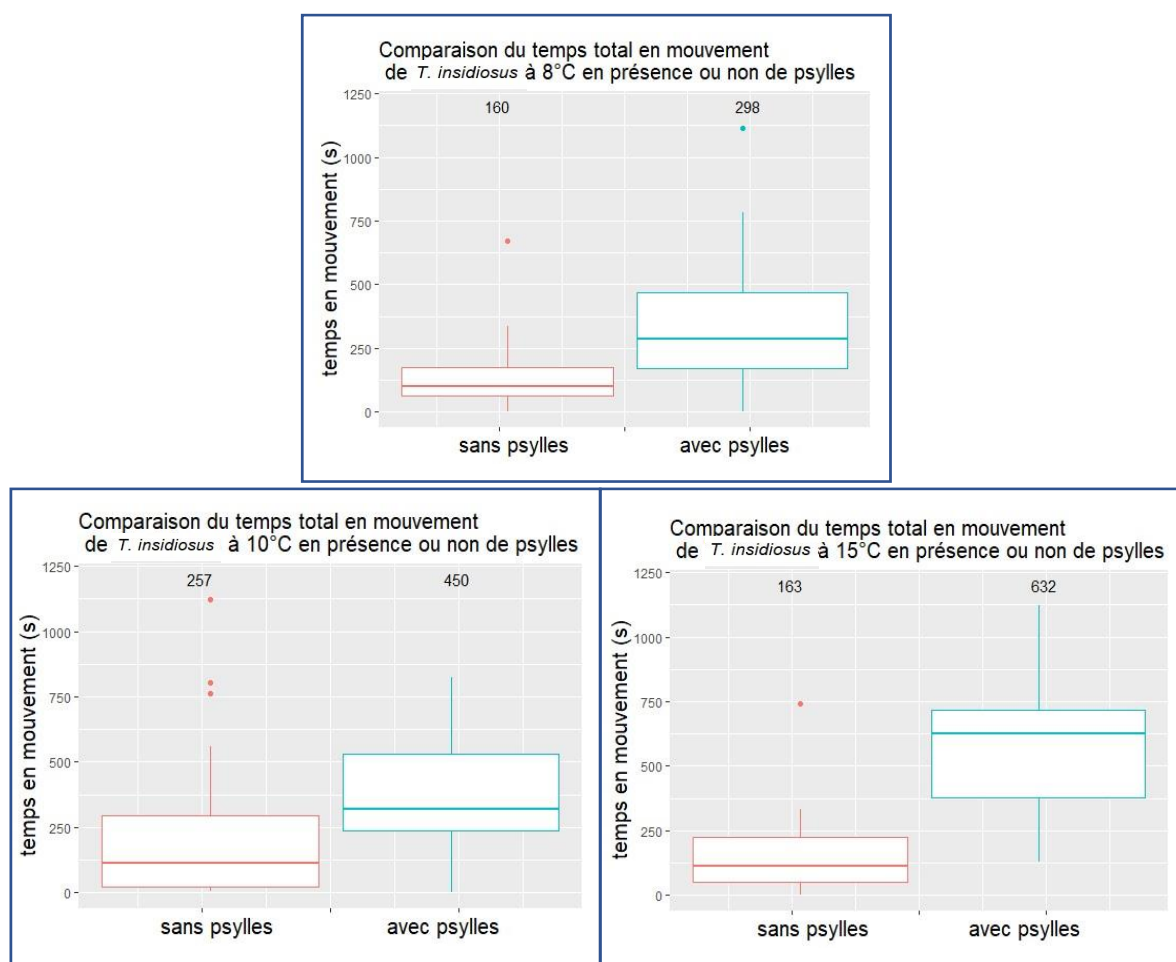


Figure 20 Graphiques de comparaison de la durée en mouvement de *T. insidiosus* en présence ou non de psylles selon 3 températures d'intérêts

5.2.4.2.6. Comparaison des distances parcourues entre la présence et l'absence de psylles

L'analyse statistique concernant la comparaison des distances parcourues en cm par *T. insidiosus* n'a pas permis de mettre en évidence un effet significatif de la présence d'hôte sur ce comportement pour les températures de 8 °C ($X^2 = 1,80$; $df = 1$; P valeur = 0,15) 10 °C ($X^2 = 1,49$; $df = 1$; P valeur > 0,2) 15 °C ($X^2 = 3,39$; $df = 1$; P valeur > 0,06) et 20 °C ($X^2 = 2,04$; $df = 1$; P valeur = 0,15).

5.2.4.2.7. Étude du nombre et de la durée de contacts antennaires

Comme mentionné précédemment, les contacts antennaires sont indispensables dans la recherche d'hôtes. En effet les récepteurs olfactifs présents dans ces antennes jouent un rôle très important dans la localisation de l'hôte (Vinson, 1976). Étant donné l'importance de ce comportement, une étude de l'influence du froid sur ce dernier semblait judicieuse.

De manière générale, les moyennes de contacts à 8 °C (1), 10 °C (1) et 15 °C (3) sont assez faibles puisqu'elles se situent entre 1 et 3 contacts. Enfin la moyenne de contacts à 20 °C est la plus importante des 4 températures avec une valeur de 7 contacts antennaires par individu (voir figurine 21). L'analyse des boîtes à moustaches permet de mettre en évidence une variation homogène du comportement aux 4 températures. Néanmoins, un nombre anormalement élevé de contacts antennaires est observé à 10 °C et 15 °C pour 3 individus. L'analyse de ces données a permis de mettre en exergue un effet significatif de la température sur le nombre de contacts antennaires réalisés par *T. insidiosus* ($X^2 = 36,46$; $df = 3$; P valeur < 0.001). Le test de Tuckey a révélé que les différences significatives de contacts antennaires se trouvaient entre 8 °C et 20 °C (P valeur < 0.001), 10 °C et 20 °C (P valeur < 0.001) et 15 °C et 20 °C (P valeur < 0.01).

En ce qui concerne les durées de contact antennaires, l'analyse de ce comportement a nécessité une modification du jeu de donnée pour éviter que ce dernier soit non balancé et qu'il soit dès lors non traitable d'un point de vue statistique. En effet, les 4 températures possédaient un nombre d'échantillons différent. Dès lors, le nombre d'échantillons le plus faible des 4 températures a été choisi comme valeur de référence. Pour les 3 autres températures, une randomisation du choix des échantillons pour arriver à la valeur d'échantillonnage fixée a été réalisée. Le nombre d'échantillons par température était ici de 10 individus et non 17. L'analyse des moyennes permet de mettre en avant une diminution progressive de la durée de contact lorsque les températures augmentent (voir figure 21). Néanmoins, certaines durées de contacts extrêmes sont présentes à 8 °C, 10 °C et 20 °C. L'analyse des boîtes à moustaches met

également en évidence une plus faible variation du comportement étudié à 15 °C et 20 °C en comparaison à 8 °C et 10 °C.

Un effet significatif de la température sur la durée de contact antennaire par psylle parasité a pu être mis en évidence ($X^2 = 21,30$; $df = 3$; P valeur < 0.001). Plus précisément, cet effet se situe entre 8 °C et 15 °C (P valeur < 0.001) et 8 °C et 20 °C (P valeur < 0.01). Une P valeur légèrement supérieure à 5 % a été obtenue pour la comparaison entre 8 °C et 10 °C, ce qui pourrait sous-entendre un effet léger potentiellement dilué par le manque de réplicats.

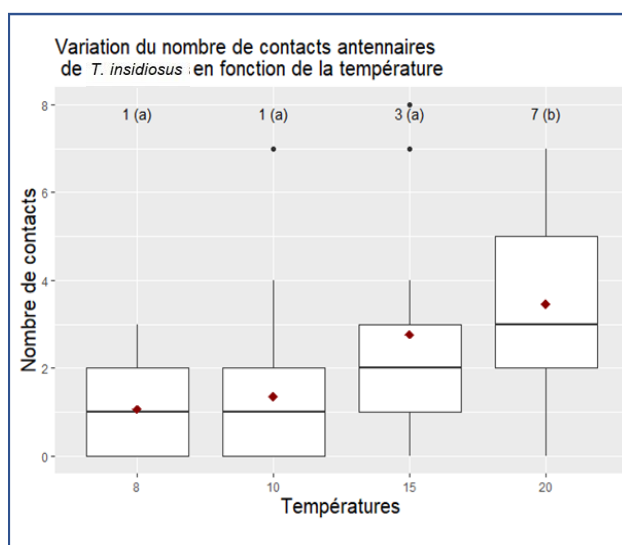


Figure 21 Variation des contacts antennaires de *T. insidiosus* en présence d'hôtes selon la température étudiée et leur moyenne

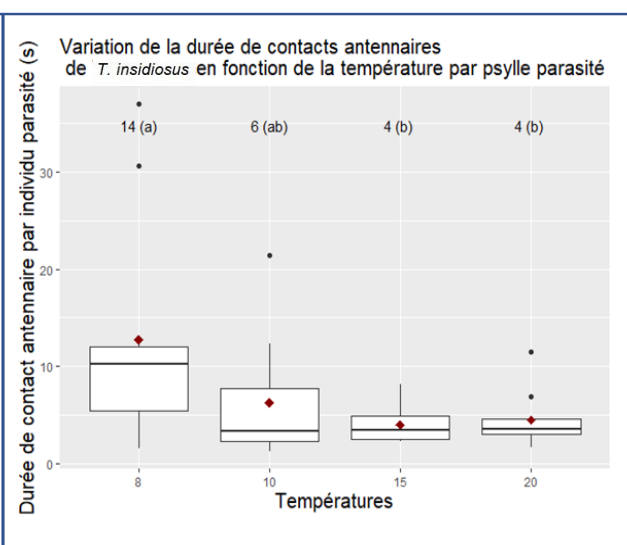


Figure 22 Variation de la durée de contacts antennaires par psylle parasité par *T. insidiosus* selon la température étudiée et leur moyenne associée.

5.2.4.2.8. Étude du nombre d'insertions et de la durée d'insertion d'ovipositeur

En ce qui concerne cette expérience, les insertions réalisées à 8 °C et 10 °C sont très infimes puisqu'en moyenne un individu n'insère qu'une seule fois son ovipositeur (voir figure 23). Une légère augmentation se dessine en augmentant les températures, mais néanmoins, les moyennes des valeurs obtenues à 15 °C (2) et 20 °C (3) sont assez faibles. Dès lors, pratiquement aucune insertion d'ovipositeur n'a été observée avant 15 °C. Cependant, l'insertion d'ovipositeur est un élément essentiel dans le comportement de parasitisme d'un parasitoïde. Enfin, ce faible taux d'insertions n'a malheureusement pas permis d'analyser un potentiel taux d'adéquation en fonction de la température. Finalement, l'analyse des données a révélé un effet significatif de la température sur le nombre d'insertions d'ovipositeur de *T. insidiosus* ($X^2 = 25,45$; $df = 3$; $P \text{ valeur} < 0.001$). Les différences se situent entre 8 °C et 15 °C ($P \text{ valeur} < 0.01$), 8 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.001$), 10 °C et 15 °C ($P \text{ valeur} < 0.01$) et 10 °C et 20 °C ($P \text{ valeur} < 0.001$).

L'analyse des durées d'insertion d'ovipositeurs a également nécessité une modification du jeu de donnée pour éviter que ce dernier soit non balancé et qu'il soit dès lors non traitable d'un point de vue statistique. En effet, les 4 températures possédaient un nombre d'échantillons différent. Dès lors, le nombre d'échantillons le plus faible des 4 températures a été choisi comme valeur de référence. Pour les 3 autres températures, une randomisation du choix des échantillons pour arriver à la valeur d'échantillonnage fixée a été réalisée. Le nombre d'échantillons par température était ici de 3 individus et non 17. La comparaison des moyennes laisse supposer une assez grande différence de valeurs obtenues. Il semblerait donc que plus la température est faible, plus la durée d'insertion d'ovipositeur serait longue. En effet, on note une moyenne de durée d'insertion de 143 secondes lorsqu'un parasitoïde est soumis à 8 °C. Ensuite, cette moyenne semble descendre au plus la température augmente. Le temps d'insertion diminue à 88 secondes pour 10 °C puis de 35 à 37 secondes pour 15 °C et 20 °C. Cette diminution du temps d'insertion est également mise en avant de manière graphique par les boîtes à moustaches. De plus, la comparaison des boîtes à moustaches permet de mettre en avant une assez faible variation des valeurs obtenues pour 8 °C, 15 °C et 20 °C. La variation trop importante couplée au faible nombre de réplicats ne permet pas de distinguer une tendance concernant l'expérience à 10 °C. Malheureusement, aucun effet significatif n'a pu être observé

(P valeur = 0,06). Cependant, il est probable qu'un nombre plus important d'échantillons aurait pu souligner cet effet.

