

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LUTTE ATTRACTICIDE ET LÂCHERS INONDATIFS DE TRICHOGRAMMES  
CONTRE LE CARPOCAPSE DE LA POMME, *CYDIA POMONELLA*  
(LEPIDOPTERA : TORTRICIDAE)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

OLIVIER AUBRY

MARS 2008

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont à mon directeur de recherche, le Dr. Éric Lucas (Université du Québec à Montréal) qui m'a aidé à passer à travers les épreuves de ma maîtrise. Il m'a encadré, aidé, soutenu, conseillé, corrigé et re-corrige pendant toute la durée de ma maîtrise. Il m'a ainsi permis de m'immerger de la meilleure façon qui soit dans le monde fascinant de la recherche.

Je tiens également à remercier mon co-directeur, le Dr. Daniel Cormier (Institut de Recherche et de Développement en Agroenvironnement, Saint-Hyacinthe), qui m'a fait profiter de ses connaissances du milieu pomicole, et qui a été présent à chaque fois que j'en ai eu besoin, notamment pour venir m'aider sur le terrain. J'ai également pu bénéficier de ses conseils et de ses connaissances scientifiques.

Ce projet n'aurait jamais été complété sans l'aide de Francine Pelletier, toujours disponible et agréable, avec son savoir-faire et son organisation toujours excellents.

Le dynamisme et la bonne ambiance dans un laboratoire de recherche sont des choses primordiales à mes yeux. Je tiens donc à remercier toute l'équipe du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM, dont la plupart sont devenus comme une seconde famille. Je remercie particulièrement Geneviève Labrie, toujours prête à nous aider et nous conseiller, Jacinthe Tremblay (la petite Jaja) pour son amitié, et tous les autres membres du labo : Bruno Fréchette, Nathalie Roullé, Louise Voynaud, Arnaud Sentis, Julie Bourgeault, Martin Lavoie, Julie-Éleonore Maisonhaute, Olivier Morisset, Jennifer De Almeida. Et également ceux qui ont fini avant moi, Claudio Nunes, Annabelle Firlej, Samuel Pinna, Benoît Guénard et Mircea Béjan.

Je tiens aussi à remercier les personnes qui m'ont aidé lors de l'expérimentation, soit en 2004, Line Juin, Hugo Trottier, Isabelle Desjardins et Martin Valade; et en 2005, Claudine Morel, Olivier Castonguay, Jennifer De Almeida et Valérie Proulx.

Je remercie les membres de mon premier comité de maîtrise qui m'ont donné des commentaires très constructifs lors de la correction de mon projet de maîtrise, soit le Dr. Michèle Roy (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, Ste-Foy) et le Dr. Gérald Chouinard (Institut de Recherche et de Développement en Agroenvironnement, Saint-Hyacinthe). Un grand merci à Gérald dont les conseils et les coups de main ont amélioré la qualité de mon travail

Je remercie également les membres de mon comité de maîtrise qui ont corrigé mon mémoire : le Dr. Guy Boivin (Agriculture et Agroalimentaire Canada, Saint-Jean-sur-Richelieu) et le Dr. Joan Cossentine (Agriculture et Agroalimentaire Canada, Summerland).

Je remercie le Conseil pour le Développement de l'Agriculture du Québec pour son soutien financier au projet.

Je tiens aussi à remercier le département des Sciences Biologiques de l'UQAM, ainsi que les professeurs et le personnel avec qui j'ai toujours eu d'excellents rapports.