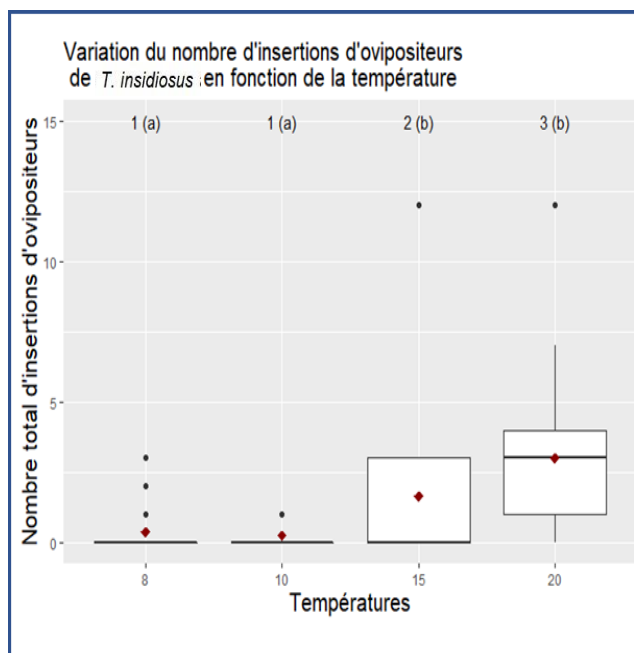


Figure 23 Variation du nombre d'insertions d'ovipositeurs par psylle parasité par *T. insidiosus* selon la température étudiée et leur moyenne associée.

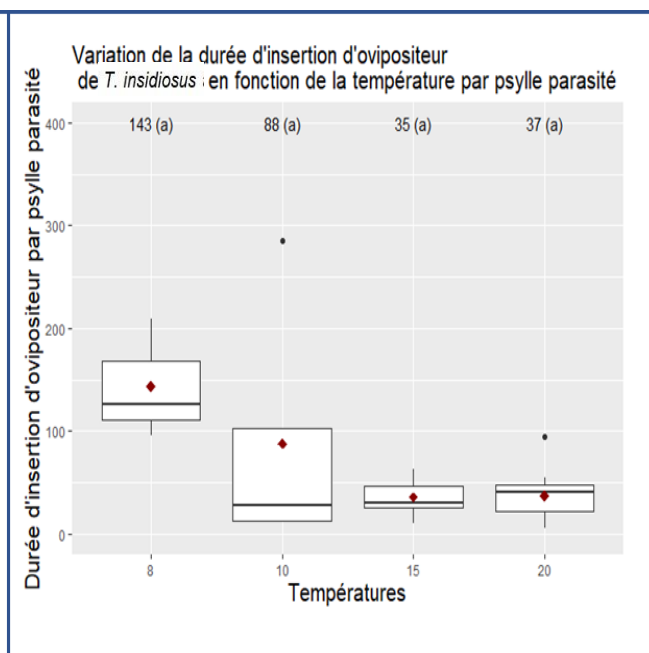


Figure 24 Variation de la durée d'insertion d'ovipositeur par psylle parasité selon la température étudiée et leur moyenne associée.

5.2.4.2.9. Étude du nombre et de la durée de comportements de nettoyage

L'analyse des moyennes du nombre de comportements de nettoyage met en avant une augmentation croissante du comportement à mesure que la température augmente. En effet, le nombre de comportements de nettoyage passe de 5 à 8 °C, vers 8 pour 10 °C, 13 à 15 °C et finalement 23 pour 20 °C. Cette tendance est observable de manière graphique également (voir figure 25). Enfin, l'analyse via les boîtes à moustaches montre une variation plus faible du nombre de comportements aux températures de 8 °C et 10 °C. En comparaison, les valeurs du comportement réalisé à 15 °C et 20 °C présentent plus de variations. La présence de valeurs anormalement élevées à ces températures et d'une valeur très basse à 10 °C est également à prendre en compte. Finalement, l'analyse statistique de ces données a permis de mettre en avant un effet significatif de la température sur le nombre de comportements de nettoyage chez *T. insidiosus* ($X^2 = 84,47$; $df = 3$; P valeur < 0.001). L'analyse du test de Tuckey révèle que l'effet est présent entre les températures de 8 °C et 15 °C (P valeur < 0.001), 8 °C et 20 °C (P valeur < 0.001), 10 °C et 15 °C (P valeur < 0.01), 10 °C et 20 °C (P valeur < 0.001) et 15 °C et 20 °C (P valeur < 0.001).

En ce qui concerne les résultats de durée de nettoyage du parasitoïde, l'analyse des moyennes souligne une diminution de la durée lorsque la température augmente. Cette tendance est observable à partir de 10 °C où la moyenne de durée de nettoyage est de 1313 secondes. En effet, la valeur de la moyenne à 8 °C (1380) est quasiment identique à celle obtenue à 10 °C. Ensuite, cette moyenne passe à 1052 secondes pour 15 °C et finalement 948 secondes pour 20 °C. L'analyse des boîtes à moustaches souligne également cette diminution des moyennes de manière graphique. Finalement, ces données ont permis de mettre en avant un effet significatif de la température sur la durée de nettoyage de *T. insidiosus* ($X^2 = 19,26$; $df = 3$; P valeur < 0.001). Cet effet est présent entre 8 °C et 15 °C (P valeur < 0.001), 8 °C et 20 °C (P valeur < 0.001), 10 °C et 15 °C (P valeur < 0.01), 10 °C et 20 °C (P valeur < 0.001) et 15 °C et 20 °C (P valeur < 0.01).

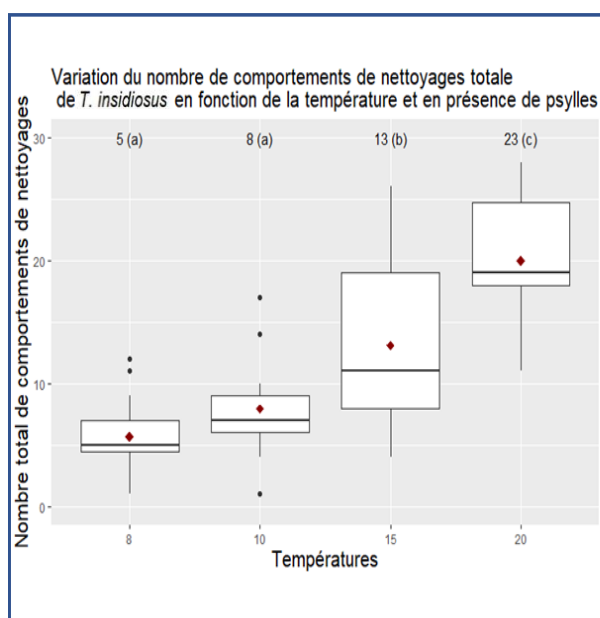


Figure 25 Variation du nombre de comportements de nettoyage par *T. insidiosus* selon la température étudiée et leur moyenne associée.

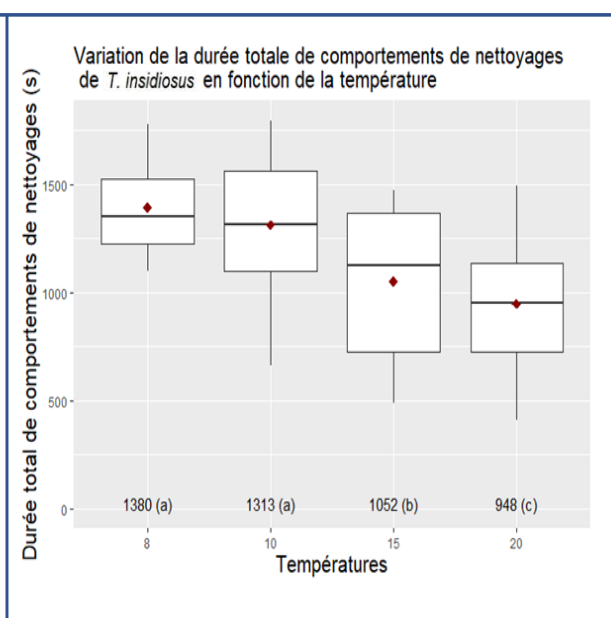


Figure 26 Variation de la durée de comportements de nettoyage par *T. insidiosus* selon la température étudiée et leur moyenne associée.

5.2.4.2.10. Étude de la conservation des psylles post-expérimentation

L'analyse des données de survie avait pour but de mettre au point une méthode de conservation des psylles post-expérimentaux en réduisant le taux de mortalité le plus possible. En effet, le nombre de morts sur feuille de poirier posée sur Agar était trop important. Cette mortalité précoce a eu des conséquences sur l'expérience. Initialement, les psylles parasités après l'expérience de l'étude comportementale devaient être conservés pendant 2 semaines pour compter le nombre d'éclosions de parasitoïdes issus de ces psylles parasités. Ceci n'a donc pas pu être fait puisque les psylles mouraient beaucoup trop rapidement sur le milieu de conservation initialement choisi. Le choix s'est donc porté sur une conservation plus naturelle directement réalisée sur plants de poirier. Suite à cela, la moyenne des résultats obtenue pour la conservation sur plant de poirier montre un nombre de morts quasiment 2 fois moins important que sur Agar (5 contre 11). Dès lors, cette comparaison de moyenne permet de mettre en évidence un taux de survie plus intéressant sur plant de poirier. De manière statistique, ces données ont montré un effet du milieu sur le nombre de psylles morts. ($X^2 = 18,72$; $df = 1$; P valeur < 0.001). Néanmoins, la réalisation de cette expérience n'a pas permis d'obtenir un nombre d'échantillon balancé pour les 2 niveaux du facteur. En effet, les échantillons issus du milieu artificiel étaient constitués de 55 lots de 15 psylles alors que ceux destinés au milieu sur plant de poirier n'en comptaient que 29. Enfin, ces données pourraient servir de piste lors de la mise en place d'un protocole expérimental nécessitant un milieu de conservation de psylles.

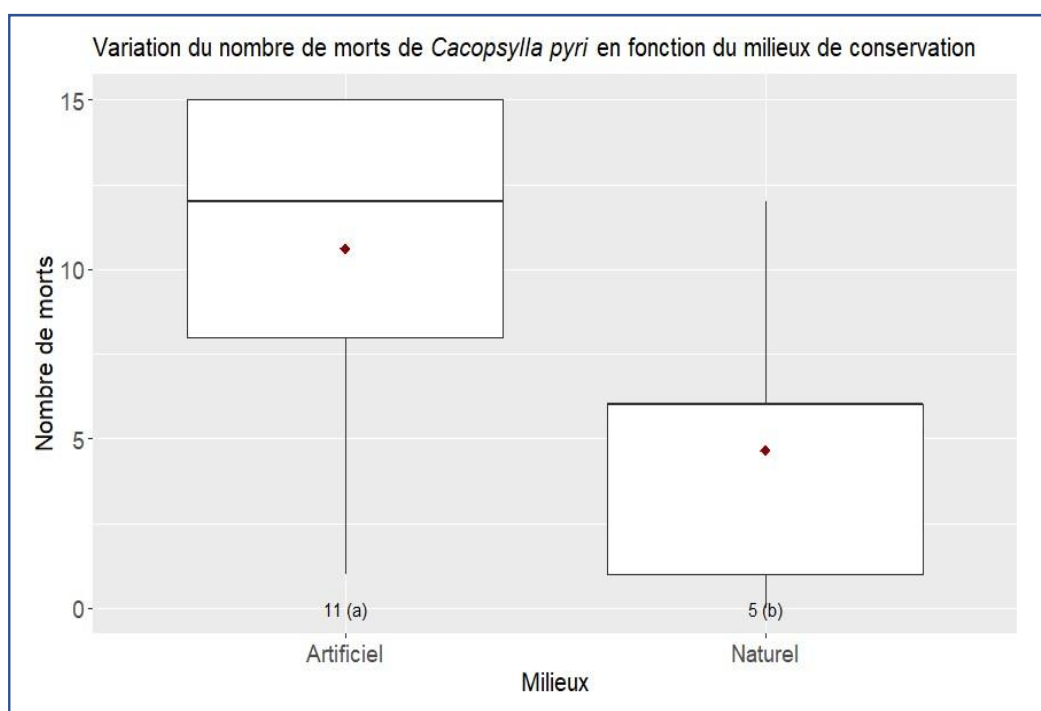


Figure 27 Variation du nombre de morts de psylles conservés après expérimentation selon la méthode de conservation et la moyenne associée.