Enfin, je voudrais remercier mes parents, par qui tout a commencé et qui malgré la distance sont toujours prêts à m'aider quand j'en ai besoin.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire comprend une introduction, trois chapitres rédigés sous forme d'articles et une conclusion générale en français. Le premier chapitre traite de deux moyens de lutte contre le carpocapse de la pomme, la lutte attracticide et la lutte biologique sous forme de lâchers inondatifs de parasitoïdes. Le second chapitre vise à mieux comprendre le comportement de parasitisme du parasitoïde utilisé dans les lâchers. Enfin, le dernier chapitre mesure les pertes sur les trichocartes utilisées pendant les lâchers inondatifs. Le premier article de ce mémoire « Lutte attracticide et lâcher inondatif de parasitoïdes *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) contre le carpocapse de la pomme *Cydia pomonella* (Lepidoptera : Tortricidae) » sera traduit en anglais et soumis à une revue. Le deuxième article « Sélection et acceptation de l'hôte chez le parasitoïde *Trichogramma minutum* face aux œufs du carpocapse de la pomme ou de la tordeuse à bandes obliques » sera également traduit en anglais et soumis à une revue. Le troisième chapitre « Prédation intraguilde sur le parasitoïde *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) lors de lâchers inondatifs en verger de pommiers » a été soumis en français comme note scientifique à la revue *The Canadian Entomologist*. Lors de ce travail, j'ai effectué les expérimentations, l'analyse statistique des données, et la rédaction des trois chapitres à titre de premier auteur. Mon directeur de recherche, Éric Lucas, et mon co-directeur de recherche, Daniel Cormier, m'ont accompagné lors de ces différentes étapes et sont co-auteurs des trois articles. Gérald Chouinard a participé à l'élaboration du projet et à son déroulement, ce qui explique sa présence comme auteur sur les deux premiers articles. Co-auteure du premier article, Francine Pelletier a participé au plan d'expérimentation, à l'échantillonnage et à l'analyse statistique.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ .....	x
INTRODUCTION .....	1
1. Le carpocapse de la pomme .....	1
2. Quelques types de lutte utilisés.....	2
2.1. <i>La lutte chimique</i> .....	2
2.2. <i>La lutte intégrée</i> .....	2
2.3. <i>La lutte attracticide</i> .....	3
2.4. <i>La lutte biologique</i> .....	3
2.5. <i>Les lâchers inondatifs de parasitoïdes</i> .....	5
2.6. <i>Autres méthodes de lutte contre le carpocapse</i> .....	6
3. La tordeuse à bandes obliques.....	7
4. Les parasitoïdes, exemple des trichogrammes.....	8
4.1. <i>Généralités</i> .....	8
4.2. <i>Les trichogrammes</i> .....	9
4.3. <i>Sélection de l'hôte</i> .....	9
4.4. <i>Accouplement et séquence de parasitisme chez les trichogrammes</i> .....	10
4.5. <i>Sélection de l'habitat</i> .....	11
4.6. <i>Hôtes acceptables</i> .....	12
4.7. <i>Taille de l'hôte</i> .....	13
4.8. <i>Taille de la ponte</i> .....	14
4.9. <i>Régulation du rapport des sexes</i> .....	15
5. Objectifs et hypothèses. ....	16

CHAPITRE I	
LUTTE ATTRACTICIDE ET LÂCHERS INONDATIFS DE PARASITOÏDES <i>TRICHOGRAMMA MINUTUM</i> (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE) CONTRE LE CARPOCAPSE DE LA POMME <i>CYDIA POMONELLA</i> (LEPIDOPTERA : TORTRICIDAE) .....	19
Introduction .....	21
Matériel et méthodes .....	23
Résultats .....	28
Discussion .....	30
CHAPITRE II	
SÉLECTION ET ACCEPTATION DE L'HÔTE CHEZ LE PARASITOÏDE <i>TRICHOGRAMMA MINUTUM</i> FACE AUX ŒUFS DU CARPOCAPSE DE LA POMME OU DE LA TORDEUSE À BANDES OBLIQUES .....	43
Introduction .....	45
Matériel et méthodes .....	48
Résultats .....	51
Discussion .....	53
CHAPITRE III	
PRÉDATION INTRAGUILDE SUR LE PARASITOÏDE <i>TRICHOGRAMMA</i> <i>MINUTUM</i> (HYMENOPTERA : TRICHOGRAMMATIDAE) LORS DE LÂCHERS INONDATIFS EN VERGER DE POMMIERS .....	67
Introduction .....	69
Matériel et méthodes .....	70
Résultats et discussion .....	71
CONCLUSION .....	75
LISTE DES RÉFÉRENCES .....	81

## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE I

**Figure 1.** Plan du dispositif expérimental (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) ..... 37

**Figure 2.** Nombre de captures de carpocapses mâles adultes dans des pièges à phéromones pour chaque traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) en 2004 **(a)** et 2005 **(b)** ..... 38

**Figure 3.** Nombre de pommes endommagées à la récolte par le carpocapse de la pomme en fonction du traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) ( $\pm$  erreur-type) en 2004 et 2005 (50x10 pommes observées par parcelle) ..... 39

**Figure 4.** Nombre de pommes endommagées par deux types de dommages (carpocapsé et autres insectes), par un seul type de dommage (carpocapse seul ou autres insectes seuls) en fonction du traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR) ( $\pm$  erreur-type) en 2004 **(a)** et 2005 **(b)** (50x10 pommes observées par parcelle) ..... 40

**Figure 5.** Nombre de larves capturées par bande-piège en fonction du traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) en 2004 et 2005 ( $\pm$  erreur-type) ..... 41

**Figure 6.** Dispersion des trichogrammes en 2004 **(a)** et 2005 **(b)**: nombre de trichogrammes capturés sur des pièges jaunes collants dans chaque zone échantillonnée (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) ( $\pm$  erreur-type)..... 42

### CHAPITRE II

**Figure 7.** Pourcentage de groupes d'œufs localisés (au moins un œuf parasité) de carpocapse ou de TBO en fonction du site de ponte du carpocapse (pomme) ou celui de la TBO (feuille) ..... 61

**Figure 8. a.** Proportion d'œufs parasités ( $\pm$ erreur-type) par une femelle *T. minutum* en présence simultanée d'œufs de carpocapse et de TBO pendant 24h **b.** nombre

moyen de trichogrammes ( $\pm$ erreur-type) émergeant par groupe d'œufs de carpocapse (3 œufs) ou d'une ooplaque de TBO (100 œufs) et **c.** rapport de sexes des descendants ( $\pm$ erreur-type) d'une femelle trichogramme en fonction de l'hôte ..... 62

**Figure 9.** Patron comportemental d'une femelle *T. minutum* en fonction du temps en présence de trois œufs de carpocapse ou d'une ooplaque de TBO en fonction du temps ..... 64

**Figure 10. a.** Proportion d'œufs parasités ou désoperculés (présence d'un trou d'ouverture) ( $\pm$ erreur-type) par une femelle *T. minutum* en présence d'œufs de carpocapse ou de TBO pendant 24h **b.** nombre moyen de trichogrammes ( $\pm$ erreur-type) émergeant par groupe d'œufs de carpocapse (3 œufs) ou de TBO (ooplaque) **c.** rapport de sexes des descendants ( $\pm$ erreur-type) d'une femelle trichogramme en fonction de l'hôte et **d.** proportion de descendants brachyptères (ailes atrophiées) ( $\pm$ erreur-type) en fonction de l'hôte ..... 65

### CHAPITRE III

**Figure 11.** Perte d'œufs d'*Ephestia kuehniella* parasités ou non par *T. minutum* sur trichocartes dans le cadre de lâchers inondatifs en verger de pommiers au Québec en 2005 ..... 74

**Figure 12.** Abondance relative des différents groupes d'arthropodes prédateurs retrouvés sur les trichocartes lors de lâchers inondatifs en vergers de pommiers au Québec en 2005 en fonction de la semaine de lâcher (Erythraeidae : *Balaustium* sp.; Formicidae : *Lasius* sp.; Salticidae; Chrysopidae; *Forficula auricularia*; Thysanoptera)..... 74

## LISTE DES TABLEAUX

### INTRODUCTION

**Tableau 1.** Parasitoïdes pouvant s'attaquer à un stade de vie du carpocapse ..... 5

### CHAPITRE I

**Tableau 2.** Pourcentage de sites parasités et d'œufs de carpocapse parasités par *T. minutum* ( $\pm$  erreur-type) ..... 36