5.2.4.2.11. Expériences non significatives

En ce qui concerne l'influence de la température sur le comportement de méprise, aucun effet significatif n'a pu être observé ($X^2 = 2,44$; $df = 1$; P valeur = 0,45). Cette absence d'effet pourrait s'expliquer par le très faible nombre de méprises ayant eu lieu lors des expériences. 6 individus seulement sur les 68 ont réalisé ce comportement. Aucun effet n'a également pu être mis en évidence concernant l'influence de la température sur le comportement de saut ($X^2 = 0,01$; $df = 1$; P valeur = 0,94). Ce comportement n'a pu être observé que par 12 individus. Enfin, aucun comportement de prédation n'a été observé sur l'ensemble des échantillons.

5.2.5. Discussion

Cette expérience sur l'étude comportementale du parasitoïde *T. insidiosus* a permis de démontrer que la température avait un réel effet significatif sur l'écologie de cette espèce. En effet, que ce soit en présence ou en absence de psylles, une diminution de température influence négativement les comportements nécessaires au maintien du fitness de *T. insidiosus*. Les résultats concernant la vitesse de déplacement, le temps en mouvement et la distance parcourue en absence de psylles ont tous les 3 montré une différence très importante des moyennes entre 20 °C et les trois autres températures testées (8 °C, 10 °C et 15 °C). On observe une distance parcourue de 10 à 20 fois plus importante à 20 °C qu'aux autres températures. Il en est de même pour le temps en mouvement qui se trouve être 4 à 5 fois plus grand à 20 °C. Enfin, la vitesse de déplacement à 20 °C est 2 à 3 fois plus importante qu'aux trois autres températures. Il semblerait donc qu'en absence de psylles une température inférieure à 20 °C ne permette pas une réalisation optimale des comportements de déplacement du parasitoïde. Notre hypothèse de départ supposant qu'une diminution de la température devrait provoquer une diminution des comportements de déplacement chez le parasitoïde coïncide avec ces résultats.

En ce qui concerne les résultats de vitesse de déplacement, de temps en mouvement et de distance parcourue lorsque le parasitoïde est en présence de psylles, la même tendance est observée. La température semble influencer également de manière négative les comportements cités précédemment. La distance parcourue était 5 fois moins importante lorsque la femelle était placée à une température inférieure à 20 °C. La vitesse de déplacement était 2 à 3 fois supérieure à 20 °C qu'aux trois autres températures. Enfin, une augmentation progressive du temps en mouvement était corrélée avec l'augmentation des températures.

L'influence des basses températures sur le comportement des parasitoïdes est une notion importante puisque ces derniers sont des organismes ectothermes. Dès lors, une variation de la température peut provoquer une réponse non souhaitable pour le fitness de ces individus. De manière physiologique, un grand nombre de comportements peuvent varier en fonction de la température corporelle engendrée par le milieu extérieur. Schmidt et Pak (1991) soulignent l'effet que les diminutions de températures peuvent avoir sur les contractions musculaires, la consommation d'oxygène et la puissance musculaire produite par le corps provoquant en finalité une diminution de la vitesse de déplacement et de vol (Schmidt & Pak, 1991). Schmidt & Smith émettent également l'hypothèse qu'une diminution de comportements de vitesse de déplacement pourrait également être médiée par une diminution du taux d'impulsions neurales produisant à terme un retard dans l'action de mouvement (Schmidt & Smith, 1987).

Les informations issues de la littérature traitant de l'influence négative des températures sur les comportements de déplacement des Encyrtidae sont encore très faibles à ce jour. Néanmoins, celles concernant d'autres familles de parasitoïdes permettent de supporter les résultats obtenus pour *T. insidiosus*. En effet, une expérience réalisée sur *Aphidius colemani* et *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) par Jerby *et al.*, (2015) a permis de mettre en évidence l'influence de la température sur les capacités de dispersion de ces individus. La vitesse de déplacement était également influencée négativement lorsque la température diminuait. Néanmoins, les températures testées durant cette expérience étaient différentes de celles utilisées pour *T. insidiosus*. Celles-ci étaient de 20 °C, 25 °C et 30 contre 8 °C, 10 °C, 15 °C et 20 °C pour *T. insidiosus*. Cette différence de température est à prendre en considération, mais la biologie de l'espèce joue également un rôle dans les températures seuils auxquelles chaque parasitoïde peut être confronté. Une étude similaire réalisée sur l'espèce *Trichogramma brassicae* (Bezdenko) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) a également mis en évidence une augmentation de la vitesse de déplacement du parasitoïde lorsque l'individu était confronté à des températures croissantes. Les températures testées dans cette expérience se rapprochent de la gamme testée pour *T. insidiosus* puisque celles-ci étaient de 12 °C, 16 °C, 20 °C et 25 °C (Suverkropp *et al.*, 2001).

De manière générale, les basses températures ont affecté négativement les comportements de déplacement de *T. insidiosus*. Cependant, les résultats obtenus en présence et en absence de psylles montrent des différences non négligeables qu'il est bon de mettre en avant. En effet, la présence d'hôtes dans l'environnement du parasitoïde a engendré des vitesses de déplacement plus basses que lorsque la femelle était placée dans un environnement neutre, et ce, pour une même température. De plus, les temps totaux de déplacement en présence de psylles sont beaucoup plus longs que lorsque la femelle se trouve seule dans son environnement. Cela signifierait que la présence d'hôtes dans l'environnement stimule positivement les comportements de recherche chez la femelle et que cette dernière passe en moyenne plus de temps en mouvement pour rechercher des hôtes dans son environnement. De plus, elle diminuerait également la vitesse à laquelle elle se déplace dans son environnement. L'une des hypothèses serait que les kairomones dégagées par les hôtes stimuleraient positivement les femelles. Ces dernières passeraient plus de temps dans l'environnement à la recherche d'hôtes et donc passeraient plus de temps en mouvement. En effet, l'influence des kairomones sur les comportements de recherche d'hôtes est un élément connu chez les parasitoïdes (Peri *et al.*, 2006). Les kairomones correspondent à des messagers chimiques libérés par une espèce et qui

produisent une réponse physiologique et un bénéfice adaptatif chez une autre espèce (Laing, 1973). Ces éléments sont des facteurs clés dans la localisation des hôtes par les parasitoïdes (Lewis *et al.*, 1976). Des études ont déjà mis en évidence l'effet que peuvent avoir les kairomones sur l'efficacité de localisation de l'hôte et la modification des comportements de déplacement chez les parasitoïdes (Boyle *et al.*, 2020 ; Lewis *et al.*, 1972). De plus, une étude réalisée par Boyle *et al.*, (2020), a également pu mettre en évidence une diminution de vitesse de déplacement des parasitoïdes lorsque ces derniers étaient confrontés à la présence de kairomones issus des hôtes dans leur environnement. L'espèce étudiée était *Trissolcus japonicus* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae). Cette dernière a montré une vitesse de déplacement 2 à 3 fois plus faible en présence de kairomones. Ces valeurs coïncident avec la diminution de vitesse observée chez *T. insidiosus*. En effet la vitesse en présence de psylles était 2 fois moins importante.

Concernant les données relatives aux comportements de contacts antennaires et d'insertions d'ovipositeurs, en finalité, la température a également joué un rôle important dans la modulation de ces derniers. Globalement, les températures de 8 °C, 10 °C et 15 °C ont engendré un nombre très restreint de contacts antennaires. En comparaison, les contacts réalisés à 20 degrés étaient 3 à 7 fois plus importants. Pour ce qui est de la durée des contacts antennaires, les moyennes ont montré une durée plus courte de contact à 15 °C et 20 °C contrairement à 8 °C et 10 °C. Pour le nombre d'insertions d'ovipositeurs, une tendance similaire au nombre de contacts antennaires a pu être observée. Plus la température était haute, plus la femelle a réalisé des insertions d'ovipositeurs. Enfin, tout comme la durée de contacts antennaires, le temps d'insertion d'ovipositeurs diminuait avec l'augmentation des températures. Néanmoins ce dernier comportement n'a pas été réalisé de manière assez importante pour pouvoir valider statistiquement cette hypothèse. De manière générale, les comportements de contact antennaires et d'insertion d'ovipositeurs ont été assez peu observés sur les 68 échantillons. Dans le cadre de cette expérience, les températures de 8 °C, 10 °C et 15 °C n'ont pas permis aux parasitoïdes de réaliser efficacement des contacts et des insertions d'ovipositeurs sur les hôtes mis à dispositions. En effet, ces températures n'ont permis qu'un à trois contacts antennaires pour une seule insertion d'ovipositeurs, et ce, à des durées assez longues. C'est la température de 20 °C qui a montré les meilleurs résultats sur l'ensemble de ces comportements. Les hypothèses de Schmidt et Pak (1991) et Schmidt et Smith (1987) évoquées précédemment peuvent également être valables pour ces comportements. Le froid peut également engendrer un ralentissement des contractions musculaires, de consommation

d'oxygène et de la puissance musculaire produite. Il aurait été intéressant de pouvoir réaliser l'expérience sur une durée plus longue qu'une demi-heure. En effet, *T. insidiosus* possédant une charge en œuf assez faible (Berthe, 2018), il est possible qu'une femelle choisisse d'ovipositer sur des hôtes d'une qualité très élevée et de prendre un temps plus long pour les choisir. Néanmoins, augmenter de 2 à 3 fois la durée d'observation compliquerait considérablement la logistique du protocole.

Dans la littérature, la majeure partie des études sont focalisées sur l'impact du stockage à basse température des larves et les momies de parasitoïdes sur les traits d'histoires de vie de la forme adulte (van Baaren *et al.*, 2005). Malheureusement, très peu d'informations sont disponibles sur l'influence des basses températures induite sur un adulte et l'effet sur ses comportements. Néanmoins, les résultats obtenus sur les comportements de contacts antennaires et des comportements d'ovipositions de parasitoïdes ayant été conditionnés au froid au stade larvaire vont dans le sens des résultats obtenus pour *T. insidiosus*. Une étude réalisée sur le stockage au froid des larves de *Anaphes victus* (Hymenoptera: Mymaridae) a montré des résultats comportementaux similaires à ceux observés chez notre espèce lorsque les adultes réalisaient des comportements de recherche d'hôtes (van Baaren *et al.*, 2005).

Enfin, les comportements relatifs aux nettoyages ont également montré des résultats intéressants. En effet, la température a eu une influence significative sur le nombre de fois qu'une femelle parasitoïde décidait de stopper son déplacement dans le but de réaliser un comportement de nettoyage. Plus précisément, plus les températures étaient basses, plus le nombre de comportements de nettoyage était restreint. Néanmoins, ce comportement est à coupler avec le temps consacré au nettoyage puisque ce dernier augmentait de manière conséquente avec la diminution des températures. Autrement dit, aux basses températures, le nombre de comportements de nettoyage était plus faible, mais la durée de ces comportements était plus longue. De plus, le temps total de nettoyage pour 30 minutes d'expérience était également plus long pour les températures de 8 °C (143 s) et 10 °C (88 s) en comparaison aux 2 autres (35 s et 37 s). De manière générale, pour un même comportement, plus il faisait froid, plus le temps de réalisation de ce comportement était long. De plus, la mise en évidence de l'importance des comportements de nettoyage chez *T. insidiosus* avait déjà été soulignée par Le Goff *et al.*, (2020). Dans une expérience concernant le choix du stade préférentiel de l'hôte chez *T. insidiosus*, l'espèce avait montré une allocation de plus de la moitié de son temps aux comportements de nettoyage. L'hypothèse soulignée par Le Goff *et al.*, (2020) est que la grosse quantité de miellat produite par les psylles et pouvant se retrouver sur le parasitoïde demandait

un temps de nettoyage important. En effet, les grandes quantités de sucres composant le miellat peuvent être une source de nutriment important pour des bactéries et des mycètes. Par la même occasion, une autre hypothèse émise est que la synthèse de miellat chez les psylles peut également être un comportement sélectionné dans le but de diminuer le temps que le parasitoïde peut allouer pour réaliser des comportements de prédation et de parasitisme (Le Goff *et al.*, 2020). De manière générale, les comportements de nettoyages sont très importants dans le règne animal. Chez la plupart des insectes, ces comportements permettent d'entretenir les parties du corps de l'animal (Zhukovskaya *et al.*, 2013 ; Novikova & Zhukovskaya, 2015). La perception de l'environnement chez les insectes étant très importante, la présence de comportement de nettoyage n'est pas anodine puisqu'il permet un entretien fréquent des organes sensoriels (Novikova & Zhukovskaya, 2015). Une étude réalisée chez l'espèce *Periplaneta americana* (Linnaeus) (Blattodea: Blattidae) a mis en évidence une accumulation de substances telle que l'acide formique, de l'acide stéarique, des microparticules de poussières et des hydrocarbures sur les antennes des individus immobilisés n'ayant pas la possibilité de réaliser des comportements de nettoyages (Böröczky *et al.*, 2013). L'auteur rajoute également que le nettoyage des organes sensoriels semble indispensable pour optimiser la réponse de l'insecte vis-à-vis de son comportement. Enfin, ce comportement permet également de rependre des substances antimicrobiennes et des substances cuticulaires sur l'ensemble du corps (Böröczky *et al.*, 2013). Concernant l'influence des basses températures sur les comportements et les durées de nettoyage, une autre hypothèse est qu'un même comportement serait tout simplement plus long à effectuer à basse température. Ceci serait logique chez les animaux ectothermes dont font partie les parasitoïdes. L'environnement du parasitoïde n'étant plus optimal et ce dernier n'ayant aucun autre patch à disposition, il resterait immobile et maximiserait sa survie en nettoyant ses organes sensoriels. Une autre réflexion pourrait être que ce comportement de nettoyage est dû à un taux de condensation trop élevé au sein de la boîte de Pétri. En effet l'interaction entre un taux d'humidité relative constant dans l'étuve avoisinant les 80 % et la diminution des températures a, sans doute, produit de la condensation dans le milieu expérimental. Ces microgouttes de condensations auraient pu se retrouver sur le corps du parasitoïde et provoquer cet excès de nettoyage. Dés, le conditionnement sous boîte de Pétri pour la réalisation de cette expérience n'est peut-être pas propice pour le parasitoïde.

La diminution générale des activités comportementales à basse température pourrait être liée au manque de réserves énergétiques chez les parasitoïdes testés à ces températures. En effet, les parasitoïdes testés à 8 °C et 10 °C ont subi, respectivement, 4 h 15 et 2 h 50 d'acclimatation.

Malgré une mise à disposition de miel durant ces temps d'acclimations, les parasitoïdes ont potentiellement épuisé leurs réserves énergétiques en sucre et en lipides pour compenser physiologiquement le choc thermique engendré par la diminution de température durant l'acclimation. De plus, aucune information concernant la consommation du miel mis à disposition des femelles dans notre expérience n'a pu être mise en évidence. En effet, une étude sur la survie et la longévité du parasitoïde *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) exposées aux basses températures a mis en évidence que les réserves énergétiques jouaient un rôle crucial pour sa survie (Colinet *et al.*, 2006). Parmi ces réserves, les lipides sont connus pour jouer un rôle important comme source d'énergie chez les parasitoïdes (Visser & Ellers, 2008). Néanmoins, des études ont mis en évidence que la conversion de glucides en lipides chez les parasitoïdes n'est pas toujours possible. De manière générale, une consommation de sucre issu de nectar ou de miel ne produit pas une augmentation de réserve lipidique chez la majeure partie des parasitoïdes (Visser & Ellers, 2008). Suite à cela, la consommation des réserves énergétiques et plus précisément de lipides durant l'acclimation aux basses températures est une piste à creuser lors d'expériences futures.

De plus, les femelles de l'expérience étant âgées de 24 à 72 h et n'ayant jamais étaient confrontées à une quelconque interaction avec des hôtes, elles n'ont donc pas pu réaliser de la prédation sur ceux-ci pour recharger leurs réserves lipidiques. Une étude de laboratoire réalisée par Takatsu *et al.*, (1993) a mis en évidence les effets que l'état physiologique et l'apprentissage pouvaient avoir sur le choix entre les hôtes et la nourriture chez l'espèce *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). Les individus nourris préalablement et possédant une expérience d'oviposition passée choisissaient préférentiellement de se diriger vers les odeurs appartenant aux hôtes plutôt que celles liées au nectar. À l'inverse les femelles sans expérience d'oviposition se dirigeaient vers la nourriture (Takatsu *et al.*, 1993). Dès lors, l'état de famine et l'expérience passée chez les parasitoïdes sont des facteurs importants à prendre en considération dans la recherche et l'interaction d'hôtes parasitoïdes. Dans le cas de l'expérience réalisée sur *T. insidiosus*, le fait que les femelles ont pu être à la fois déficitaires en lipides et sans expérience préalable vis-à-vis des hôtes peut être une explication au manque d'efficacité comportementale lorsque les températures étaient à 8 °C et 10 °C.

Étant donnée le faible taux d'activités comportementales observé à 8 °C et plus précisément le nombre d'insertion d'ovipositeurs, l'utilisation de *T. insidiosus* en protection de verger pourrait représenter un frein. En effet, comme mentionné précédemment, la première génération d'adultes de *T. insidiosus* apparaît au début du printemps (Le Goff *et al.*, 2020 ;

Tougeron *et al.*, 2021). À cette période, les températures moyennes en Belgique se situent entre 6,5 °C sur les hauts plateaux et 11 °C en basse et moyenne Belgique. De plus, les minimas peuvent descendre à -1 °C et la présence de gelées est encore possible (IRM, 2021). Dès lors, la gamme de température à laquelle *T. insidiosus* peut être confronté coïnciderait avec les températures auxquelles l'expérience réalisée sur ce parasitoïde a donné les moins bons résultats. Les capacités de parasitisme de *T. insidiosus* envers ses hôtes pourraient donc être limitées par les basses températures. Néanmoins, cette hypothèse d'altération des comportements de parasitisme à basse température reste à débattre et vérifier. En effet, cette expérience a été réalisée en laboratoire, dans un environnement ne reflétant que partiellement la réalité du terrain et sur des souches ayant été acclimatées à une température moyenne de 20 °C. Une étude réalisée sur le parasitoïde *Venturia canescens* (Hymenoptera: Euclyptidae) a pu mettre en évidence que la résistance aux basses températures pouvait être augmentée en fonction des températures de développement des individus. L'expérience consistait à mesurer le temps de récupération après un stress à 7 °C selon 3 températures de développement (17 °C, 25 °C et 30 °C). Les résultats ont montré que le parasitoïde se remettait plus rapidement du choc lorsque son développement avait été fait à 17 °C plutôt qu'à 30 °C (Foray *et al.*, 2013). Ceci pourrait également être le cas chez *T. insidiosus* puisque cette espèce se trouve au début de saison printanière. Il serait logique que dans son environnement naturel ses capacités de parasitisme soient supérieures à celles observées en laboratoire. Il serait intéressant de réitérer l'expérience d'observation comportementale réalisée dans le cadre de ce mémoire en y rajoutant différentes températures de développement. Finalement, un élément supplémentaire à l'hypothèse des différentes températures de développement est la notion de température fluctuante. En effet, des études ont mis en évidence qu'une exposition des parasitoïdes à des températures fluctuantes diminue les dommages physiologiques chez ces derniers (Ismail *et al.*, 2010). Ceci peut s'expliquer par le fait que des fluctuations de températures se situant autour des gammes de températures de survie d'un parasitoïde peuvent être favorables lorsque ce dernier est exposé à des températures plus extrêmes (Colinet *et al.*, 2015). Dans cette situation, les fluctuations de températures permettent une légère période de récupération qui peut être intéressante pour la réalisation des comportements de déplacement et de parasitisme (Delava *et al.*, 2016).

Enfin, un élément qu'il est également important de prendre en considération est l'influence des microclimats présents en verger qui pourrait favoriser l'activité comportementale de ce parasitoïde. Smith & Rutz (1991) ont pu mettre en évidence l'influence

de la composition des microhabitats sur les capacités de parasitisme de plusieurs parasitoïdes hyménoptères de la famille des Pteromalidae. Dans cette expérience, l'interaction de divers facteurs d'humidités et de luminosités avait été testée sur l'efficacité de parasitisme des parasitoïdes. Les résultats avaient montré des préférences différentes selon l'espèce (Smith & Rutz, 1991). Il est probable que les conditions mises en place dans la boîte de Pétri lors de l'expérience ne correspondent pas aux valeurs préférentielles des facteurs abiotiques présents en verger et étant favorable à *T. insidiosus*. Il serait intéressant de réaliser de futures expériences en tenant compte de la notion de microclimats en verger et de l'influence de différentes températures de développement sur les comportements de parasitisme. De plus il pourrait également être intéressant de placer la femelle parasitoïde et les psylles sur plants de poirier directement. Cette mise en place expérimentale pourrait se rapprocher des interactions qu'il est possible de retrouver sur le terrain. En effet, l'effet de la plante hôte est également une dimension à ne pas négliger. L'interaction tritrophique entre la plante hôte, l'hôte et le parasitoïde a son importance en lutte biologique. Une étude réalisée par Havill et Raffa (2000) sur l'interaction entre le parasitoïde *Glyptapanteles flavicoxis* (Marsh) (Hymenoptera: Braconidae), son hôte *Lymantria dispar* (Linnaeus) (Lepidoptera: Lymantriinae) et la plante hôte le peuplier noir (*Populus nigra*) a pu mettre en évidence l'importance que cette interaction peut avoir sur les qualités de parasitisme du parasitoïde. Les molécules dégagées par les plantes endommagées par le ravageur *L. dispar* attiraient 3 fois plus le parasitoïde que des hôtes se trouvant sur des plantes non endommagées. De plus, les hôtes élevés sur de la nourriture artificielle n'attiraient pas significativement les parasitoïdes (Havill & Raffa, 2000). Il est donc fort probable que le parasitoïde *T. insidiosus* montre des résultats plus intéressants si l'interaction tritrophique entre le plant de poirier, les psylles et le parasitoïde est respectée.

5.3. Expérience 2 : Étude de l'influence des basses températures sur la charge en œufs du parasitoïde *Trechnites insidiosus*.

5.3.1. Objectif

Cette expérience vise à mettre en exergue l'influence que peuvent avoir les basses températures sur la charge en œufs chez l'espèce *T. insidiosus*. Pour y parvenir, la charge en œufs de femelles parasitoïdes est analysée sous l'influence de 2 températures, 10 °C et 20 °C.

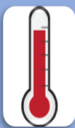
		
	• Seule à 20°C • Pendant 10 jours après émergence • Hypothèse : Charge en œufs maximale	• Seule à 10°C • Pendant 10 jours après émergence • Hypothèse : Charge en œufs minimale

Figure 28 Tableau de synthèse concernant l'expérience de charge en œuf de *T. insidiosus*

5.3.2. Protocole

Afin de réaliser cette expérience, 2 températures ont été appliquées sur des femelles standardisées (voir chapitre 4.2.2.1). Ces femelles étaient toutes adultes et âgées de 24 h à 72 h lors du début de l'expérience. L'influence de la température sur la charge en œufs a été testée via 20 °C et 10 °C (voir figure 28).

Pour ce faire, 30 répétitions ont été réalisées. Chaque répétition contenait 2 Falcons, avec à l'intérieur, 1 seule femelle parasitoïde. Ensuite, 1 Falcon sur les 2 étés mis à incuber pendant 10 jours dans une étuve Memmert® 110 à 20 °C avec une photopériode de 16 L : 8 D et une humidité relative de 80 %. Enfin, le deuxième était mis à incuber en chambre froide à $10,5 \pm 0,5$ °C avec une photopériode de 16 L : 8 D et une humidité relative de 80 ± 10 %. Une répétition était donc composée de 2 femelles parasitoïdes. Lorsque les 10 jours étaient atteints, les Falcons furent conservés au congélateur à une température de -20 °C.

Sur les 30 répétitions, 20 ont été disséquées pour y compter le nombre d'œufs présents dans chaque femelle parasitoïde. Pour ce faire, une femelle était déposée sur une lamelle en verre elle-même placée sur un fond blanc sous un binoculaire de la marque Leica KL160 LED®. Une goutte d'eau a été versée sur la femelle pour éviter une sécheresse trop rapide suite aux lumières émises par le binoculaire. La première étape consistait en une ablation de la tête, du thorax, des ailes et si possible des 3 paires de pattes à l'aide de 2 seringues HSW® de 1 ml (voir figure 29).



Figure 29 seringue de la marque HSW® utilisée pour réaliser les dissections

Ensuite, la face dorsale de l'abdomen fut placée contre le support et une ouverture de la face ventrale a été réalisée à l'aide des extrémités des 2 seringues (voir figure 30). L'intérieur de l'abdomen a été vidé et le comptage des œufs réalisé. Enfin, une lamelle couvre objet fut déposée sur le contenu de la femelle parasitoïde dans le but de sceller la dissection et de réaliser un dernier comptage sous divers angles de vues.



Figure 30 séparations de la tête, le thorax et l'abdomen (à gauche) et mise en évidence d'œuf de parasitoïde *T. insidiosus* (à droite)

En ce qui concerne les 10 autres répétitions, une analyse quantitative des réserves en lipides présents dans chacun des individus devait être réalisée selon la méthode décrite par Colinet *et al.*, (2006). Malheureusement, cette expérience n'a pas pu être mise en place par manque d'émergence du parasitoïde étudié.