### CHAPITRE II

**Tableau 3.** Succès de parasitisme d'une femelle parasitoïde en fonction de l'hôte (3 œufs de carpocapse ou une ooplaque de TBO)..... 60

### CONCLUSION

**Tableau 4.** Comparaison de la dose utilisée, du coût estimé et du temps requis lors de l'utilisation de la lutte attracticide, de la lutte biologique à l'aide de lâchers inondatifs et de la lutte chimique contre le carpocapse..... 76

## RÉSUMÉ

Le carpocapse de la pomme est un ravageur majeur en vergers de pommiers à l'échelle du globe. La lutte chimique est généralement utilisée pour réprimer cet insecte à l'origine de dommages à l'intérieur des pommes. Il existe d'autres moyens de lutte contre le carpocapse à risques réduits pour l'Homme et l'environnement, dont la lutte attracticide et la lutte biologique à l'aide de parasitoïdes. La lutte attracticide est une combinaison d'un leurre sémiochimique attractif qui attire les mâles et d'un produit insecticide qui les tue. La population est ainsi réduite par l'absence d'accouplements. La lutte biologique par lâchers inondatifs consistent en l'introduction de milliers de parasitoïdes dans le but d'augmenter le taux de parasitisme d'un ravageur ciblé afin de prévenir les dommages économiques. L'objectif du premier chapitre est d'évaluer si la lutte attracticide est un outil efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme dans les vergers de pommiers du Québec et si ce type de lutte est compatible avec la lutte biologique lors de l'utilisation de parasitoïdes trichogrammes. Lors de nos expérimentations, la lutte attracticide contre le carpocapse de la pomme a été peu efficace, alors que couplée à la lutte biologique à l'aide de lâchers de trichogrammes, elle semble être une meilleure méthode pour contrôler ce ravageur. L'utilisation d'un parasitoïde généraliste nécessite de bien comprendre son comportement dans le système étudié. Le parasitoïde oophage *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) est généraliste et s'attaque généralement aux lépidoptères ravageurs. Le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) et la tordeuse à bandes obliques (TBO) *Choristoneura rosaceana* Harris (Lepidoptera: Tortricidae) sont deux hôtes de *T. minutum* dont les sites de ponte et les stratégies d'oviposition sont très différents. L'objectif du deuxième chapitre était d'étudier les facteurs déterminant le parasitisme de *T. minutum* face à deux hôtes qui exploitent des sites de pontes différents et qui possèdent une stratégie de ponte très différente. Nos résultats ont montré qu'une femelle *T. minutum* va se déplacer dans un pommier indépendamment du site de ponte du carpocapse ou de la TBO. Elle va ensuite pondre dans tous les hôtes acceptables qu'elle va rencontrer. Mais, il sera plus profitable pour elle de pondre dans des oeufs de carpocapse plutôt que dans des œufs de TBO. Pendant les lâchers inondatifs, les parasitoïdes *T. minutum* ont été relâchés sous forme de pupes à l'intérieur d'hôtes jusqu'à émergence. L'objectif du troisième chapitre était d'évaluer la susceptibilité à la prédation d'œufs parasités par *T. minutum* utilisés lors des lâchers inondatifs dans un verger de pommiers. La perte d'œufs parasités sur les trichocartes utilisées lors d'un lâcher inondatif est relativement importante (prédation, facteurs abiotiques, mortalité). Il serait intéressant d'améliorer les techniques de lâchers inondatifs afin de minimiser ces pertes.

**Mots-clés:** *Cydia pomonella*, attracticide, parasitoïdes, *Trichogramma minutum*, *Choristoneura rosaceana*, vergers de pommiers.

## INTRODUCTION

### 1. Le carpocapse de la pomme

Le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera : Tortricidae), est l'insecte ravageur le plus largement distribué dans les vergers de pommiers, poiriers et noyers à l'échelle du globe, et il est un des ravageurs majeurs dans la plupart des cas (Falcon et Huber, 1991). Dans l'Est de l'Amérique du Nord, l'infestation varie de moins de 15% de dommages à la récolte pour une population univoltine, jusqu'à 35% avec une génération et demi (Barnes, 1991), c'est-à-dire lorsque les individus de la seconde génération n'arrivent pas à tous se développer. Les pommes émettent de l' $\alpha$ -farnesène, qui agit comme attractif sur les jeunes larves et stimule l'oviposition chez les adultes (Sutherland *et al.*, 1977). En laboratoire, la fécondité d'une femelle carpocapse varie de 43 à 130 œufs (Hathaway *et al.*, 1973). Cependant, 1/3 des œufs seulement vont résulter en une larve entrant dans un fruit (Geier, 1963), les autres ne survivant pas. En Amérique du Nord, 12 à 62% des œufs meurent à cause de leur infertilité ou de facteurs abiotiques (Hathaway *et al.*, 1971; Hagley, 1972; Ferro *et al.*, 1975). Notons aussi que la pluie n'inhibe pas le développement des œufs, mais elle peut les déloger (Howell, 1991). Les deux périodes de lutte potentiellement efficaces pendant la vie pré-imaginale du carpocapse sont de la ponte de l'œuf à la pénétration de la larve dans le fruit, et pendant la phase diapausante (MacLellan, 1969, 1972). En effet, les jeunes larves creusent à l'intérieur de la pomme et y restent jusqu'à la fin de leur développement (Van der Geest et Evenhuis, 1991), où elles sont à l'abri de la plupart des moyens de lutte. Seul le parasitoïde *Hyssopus pallidus* Askew (Hymenoptera : Eulophidae) est capable d'attaquer les larves du carpocapse à l'intérieur des pommes (Rott *et al.*, 2005). Sans l'aide d'insecticides de synthèse, c'est le ravageur des pommes le plus persévérant, le plus destructif et le plus difficile à réprimer (Metcalf *et al.*, 1962).

## 2. Quelques types de lutte utilisés

### 2.1. La lutte chimique

La lutte chimique a été largement utilisée contre le carpocapse de la pomme. La production mondiale de pesticides est douze fois plus élevée aujourd'hui qu'en 1950 (Van Driesche et Bellows, 1996). Par exemple, plus de 500 millions de kilogrammes de pesticides étaient épandus annuellement en 1978 aux États-Unis seulement (Berry, 1978). Cette utilisation intensive des pesticides chimiques peut avoir des effets négatifs sur l'environnement, comme la pollution de l'eau, la présence de résidus toxiques dans les aliments et l'impact sur la santé humaine (Vincent et Coderre, 1992). Ces traitements sont souvent réalisés au mois de juillet, pendant une période où la faune auxiliaire (parasitoïdes, prédateurs) devient plus diversifiée et abondante dans le verger. Les insecticides actuellement utilisés pour lutter contre le carpocapse de la pomme étant toxiques pour plusieurs espèces de la faune auxiliaire (Chouinard, 2001), chaque traitement réalisé durant cette période freine la lutte naturelle, pouvant provoquer la nécessité de traitements additionnels dirigés contre d'autres ravageurs. De plus, plusieurs espèces d'insectes nuisibles sont devenues résistantes aux insecticides chimiques et causent de sérieux dommages aux cultures (Van Driesche et Bellows, 1996). Actuellement, de nouvelles méthodes de lutte plus spécifiques sont développées, telle que l'utilisation d'un granulovirus spécifique au carpocapse de la pomme (CpGV) qui est compatible avec la lutte intégrée (Stara et Kocourek, 2003).

### 2.2. La lutte intégrée

Actuellement, les producteurs de pommes utilisent de plus en plus la lutte intégrée. Il s'agit d'un système de gestion qui utilise toutes les techniques permettant de réduire la population d'un ravageur et de la maintenir à un niveau économiquement acceptable (van den Bosch *et al.*, 1971). Elle a pour but de minimiser l'impact du ravageur, tout en tentant de maintenir l'intégrité de l'écosystème (van den Bosch *et al.*, 1971) et donc de réduire à la fois les dommages

du ravageur et l'application de pesticides (Corbet et Smith, 1971). Le développement de résistance envers les insecticides organo-phosphorés a entraîné la nécessité de développer de nouveaux moyens de lutte compatibles avec la lutte intégrée (Croft et Riedl, 1991). La lutte attracticide et la lutte biologique par des lâchers inondatifs de parasitoïdes sont deux moyens de lutte à risques réduits, pour l'Homme et l'environnement.