5.3.3. Statistique

À partir des résultats obtenus pour l'expérience de la charge en œuf, l'analyse de la distribution des résidus a été vérifiée visuellement au moyen des histogrammes des valeurs

résiduelles. Dans le cas de cette expérience, la véracité du modèle a été testée via l'absence de sur dispersion (ratio de sur dispersion < 1.5).

En ce qui concerne cette expérience, un modèle linéaire généralisé mixte (GLMM, négative binomial distribution) a été réalisé suite à la présence de sur dispersion. Ensuite, une analyse de la variance avec une statistique de test suivant la loi de Chi-carré a également été testé avec la température comme facteur fixe d'intérêt et la variable réplikat en effet aléatoire.

5.3.4. Résultats

5.3.4.1. Variation de la charge en œufs de *T. insidiosus* en fonction de la température

La comparaison des moyennes souligne une différence significative de 4 œufs en moins par femelle lorsqu'elles ont été mises à 10 °C (11) par comparaison avec une température de 20 °C (15). Enfin, la comparaison des boîtes à moustaches laisse également paraître une différence de charge en œufs entre les femelles exposés 10 jours à 10 °C et celles exposées à 20 °C. Enfin, L'analyse statistique des données concernant la charge en œufs des femelles étudiées a permis de mettre en évidence un effet de la température sur la charge en œufs ($X^2 = 5,00$; $df = 1$; $P \text{ valeur} < 0.01$).

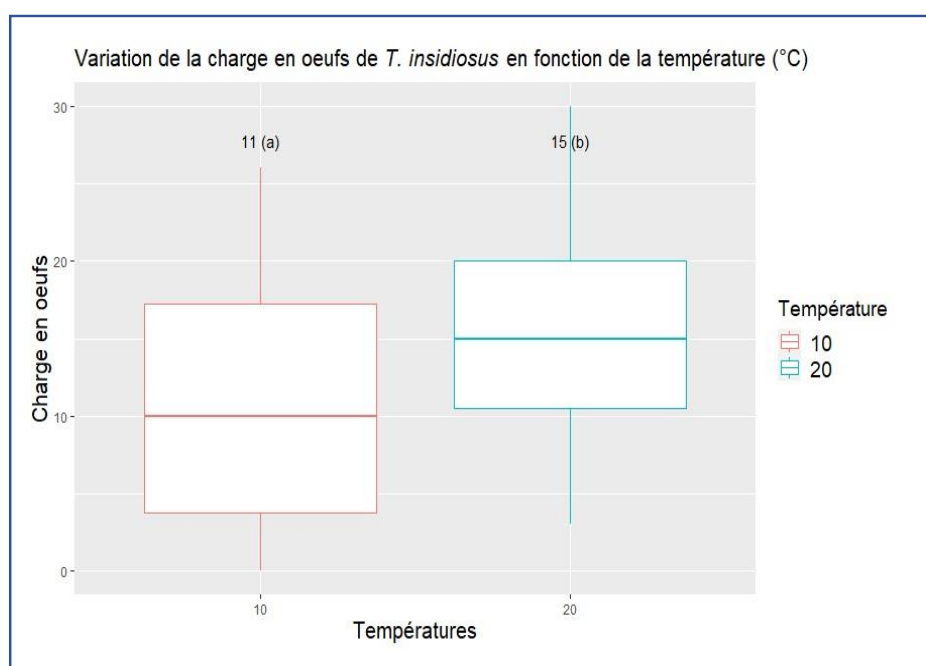


Figure 31 Variation de la charge en œufs de femelles *T. insidiosus* en fonction de la température

5.3.5. Discussion

En ce qui concerne les résultats obtenus pour l'expérience de charge en œufs, il en est ressorti que la température possédait un léger effet significatif sur le nombre d'œufs des femelles parasitoïdes. En effet le nombre moyen d'œufs à 10 °C (11) était légèrement plus faible que celui à 20 °C (15). Ces résultats ont coïncidé avec notre hypothèse de départ. Pour rappel, celle-ci partait du postulat que la charge en œuf à 10 °C devrait être plus faible que celle à 20 °C. D'autres expériences concernant la diminution du nombre d'œufs chez des femelles parasitoïdes confrontées aux basses températures ont obtenu des résultats similaires (Barbosa & Frongilo, 1979 ; Chabi-Oley *et al.*, 2001 ; Chen *et al.*, 2008 ; Lins *et al.*, 2013, Mahi *et al.*, 2014 ; Abram *et al.*, 2017).

Peu de résultats sont disponibles concernant l'effet du froid sur la charge en œuf des Encyrtidae. Néanmoins, une étude réalisée par Kapranas & Luck (2008) sur les espèces de parasitoïdes *Metaphycus flavus* Howard et *Metaphycus luteolus* Timberlake (Hymenoptera: Encyrtidae) a pu mettre en évidence des résultats similaires à ceux obtenus pour *T. insidiosus*. L'expérience réalisée par Kapranas & Luck (2008) a montré que les individus adultes ayant été mis à 27 °C après émergence possédaient une charge en œuf supérieur aux individus confrontés à 18 °C. De plus, tout comme *T. insidiosus*, ces 2 espèces de parasitoïdes sont également synovigéniques. L'étude a également mis en évidence que les femelles commençaient à synthétiser leurs œufs un jour après leur émergence et qu'elles atteignaient une charge en œufs maximale à partir du troisième (Kapranas & Luck, 2008). Ces résultats se rapprochent forts de ce que les études antérieures ont pu mettre en avant sur *T. insidiosus*. En effet, Berthe (2019) a mis en évidence que l'accouplement de *T. insidiosus* ne se réalisait pas avant 24 h après l'émergence. Il est donc fort probable que la synthèse d'œuf chez ce parasitoïde commence également 24 h après l'émergence lorsque la femelle est prête à être fécondée. Les données concernant le nombre d'œufs du parasitoïde *T. insidiosus* se rapprochent également des résultats obtenus par Berthe (2019). La moyenne d'œufs obtenue pour le groupe témoin dans l'expérience de Berthe (2019) était de 13 œufs pour 15 lors de notre expérience. En ce qui concerne la différence de charge en œuf obtenue entre 20 °C et 10 °C, une des hypothèses émises dans le cadre de notre expérience concernait une possible réallocation des réserves énergétiques initialement destinées à la synthèse des œufs chez *T. insidiosus*. Dans ce sens, les parasitoïdes étant ayant été exposés à 10 °C pendant 10 jours ont très bien pu percevoir cette diminution de températures comme un stress puisque le développement de ces parasitoïdes jusqu'au stade adulte s'est fait à 20 °C. En effet, il est donc probable que ce stress ait pu

influencer le choix du parasitoïde dans l'allocation de ses réserves. Cette situation aurait très bien pu forcer le parasitoïde à utiliser une partie de ces réserves énergétiques pour compenser le stress physiologique engendré par une température à laquelle l'individu n'a pas été confronté durant son développement. De manière générale, le choix d'allouer de l'énergie à la production d'œuf engendre directement une diminution de l'énergie qui pourrait être allouée à la survie. Ce trade off avait déjà été énoncé par Sevenster *et al.* (1998). Enfin, une étude réalisée par Ellers et Van Alphen (1997) sur la plasticité phénotypique du parasitoïde *Asobara tabida* (Nees) (Hymenoptera: Braconidae) a mis en évidence une différence d'allocation des réserves énergétiques chez cette espèce. Dans leur expérience, un manque de nourriture et/ou d'hôtes entraînait une diminution de la charge en œufs et une allocation de l'énergie pour la survie (Ellers & Van Alphen, 1997). Dès lors, l'absence d'hôtes dans notre expérience pourrait influencer l'allocation des réserves énergétiques de *T. insidiosus* tout comme *A. tabida* dans l'expérience de Ellers & Van Alphen. Dans ce cas, maximiser sa survie aurait pu être un choix plus intéressant. Cette hypothèse a également été émise par Kimura (2019). Une diminution de la charge en œuf de l'espèce *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Figitidae) lorsque celle-ci était mise en développement à 5 °C a été mise en évidence. De plus, ces individus avaient des capacités de survie hivernale supérieures aux individus élevés à des températures plus importantes (Kimura, 2019). Un fait intéressant est que cette espèce est proovigénique et que l'hypothèse diamétralement inverse a été énoncée pour l'espèce *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiinae). Lors d'une expérience sur l'étude de l'influence de la température sur le fitness de ce parasitoïde, Ismail *et al.*, (2010) ont émis l'hypothèse que ce parasitoïde maximisait préférentiellement sa fécondité au détriment de sa longévité. Les résultats ont montré une diminution de la longévité après 2 semaines de traitements à 7 °C, mais aucun changement sur la charge en œuf (Ismail *et al.*, 2010). De ce fait, il serait dès lors possible que l'énergie normalement allouée à la survie ait été utilisée pour synthétiser le stock d'œufs de ce parasitoïde. Les deux hypothèses contradictoires précédemment énoncées ont donc montré toutes deux des résultats concluants. Ceci pourrait s'expliquer par une possible variation dans les choix de maximisation du fitness selon la famille ou l'espèce concernée. L'histoire évolutive des espèces pourrait être un des facteurs ayant sélectionné ces comportements littéralement opposés. Dans notre cas, *T. insidiosus* aurait donc pu choisir de maximiser sa survie au détriment de sa fécondité.

En ce qui concerne les réserves énergétiques, rappelons que la production d'œufs nécessite également l'utilisation de lipides (Visser & Ellers, 2008). Comme mentionné

précédemment, la synthèse de lipides chez les parasitoïdes n'est pas fréquente. Étant donné que durant cette expérience, aucun hôte n'a pu être consommé pour recharger les réserves en lipides des parasitoïdes, il est probable que cet élément ait été limitant pour la synthèse d'œuf tout au long des 10 jours d'expérimentation (Visser & Ellers, 2008). Comme cette espèce est synovigénique et qu'elle synthétise sa charge en œuf tout au long de son développement, les résultats montrant une charge en œuf plus basse à 10 °C peuvent être dus à plusieurs mécanismes.

Une autre hypothèse pouvant expliquer la diminution de la charge en œuf chez *T. insidiosus* est la possible résorption d'une partie des œufs. En effet, certaines espèces de parasitoïdes possèdent les compétences pour résorber une partie de leur stock d'œufs (voir chapitre 2.9.3.) (Lloyd, 1966). Le parasitoïde *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera, Encyrtidae) a montré des phénomènes de résorption à partir de 3 jours en absence d'hôte (Lloyd, 1966). Étant également un parasitoïde de la famille des Encyrtidae, il est possible que *T. insidiosus* puisse lui aussi réaliser ce comportement. L'hypothèse de résorption des œufs chez *T. insidiosus* pourrait donc avoir du sens. Enfin, Barbosa et Frongillo (1979) ont également mis en évidence la présence de phénomène de résorption chez une autre espèce de parasitoïde confrontée aux basses températures, *Brachymeria intermedia* (Nees) (Hymenoptera: Chalcididae). Ils soulignent également le fait que le phénomène de résorption est un mécanisme adaptatif intéressant pouvant avoir lieu si l'oviposition produit un gaspillage d'énergie (Barbosa & Frongillo, 1979).

Finalement, il se pourrait être que les 10 °C auxquels les femelles *T. insidiosus* ont été confrontées pendant 10 jours aient probablement modifié leurs capacités métaboliques (Kapranas & Luck, 2008). Dès lors, des taux métaboliques plus faibles pourraient *in fine* produire un nombre plus restreint d'œufs. En effet, *T. insidiosus* étant synovigénique, les dépenses énergétiques nécessaires à la synthèse d'œufs tout au long de sa vie doivent sans doute nécessiter des mécanismes métaboliques conséquents. Ces derniers pourraient être diminués et fonctionner de manière moins optimale suite à l'impact des basses températures sur la physiologie de *T. insidiosus*.

5.4. Expérience 3 : Étude du comportement de diapause chez le parasitoïde *Trechus insidiosus*.

5.4.1. Objectif

Lors de la réalisation de ce mémoire, une diminution des émergences issues des momies récoltées au sein de l'élevage de masse de parasitoïdes est apparue. Le nombre de momies trouvées dans l'élevage restait plus ou moins constant, mais leur taux d'émergence diminuait considérablement. L'une des hypothèses de cette diminution était l'entrée en diapause des larves de parasitoïdes au sein des psylles. Cette expérience a pour objectif de mettre en lumière les facteurs qui permettraient de lever cette diapause.

Dans le but d'étudier le comportement de sortie de diapause chez l'espèce *T. insidiosus*, des momies supposées diapauses ont été sélectionnées dans le stock utilisé pour l'expérience d'étude comportementale. Ces momies étaient toutes issues du même jour de prélèvement et avaient été mises à incuber comme toutes les autres momies dans l'étuve dans le but d'avoir des émergences. Un mois après la mise à l'étuve de ces momies, aucune émergence n'avait eu lieu. Ces momies n'émergeaient dès lors pas dans les délais normalement attendus pour cette espèce. Le délai standard d'émergence de *T. insidiosus* au sein d'une momie de *C. pyri* avoisine les 3 semaines après apparition de la coloration caractéristique des pupes pour une température de 20 °C. L'hypothèse est que les larves du parasitoïde sont entrées en diapause suite à des modifications des facteurs abiotiques au sein de l'élevage. Ces modifications seraient similaires à des conditions abiotiques hivernales. Dès lors, la simulation d'une sortie d'hiver devrait permettre un retour de la croissance des larves et un taux d'émergence plus important que celui observé dans le stock de momies.

5.4.2. Protocole

Pour cette expérience, 3 groupes (1 témoin et 2 expérimentaux) de 20 momies supposées diapauses tirés du lot n'ayant pas émergé ont été exposés à 3 variables d'intérêts : un facteur photopériodique à 4 niveaux (10 L : 14 D ; 11 L : 13 D ; 12 L : 12 D ; 16 L : 8 D), un facteur température à 2 niveaux de température (6 °C et 20 °C) et un facteur temps (1 ou 3 mois). Le groupe témoin est laissé à 20 °C, 80 % d'humidité relative et une photopériode de 16 L : 8 D pendant 3 mois, les émergences étant vérifiées tous les jours. En ce qui concerne les 2 groupes expérimentaux, ceux-ci ont été placés au froid en condition photopériodique hivernale et ensuite ont subi une augmentation de la photopériode dans le but de reproduire les conditions similaires à la sortie d'une saison hivernale. Les 2 groupes ont été mis en chambre froide durant 4 semaines sous une température de 6 °C pour une photopériode de 10 L : 14 D et une humidité relative de 80 %. À la fin des 4 premières semaines, un des 2 groupes a été retiré et remis en condition standard avec le groupe témoin. L'étape suivante consiste à recenser quotidiennement le nombre d'émergences de ce lot de momies. Le groupe restant a été mis 3 semaines en chambre froide sous une température de 6 °C, une humidité relative de 80 % et une photopériode de 11 L : 13 D. Finalement, ce lot de momies a été placé en chambre froide pour 3 semaines encore sous une photopériode de 12 L : 12 D pour une température de 6 °C et une humidité relative de 80 %. Au terme de ces 10 semaines, le lot a également été remis en condition standard et un suivi des émergences a été réalisé. Le nombre d'émergences sur le nombre total de momies a ensuite été calculé. Une comparaison du taux d'émergence les 3 groupes de momies a ensuite été réalisée dans le but de trouver les facteurs permettant la levée de la diapause.

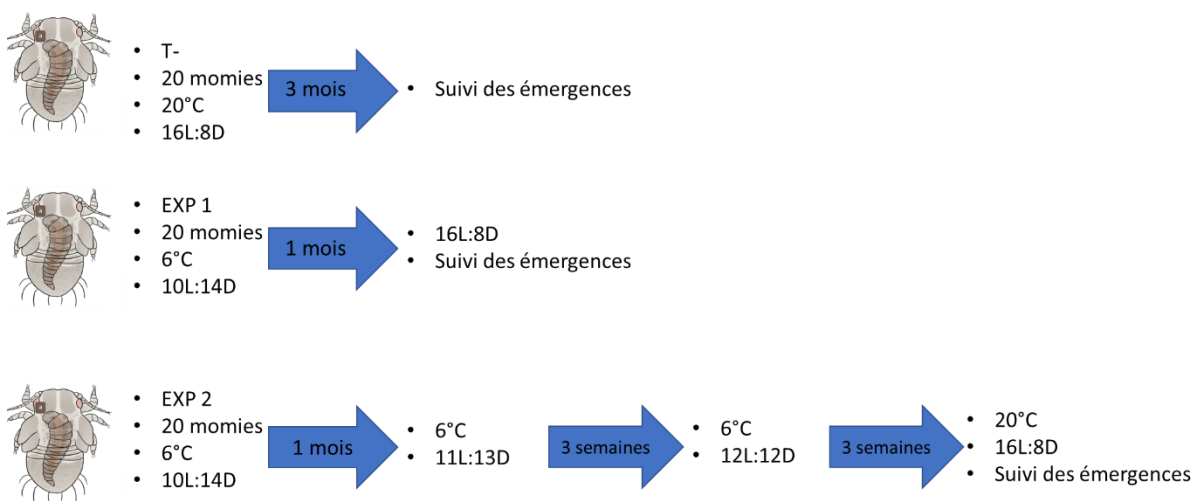


Figure 32 Tableau de synthèse concernant l'expérience sur la levée de diapause

5.4.3. Résultats

L'expérience concernant la sortie de diapause des momies de *T. insidiosus* n'a pas fourni le nombre de données et les résultats attendus. Néanmoins, certains éléments prometteurs peuvent être mis en avant. Le nombre d'émergences dans le groupe des 20 momies témoins n'est que de 2 individus sur plus de 3 mois d'expérience. Enfin, le groupe de momies ayant été disposées pendant 1 mois en chambre froide a donné 9 émergences les 2 mois ayant suivi leur sortie de chambre froide. Finalement, 6 émergences ont été observées pour le groupe ayant été mis 3 mois en chambre froide. Parmi ces émergences, une s'est réalisée dans la période de temps où les momies étaient dans la chambre.. Enfin, aucune analyse statistique n'a pu être réalisée.

5.4.4. Discussion

Aucune significativité ne peut être testée avec ce jeu de données, mais néanmoins, il semblerait qu'une mise au froid de 1 mois des momies supposées diapauses suivie d'une remise à température d'élevage (20 °C) pourrait avoir un effet intéressant sur la sortie de diapause. À ce stade, la mise au froid de 3 mois semble donner des résultats prometteurs également.

En ce qui concerne la sortie de diapause de manière générale, la photopériode et les basses températures sont connues pour avoir des effets positifs sur l'émergence des momies diapauses (Wang & Lang, 1989 ; Milonas Milonas & Savopoulou-Soultani, 2000 ; Mehrnejad & Copland, 2005). Chez les Encyrtidae, ces facteurs ont montré des effets similaires. En effet, l'espèce *Holcothorax testaceipes* (ratzeburg) (Hymenoptera: Encyrtidae) a besoin de 15 semaines à basse température (0 °C ou 5 °C) suivies de 2 à 3 semaines supplémentaires à 21 °C pour obtenir un ratio de 50 % d'émergence post-diapause (Wang & Lang, 1989). À ce stade de l'expérience concernant *T. insidiosus*, les résultats coïncident fortement avec ceux obtenus par Wang et Lang (1989). Des résultats similaires ont été mis en évidence chez d'autres familles de parasitoïdes. Chez l'espèce *Colpoclypeus florus* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae) par exemple, une mise au froid à 5 °C pendant 8 semaines a permis l'émergence de l'intégralité des momies diapauses (Mehrnejad & Copland, 2005).

En ce qui concerne la photopériode, l'effet de cette dernière sur la sortie de diapause dépend fortement de l'espèce étudiée. Mehrnejad et Copland dans leur expérience sur *Colpoclypeus florus* n'ont pas pu mettre en évidence un effet du changement de photopériode

sur la sortie en diapause des parasitoïdes (Mehrnejad & Copland, 2005). Enfin, un élément intéressant mis en évidence par Milonas Milonas et Savopoulou-Soultani (2000) est que l'âge des femelles est un élément pouvant augmenter le taux d'entrée en diapause de la descendance (Rockey & Denlinger 1986, Saunders 1987 ; Milonas Milonas & Savopoulou-Soultani, 2000). Dès lors, il est possible que la diminution du taux d'émergence observée au sein de l'élevage de masse puisse être due à un faible turnover des femelles ou bien que l'ensemble des momies récoltées aient été produites par des femelles en fin de vie.

6. Conclusion

La lutte contre le ravageur principal du poirier, *Cacopsylla pyri*, est considérée comme un enjeu économique important en arboriculture. En effet, la production de poire occupe une place importante en Belgique. Malheureusement, les moyens de lutte contre ce ravageur sont principalement des méthodes traditionnelles ayant recours à l'utilisation de produit phytopharmaceutique. Actuellement, l'intensification de ces méthodes de lutttes pose de gros problèmes au niveau environnementale. De ce fait, l'un des défis scientifiques et agronomiques majeurs de notre époque est de pouvoir fournir une production satisfaisante tout en limitant au maximum l'utilisation intensive des produits de synthèse dans la défense des cultures. En lien avec ces objectifs, la directive 2009/128/EC a été mise en place. Cette directive met en évidence l'importance et l'intérêt d'avoir recours au biocontrôle dans le cadre d'une lutte intégrée. La lutte intégrée consiste en une gestion raisonnée des ravageurs tout en satisfaisant diverses exigences économiques, écologiques et toxicologiques. Dans cette optique, l'utilisation de parasitoïdes en protection de cultures est un système de lutte efficace ayant recours à des mécanismes de gestion biologiques intéressants.

L'objectif de ce mémoire consistait à mettre en lumière l'efficacité de lutte biologique d'un parasitoïde, *Trechmites insidiosus*, contre *C. pyri*, son hôte. Plus précisément, l'objectif se penchait sur l'influence du changement de température sur les comportements naturels que le parasitoïde réalisait envers son hôte. En effet, l'un des enjeux majeurs de la lutte biologique en Belgique dans les vergers et de pouvoir obtenir des résultats de gestion intéressants sous l'influence des facteurs abiotiques saisonniers. *T. insidiosus* possède une génération ayant la capacité d'émerger au début du printemps. Cette particularité pourrait s'avérer très utile pour réguler les premières générations de psylles. En Belgique, cette période est encore fortement influencée par les basses températures pouvant même descendre en dessous de 0 °C. Dès lors, l'une des questions d'intérêts majeures est donc de savoir si ce parasitoïde d'intérêt est capable

de démontrer des comportements de parasitisme suffisants sous l'influence de ces basses températures. C'est précisément cette question qui est traitée dans ce travail. L'hypothèse de base était que les comportements de parasitisme et la biologie de *T. insidiosus* devraient être négativement affectés au plus les températures diminueraient. De manière complémentaire à l'étude des températures sur les comportements de ce parasitoïde, l'effet du froid et de l'interaction intraspécifique ont également été testés. En effet, la charge en œuf du parasitoïde est également un sujet intéressant lorsqu'on réalise une lutte biologique avec ces prédateurs. Pour cette expérience, l'hypothèse était également que le froid influencerait négativement ce facteur. La charge en œuf devrait donc diminuer aux basses températures.

Les résultats de ces expériences ont permis de confirmer les hypothèses énoncées précédemment. *T. insidiosus* a montré des comportements de parasitisme intéressants à 20 °C. Les comportements d'insertion d'ovipositeurs et de contact d'antennaires ont montré des résultats prometteurs, et ce, dans des laps de temps assez courts. De plus, la vitesse de déplacement, les distances et les durées de déplacement ont également montré des résultats concluants. Néanmoins, les températures de 8 °C, 10 °C et 15 °C n'ont pas donné des résultats convaincants. En effet, à partir de 15 °C, une diminution nette d'efficacité dans l'ensemble des comportements de parasitisme du parasitoïde a été observée. En ce qui concerne l'influence du froid sur la charge en œuf de *T. insidiosus*, les résultats ont montré une diminution de 4 œufs par rapport aux 15 œufs de moyenne observés à 20 °C. Cette diminution radicale des comportements à partir de 15 °C et la perte de quelques œufs aux basses températures pourraient représenter un frein à l'utilisation de ce parasitoïde dans la lutte contre *C. pyri* à la sortie de l'hiver. Cependant, l'ensemble des expériences ont été réalisées en laboratoire dans des conditions très éloignées de ce que pourrait donner la réalité du terrain. En effet, d'autres facteurs abiotiques non négligeables tels que l'humidité, la photopériode, les microhabitats et les rayonnements pourraient influencer positivement l'efficacité de ce parasitoïde. Le manque de stimulation dû à l'environnement artificiel dans lequel les parasitoïdes ont été disposés aurait pu produire un stress ou un désintérêt ayant pour conséquence une accentuation des effets que les basses températures ont provoqués sur le comportement de cette espèce.

En conclusion, l'espèce d'intérêt dans le cadre de ce mémoire a démontré des comportements de parasitisme intéressants et une charge en œuf satisfaisante pour une température de 20 °C. Néanmoins, les températures inférieures à 20 °C ont donné des résultats peu convaincants. Cependant, beaucoup d'aspects restent encore à élucider en ce qui concerne

les facteurs pouvant influencer positivement ou négativement les comportements de parasitisme de ce parasitoïde. Une expérience sur l'étude comportementale de *T. insidiosus* sur plant de poirier ou en verger pourrait permettre d'apporter des éléments de réponses quant à son efficacité réelle. Aujourd'hui, la lutte biologique représente un intérêt primordial dans la lutte contre les ravageurs des cultures. De plus, cette méthode possède un avantage unique visant à diminuer l'utilisation des produits de synthèse. Les recherches dans ce domaine sont d'une importance capitale. L'étude comportementale de parasitoïde d'intérêts, l'optimisation des techniques et des coûts de production sont des points qui nécessitent encore des réponses et surtout des chercheurs passionnés pour y répondre.

7. Bibliographie

- Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2017). Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews*, 92(4), 1859–1876.
- Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2017). Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews*, 92(4), 1859–1876.
- AGROSCOPE. (2021). Guide arbo agroscope : Poirier. [En ligne]. Available: <https://www.agroscope.admin.ch/agroscope/fr/home/themes/production-vegetale/arboriculture/publications/especes-fruitiers/birne.html>
- Aljedani, D. M. (2017). Effects of abamectin and deltamethrin to the foragers honeybee workers of *Apis mellifera jemenatica* (Hymenoptera: Apidae) under laboratory conditions. *Saudi journal of biological sciences*, 24(5), 1007–1015.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25, 1–58.
- Atlihan, R., Kasap, İ., Özgökçe, M. S., Polat-Akköprü, E., & Chi, H. (2017). Population growth of *Dysaphis pyri* (Hemiptera: Aphididae) on different pear cultivars with discussion on curve fitting in life table studies. *Journal of Economic Entomology*, 110(4), 1890–1898.
- Bai, B., & Mackauer, M. (1992). Influence of superparasitism on development rate and adult size in a solitary parasitoid wasp, *Aphidius ervi*. *Functional Ecology*, 302–307.

- Barbosa, P., & Frongillo Jr, E. A. (1979). Photoperiod and temperature influences on egg number in *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae), a pupal parasitoid of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 175–180
- Bauer, L. P., & Schneider, H. (1960). Relation of pear decline to rootstocks and sieve-tube necrosis. In *Proceedings. American Society for Horticultural Science* (Vol. 76, pp. 85–97).
- Bernal, J. S., Waggoner, M. & Gonzalez, D. (1997). Reproduction of *Aphelinus albidopus* (Hymenoptera: Aphelinidae) on russian wheat aphid (Hemiptera: Aphididae) hosts. *European Journal of Entomology*, 94, 83–96.
- Berthe, J. (2019). Evaluation de la capacité de parasitisme de *Trechus insidiosus* pour le contrôle biologique du psylle du poirier *Cacopsylla pyri*. [Mémoire de master, Université Catholique de Louvain].
- Brahim, I., & Lombarkia, N. (2017). L'utilisation des sucres de commerce pour lutter contre le carpocapse des pommes et des poires (*Cydia pomonella* L.) dans la région de Lambiridi (Wilaya de Batna, Algérie). *Bari-Chania-Montpellier-Zaragoza*.
- Bues, R., Boudinhon, L., & Toubon, J. F. (2003). Resistance of pear psylla (*Cacopsylla pyri* L.; Hom., Psyllidae) to deltamethrin and synergism with piperonyl butoxide. *Journal of Applied Entomology*, 127 (5), 305–312.
- Buès, R., Boudinhon, L., & Toubon, J. F. (2003). Toxicité des insecticides sur les différents stades du développement du psylle du poirier (*Cacopsylla pyri* L.). *Fruits*, 58 (5), 283-295.
- Bufaur M, Harizanova V, Stoeva A. (2010). Parasitoids of the pear sucker *Cacopsylla pyri* L. (Psyllidae) in Bulgaria – Morphology and biology, in: *Jubilee Scientific Conference with International Participation Traditions and Challenges of Agricultural Education, Science and Business*.
- Burckhardt, D., Ouvrard, D., Queiroz, D., & Percy, D. (2014). Psyllid host-plants (Hemiptera: Psylloidea): resolving a semantic problem. *Florida entomologist*, 97(1), 242–246.
- Burts, E. C., & Fischer, W. R. (1967). Mating behavior, egg production, and egg fertility in the pear psylla. *Journal of Economic Entomology*, 60(5), 1297–1300.

- Chabi-Olaye, A., Schulthess, F., Poehling, H. M., & Borgemeister, C. (2001). Factors affecting the biology of *Telenomus isis* (Polaszek) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of cereal stem borers in West Africa. *Biological Control*, 21(1), 44–54.
- Chen, W. L., Leopold, R. A., & Boetel, M. A. (2008). Cold storage of adult *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera: Mymaridae) and effects on maternal and progeny fitness. *Journal of Economic Entomology*, 101 (6), 1760–1770.
- Civolani, S. (2012). The past and present of pear protection against the pear psylla, *Cacopsylla pyri* L. *Insecticides. Pest Eng.* (ed. by F Perveen) Intech, 385–408.
- Colinet, H., & Boivin, G. (2011). Insect parasitoids cold storage: a comprehensive review of factors of variability and consequences. *Biological Control*, 58(2), 83–95.
- Colinet, H., Hance, T., & Vernon, P. (2006). Water relations, fat reserves, survival, and longevity of a cold-exposed parasitic wasp *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae). *Environmental Entomology*, 35(2), 228–236.
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60, 123–140.
- CRA-W. (2021). Les maladies cryptogamiques au verger.
- CRA-W. (2021). Les principales maladies et ravageurs des arbres fruitiers.
- Delava, E., Fleury, F., & Gibert, P. (2016). Effects of daily fluctuating temperatures on the *Drosophila*–*Leptopilina bouvardi* parasitoid association. *Journal of thermal biology*, 60, 95–102.
- DuPont, S. T., & John Strohm, C. (2020). Integrated pest management programmes increase natural enemies of pear psylla in Central Washington pear orchards. *Journal of Applied Entomology*, 144 (1–2), 109–122.
- Durand, G. (2018). Connaître les ennemis naturels des insectes ravageurs et favoriser leur activité dans les cultures maraîchères — Compte-rendu du projet d'aménagement réalisé par Écomestible à la Ferme des Quatre-Temps, Hemmingford (QC). Écomestible, Sherbrooke, Canada, 109 p.
- Eggleton, P., & Gaston, K. J. (1990). 'Parasitoid' species and assemblages: Convenient definitions or misleading compromises?. *Oikos*, 417–421.
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387–400.

- Ellers, J., & Van Alphen, J. J. (1997). Life history evolution in *Asobara tabida*: plasticity in allocation of fat reserves to survival and reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(5), 771–785.
- Ellers, J., Van Alphen, J. J., & Sevenster, J. G. (1998). A field study of size – fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *Journal of Animal Ecology*, 67(2), 318–324.
- Emami, M. S., Shishehbor, P., & Karimzadeh, J. (2014). The influences of plant resistance on predation rate of *Anthocoris nemoralis* (Fabricius) on *Cacopsylla pyricola* (Förster). *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 47(17), 2043–2050.
- Ephytia. (2018). Cochenille rouge du poirier (*Epidiaspis leperii*). [En ligne]. Available: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/23755/Prunier-d-Ente-Cochenille-rouge-du-poirier-Epidiaspis-leperii>
- Ephytia. (2018). Pou de San José (*Diaspidiotus perniciosus*). [En ligne]. Available: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/23756/Prunier-d-Ente-Pou-de-San-Jose-Diaspidiotus-perniciosus>
- Ephytia. (2021). *Cacopsylla pyri* [En ligne]. Available: <http://ephytia.inra.fr/fr/C/16535/Hypp-encyclopedie-en-protection-des-plantes-Biologie-du-ravageur>
- Erler, F. (2004). Natural enemies of the pear psylla *Cacopsylla pyri* in treated vs untreated pear orchards in Antalya, Turkey. *Phytoparasitica*, 32(3), 295–304.
- FAO STAT. (2019). Pear production. [En ligne]. Available: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>
- Fayet A. La pollinisation du poirier. (2016). [En ligne]. Available: www.cari.be/abcie_articles/173_fiche-pollinisation.
- Foerster, L. A., & Doetzer, A. K. (2006). Cold storage of the egg parasitoids *Trissolcus basalis* (Wollaston) and *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae). *Biological Control*, 36(2), 232–237.
- Forbes, A. R. (2019). Innervation of the stylets of the pear psylla, *Psylla pyricola* (Homoptera: Psyllidae), and the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 69, 27–30
- Gratwick, M. (1992). Apple and Pear midges. In *Crop Pests in the UK* (pp. 225–229). Springer, Dordrecht.

- Grewal, A. S. (2017). Pesticide Res-idues in Food Grains, Vegetables and Fruits: A Hazard to Human Health. (2017) J Med Chem Toxicol 2 (1): 1–7. J Med Chem Toxicol, 2(1).
- Guerrieri, E., & Noyes, J. S. (2009). A review of the European species of the genus *Trechmites* Thomson (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae), parasitoids of plant lice (Hemiptera: Psylloidea) with description of a new species. Systematic Entomology, 34(2), 252–259.
- Gullan, P. J., & Martin, J. H. (2009). Sternorrhyncha: (jumping plant-lice, whiteflies, aphids, and scale insects). In Encyclopedia of insects (pp. 957–967). Academic Press.
- Gut, L. J. (1985). Arthropod community organization and development in pear.
- Hance, T., Kohandani-Trafresh, F. & Munaut F. (2017). Biological control. In: van Emden, H. F. and Harrington, R. (eds) Aphids as Crop Pests, 2nd edn. CABI, Wallingford, 448-493
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., & Boivin, G. (2007). Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. Annual review of entomology, 52.
- Harries, F. H., & Burts, E. C. (1965). Insecticide resistance in the pear psylla. Journal of Economic Entomology, 58(1), 172–173.
- Harries, F. J., & Burts, E. (1959). Laboratory studies of pear psylla resistance to dieldrin and some related compounds. J. Econ. Entomol, 52(3), 530–531.
- Herard F, Keller MA, Lewis WJ Tumlinson JH. 1988. Beneficial arthropod behavior ' mediated by airborne semiochemichals. III. Influence of age and experience on flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. J. Chem. Ecol. 14(7):1583–96
- Hodkinson, I. D. (1984). The taxonomy, distribution and host-plant range of the pearfeeding psyllids (Homoptera: Psylloidea). Bulletin SROP, 7(5), 32–44.
- Hohn, H., Lahusen, A., Eder, R., Ackermann, T., Franck, L., Hopli, H. U., & Samietz, J. (2007). Régulation du psylle du poirier : Résultats et observations de 2002 à 2006 en Suisse alémanique. Revue suisse de viticulture, arboriculture, horticulture, 39 (3), 169-176.
- Horton, D. R. (1990). Oviposition by overwintering morph of pear psylla (Homoptera: Psyllidae) with information on conditioning. Environmental entomology, 19(2), 357–361.

- Horton, D. R. (1994). Relationship among sampling methods in density estimates of pear psylla (Homoptera: Psyllidae): implications of sex, reproductive maturity, and sampling location. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(5), 583–591.
- Horton, D. R. (1999). Monitoring of pear psylla for pest management decisions and research. *Integrated Pest Management Reviews*, 4(1), 1–20.
- Horton, D. R., Guédot, C., & Landolt, P. J. (2008). Attraction of male summerform pear psylla to volatiles from female pear psylla: effects of female age, mating status, and presence of host plant. *The Canadian Entomologist*, 140 (2), 184–191.
- Horton, D. R., Higbee, B. S., & Krysan, J. L. (1994). Postdiapause development and mating status of pear psylla (Homoptera: Psyllidae) affected by pear and nonhost species. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(2), 241–249.
- Hünicken, P. L., Morales, C. L., García, N., & Garibaldi, L. A. (2020). Insect pollination, more than plant nutrition, determines yield quantity and quality in apple and pear. *Neotropical entomology*, 49(4), 525–532.
- Ismail, M., Vernon, P., Hance, T., & van Baaren, J. (2010). Physiological costs of cold exposure on the parasitoid *Aphidius ervi*, without selection pressure and under constant or fluctuating temperatures. *BioControl*, 55(6), 729–740.
- Ismail, M., Vernon, P., Hance, T., & van Baaren, J. (2010). Physiological costs of cold exposure on the parasitoid *Aphidius ervi*, without selection pressure and under constant or fluctuating temperatures. *BioControl*, 55(6), 729–740.
- Iwasa, Y., Suzuki, Y., & Matsuda, H. (1984). Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. *Theoretical Population Biology*, 26(2), 205–227.
- Jaworska K, Olszak RW, Zajac RZ, 1996. Parasitization rate on the larvae of pear (Cacopsylla pyri) in orchards with differing intensity of chemical control. *Acta Hortic.* 422, 334–335.
- Jervis, M. A., Ellers, J., & Harvey, J. A. (2008). Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. *Annual Review of Entomology*, 53, 361–385.
- Jervis, M. A., Heimpel, G. E., Ferns, P. N., Harvey, J. A., & Kidd, N. A. (2001). Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of ‘ovigeny’. *Journal of Animal Ecology*, 70(3), 442–458.

- Jourdheuil, P., Grison, P. & Fraval, A. (1991). La lutte biologique : un aperçu historique. *Courrier de la Cellule Environnement de l'INRA*, 15, 37-60.
- Kapranas, A., & Luck, R. F. (2008). Egg maturation, host feeding, and longevity in two *Metaphycus* parasitoids of soft scale insects. *Biological Control*, 47(2), 147–153.
- Kheder, S. B., & Jerraya, A. (2001). Déterminisme de la ponte de la forme hivernale de *Cacopsylla pyri* (L.)(Homoptera : Psyllidae) dans la région de Tunis. *Fruits*, 56 (4), 287-295.
- Kidd, N. A. C., & Jervis, M. A. (1991). Host-feeding and oviposition strategies of parasitoids in relation to host stage. *Researches on Population Ecology*, 33(1), 13–28.
- Kimura, M. T. (2019). Overwintering of reproductively mature females of a pro-ovigenic parasitic wasp, *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Figitidae). *Entomological Science*, 22(3), 264–269.
- Kolb, T. E., McCormick, L. H., Simons, E. E., & Jeffery, D. J. (1992). Impacts of pear thrips damage on root carbohydrate, sap, and crown characteristics of sugar maples in a Pennsylvania sugarbush. *Forest Science*, 38(2), 381–392.
- Langer, A., Boivin, G., & Hance, T. (2004). Oviposition, flight and walking capacity at low temperatures of four aphid parasitoid species (Hymenoptera: Aphidiinae). *European journal of Entomology*, 101 (3), 473–480.
- Le Goff, G., Berthe, J., Dochy, B., Lebbe, O., & Hance, T. (2020). Impact of the host stage on the pear psyllid parasitoid *Trechus insidiosus*, behaviour and fitness. *bioRxiv*.
- Le Lann, C., Wardziak, T., Van Baaren, J., & van Alphen, J. J. (2011). Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Functional Ecology*, 25(3), 641–651.
- Lins Jr, J. C., Bueno, V. H. P., Sidney, L. A., Silva, D. B., Sampaio, M. V., Pereira, J. M., & Van Lenteren, J. C. (2013). Cold storage affects mortality, body mass, lifespan, reproduction and flight capacity of *Praon volucre* (Hymenoptera: Braconidae). *European Journal of Entomology*, 110 (2), 263.
- Lloyd, D. C. (1966). Some aspects of egg resorption in *Leptomastix Dactylopii* how [Hymenoptera, Encyrtidae]. *Entomophaga*, 11 (4), 365-381
- Mahi, H., Rasekh, A., Michaud, J. P., & Shishehbor, P. (2014). Biology of *L. ysiphebus fabarum* following cold storage of larvae and pupae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(1), 10-19.

- Marini, L., Quaranta, M., Fontana, P., Biesmeijer, J. C., & Bommarco, R. (2012). Landscape context and elevation affect pollinator communities in intensive apple orchards. *Basic and Applied Ecology*, 13(8), 681–689.
- Mehrnejad, M. R., & Copland, M. J. (2005). Diapause strategy in the parasitoid *Psyllaephagus pistaciae*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 116(2), 109-114.
- Mijušković, m. (1974). *Agrilus sinuatus* oliv. (col. buprestidae) as a pest of pear in the montenegrin littoral. *ots.*, (73-56004), 77.
- Milonas, P. G., & Savopoulou-Soultani, M. (2000). Diapause induction and termination in the parasitoid *Colpoclypeus florus* (Hymenoptera: Eulophidae): role of photoperiod and temperature. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(3), 512–518.
- Minkenberg, O. P., Tatar, M., & Rosenheim, J. A. (1992). Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos*, 134–142.
- Mitcham, E. J., & Elkins, R. B. (2007). Pear production and handling manual (Vol. 3483). UCANR Publications.
- Nelson S. (2008). Sooty mold. Honolulu (HI): University of Hawaii. 6 p. (Plant Disease; PD-52).
- Oudeh B, Kassis W, Abu-Tara R. (2013). Seasonal Activity of the Predator, *Anthocoris nemoralis* (F.) and the Parasitoid, *Trechmites psyllae* (R.) against the Pear *Psylla Cacopsylla pyricola* (F.) (Hemiptera: Psyllidae). *Egypt. J. Biol. Control* 23, 17–23.
- Pandey, R. R., & Johnson, M. W. (2005). Effects of cool storage on *Anagyrus ananatis* Gahan (Hymenoptera: Encyrtidae). *Biological Control*, 35(1), 9–16.
- Pandey, S., & Singh, R. (1999). Host size induced variation in progeny sex ratio of an aphid parasitoid *Lysiphlebia mirzai*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 90(1), 61-67.
- Park, Y. L., & Lee, J. H. (2002). Leaf cell and tissue damage of cucumber caused by twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology*, 95(5), 952–957.
- Parlement Européen. (2009). Directive 2009/128/EC du parlement européen et du conseil du 21 octobre 2009 instaurant un cadre d'action communautaire pour parvenir à une utilisation des pesticides compatible avec le développement durable. *Journal officiel de l'Union européenne*, 309 : 71-86.
- Pastore, M., Santonastaso, M., Vibio, M., Bertaccini, A., Lee, I. M., & La Cara, F. (1997). Susceptibility to phytoplasma infection of three pear varieties grafted on

different rootstocks. In XVII International Symposium Virus and Virus-Like Diseases of Temperate Fruit Crops 472 (pp. 673–680).

- Perren, S., Zwahlen, D., Egger, B., Kuster, T., Holliger, E., Linder, C., & Naef, A. (2021). Index phytosanitaire pour l'arboriculture 2021.
- Price, P. W. (1973). Reproductive strategies in parasitoid wasps. *The American Naturalist*, 107 (957), 684–693.
- Rathee, M. A. N. D. E. E. P., Ram, P. A. L. A., & Mehra, S. W. A. T. I. (2015). Response of *Aenasius bambawalei* Hayat (Hymenoptera: Encyrtidae) adults to low temperature storage in relation to key biological parameters. *Journal of Biological Control*, 29(1), 119–121.
- Rieux, R., Simon, S., & Defrance, H. (1999). Role of hedgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards. *Agriculture, ecosystems & environment*, 73(2), 119–127.
- Rivero-Lynch, A. P., & Godfray, H. C. J. (1997). The dynamics of egg production, oviposition and resorption in a parasitoid wasp. *Functional Ecology*, 11(2), 184–188.
- Rivero-Lynch, A. P., & Godfray, H. C. J. (1997). The dynamics of egg production, oviposition and resorption in a parasitoid wasp. *Functional Ecology*, 11(2), 184–188.
- Rockey, S J and D L Denlinger. Influence of maternal age on incidence of pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*. *Physiol. Entomol* 199–203. 11.1986.
- 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. *Journal of economic entomology*, 97(2), 213–221.
- Saunders, D S Larval diapause of maternal origininduction of diapause in *Nasonia vitripennis* (Walk) (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Exp. Biol* 495–508. 42.1965.
- šek Kocourek, F., & Stará, J. (2006). Management and control of insecticide-resistant pear psylla (*Cacopsylla pyri*). *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 14, 3.
- Sevenster, J.G., J. Ellers & G. Driessen, 1998. An evolutionary argument for time limitation. *Evolution* 52:1241 – 1244.
- Shaltiel, L., & Coll, M. (2004). Reduction of pear psylla damage by the predatory bug *Anthocoris nemoralis* (Heteroptera: Anthocoridae): the importance of orchard

colonization time and neighboring vegetation. *Biocontrol Science and Technology*, 14(8), 811–821.

- Silva, G. J., Souza, T. M., Barbieri, R. L., & Costa de Oliveira, A. (2014). Origin, domestication, and dispersing of pear (*Pyrus* spp.). *Advances in Agriculture*, 2014.
- Sirot, E., Ploye, H., & Bernstein, C. (1997). State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. *Behavioral Ecology*, 8(2), 226–232.
- Stuart, L. C., Butti, B. A., & Bell, R. L. (1989). Effect of host phenology on ovipositional preference of winter form pear psylla (Homoptera: Psyllidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 86, 34–38.
- T. Botanica. (2020). *Pyrus communis*. [En ligne]. Available: http://www.tela-botanica.org/page:eflore_bdtfx?langue=fr.
- T. R. Unruh et J. F. Brunner, « Washington State University, ». (1993). [En ligne]. Available: <http://jenny.tfrec.wsu.edu/opm/displaySpecies.php?pn=990>. [Accès le Novembre 2017].
- Takasu, K., & Lewis, W. J. (2003). Learning of host searching cues by the larval parasitoid *Microplitis croceipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108(2), 77–86.
- Tomé, H. V. V., Barbosa, W. F., Martins, G. F., & Guedes, R. N. C. (2015). Spinosad in the native stingless bee *Melipona quadrifasciata*: regrettable non-target toxicity of a bioinsecticide. *Chemosphere*, 124, 103–109.
- Tougeron, K., Iltis, C., Renoz, F., Albittar, L., Hance, T., Demeter, S., & Le Goff, G. J. (2021). Ecology and biology of the parasitoid *Trechmites insidiosus* and its potential for biological control of pear psyllids. *Pest management science*, 77(11), 4836–4847.
- Tunca, H., Colombel, E. A., Venard, M., & Tabone, E. (2017). Incidence of superparasitism in the egg parasitoid, *Ooencyrtus kuvanae* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae). *Biocontrol Science and Technology*, 27(6), 796–808.
- Uçkan, F., & Gülel, A. (2001). The effects of cold storage on the adult longevity, fecundity and sex ratio of *Apanteles galleriae* Wilkinson (Hym.: Braconidae). *Turkish Journal of Zoology*, 25(3), 187–191.
- Van Alphen, J. J. M. (1980). Aspects of the foraging behaviour of *Tetrastichus asparagi* Crawford and *Tetrastichus spec.* (Eulophidae), gregarious egg parasitoids of the asparagus beetles *Crioceris asparagi* L. and *C. duodecimpunctata* L. (Chrysomelidae).

1. Host-species selection, host-stage selection and host discrimination. *Netherlands Journal of Zoology*, 30(2), 307–325.
- Van Alphen, J. J., & Visser, M. E. (1990). Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual review of entomology*, 35(1), 59–79.
 - van Baaren, J., & Boivin, G. (1998). Learning affects host discrimination behavior in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(1), 9–16.
 - van Baaren, J., Outreman, Y., & Boivin, G. (2005). Effect of low temperature exposure on oviposition behaviour and patch exploitation strategy in parasitic wasps. *Animal Behaviour*, 70(1), 153–163.
 - Van De Baan, H. E., & Croft, B. A. (1991). Resistance to insecticides in winter-and summer-forms of pear psylla, *Psylla pyricola*. *Pesticide Science*, 32(2), 225–233.
 - Vandeschricke, F., Quilici, S., Gauvin, J., & Roederer, Y. (1992). Le psylle du *Leucaena* à la Réunion. Importance des dégâts et perspectives de lutte biologique. *bois & forets des tropiques*, 234, 47-59.
 - Verma, M. K. Pear production technology. (2014). *Fruit Science*. pp.249-255.
 - Vinson, S. B. (1976). Host selection by insect parasitoids. *Annual review of entomology*, 21(1), 109–133.
 - Vinson, S. B. (1976). Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21, 109–133. DOI: 10.1146/annurev.fr.21.010176.000545
 - Viridaxis. (2021). Nos espèces de parasitoïdes. [En ligne]. Available: <https://www.viridaxis.com/fr/praoon-autres-parasitoides>
 - Waage, J., & Greathead, D. (1986). Insect parasitoids. In 13. Symposium of the Royal Entomological Society of London 18-19 Set 1985 Londres (RU) (No. 595.705249 R888 1985). Academic Press.
 - Wang, T., & Laing, J. E. (1989). Diapause termination and morphogenesis of *Holcothorax testaceipes* Ratzeburg (Hymenoptera: Encyrtidae), an introduced parasitoid of the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (F.)(Lepidoptera: Gracillariidae). *The Canadian Entomologist*, 121 (1), 65–74.
 - Westigard, P. H., Gentner, L. G., & Berry, D. W. (1968). Present status of biological control of the pear psylla in southern Oregon. *Journal of Economic Entomology*, 61(3), 740–743.
 - Zouiten, N., & El Hadrami, I. (2001). La psylle de l'olivier : état des connaissances et perspectives de lutte. *Cahiers Agricultures*, 10 (4), 225-232.