### *2.3. La lutte attracticide*

La lutte attracticide consiste en la combinaison d'un leurre sémiocchimique attractif et d'un produit insecticide (Howse *et al.*, 1998). Pour lutter contre le carpocapse, on utilise une substance visqueuse contenant 0,16% de phéromone (codlémone), (E'E)-8,10-dodécadien-1-ol, pour attirer les mâles et 6% de perméthrine pour les tuer (Charmillot et Hofer, 1997). Les mâles qui viennent en contact avec le produit meurent après quelques heures, et ainsi, la reproduction est réduite. Des effets sublétaux irréversibles, tels que l'incapacité des mâles à percevoir et/ou répondre aux femelles, à se nourrir, ou à percevoir d'autres stimuli, vont affecter les individus de la population ciblée avec le même résultat que de les tuer directement (Krupke *et al.*, 2002). Même si ces effets sublétaux peuvent paraître subtils, ils peuvent être des composants critiques dans le succès du contrôle d'un ravageur. La spécificité de la phéromone sexuelle employée assure que seule l'espèce ciblée devrait être affectée. De plus, la méthode attracticide devrait être mieux acceptée par les consommateurs que les applications par pulvérisation du fait de son application sur des parties de l'arbre qui ne sont pas récoltées. Il ne devrait donc pas y avoir de résidus sur les fruits. Le principe a été testé avec succès dans la lutte contre le carpocapse de la pomme en Europe (Charmillot et Hofer, 1997; Lösel *et al.*, 2000; Ebbinghaus *et al.*, 2001). Cependant, des expériences réalisées en Amérique du Nord n'ont pas été concluantes (Krupke *et al.*, 2002).

### *2.4. La lutte biologique*

La lutte biologique peut être considérée comme l'utilisation d'organismes vivants pour en contrôler d'autres dits nuisibles (Vincent et Coderre, 1992), mais il existe différentes stratégies d'application. D'une manière générale, la lutte biologique repose sur l'exploitation directe d'organismes entomophages autonomes. Cela inclut l'utilisation des prédateurs, des parasitoïdes et des agents pathogènes. Ces auxiliaires de lutte sont capables de se propager par eux-mêmes, et ont donc un effet prolongé, voire permanent. Il y a deux manières d'utiliser les entomophages en lutte biologique. La première consiste à manipuler directement la densité numérique des entomophages, par implantation d'entomophages exotiques (lutte biologique classique) ou par la libération d'entomophages qui peut être restreinte (lutte « inoculative ») ou massive (lutte inondative). La seconde consiste à favoriser l'action des entomophages présents dans le milieu, en favorisant leur protection, leur chance de survie ou en stimulant leur action sur le ravageur (lutte conservative). La libération massive d'entomophages est applicable à des organismes déjà présents dans le milieu, mais dont la population n'est pas suffisamment élevée pour réprimer le ravageur, ou dont les périodes d'abondance ne correspondent pas à celles de la présence du ravageur (Cloutier et Cloutier, 1992). Cette méthode consiste à multiplier artificiellement (élevage de masse) un entomophage efficace et à le libérer massivement dans la population à réprimer au moment le plus opportun (Rabb *et al.*, 1976). La libération massive d'entomophages est curative du fait de l'action immédiate de l'antagoniste (Stinner, 1977). Mais elle peut également être préventive du fait de son action à plus ou moins long terme au cours de plusieurs cycles de multiplication autonome dans le milieu (Cloutier et Cloutier, 1992). Il existe une grande variété d'organismes utilisés en lutte biologique : des insectes parasitoïdes, des insectes prédateurs, ainsi que des nématodes et des microorganismes entomopathogènes. Les organismes les plus exploités sont les insectes parasitoïdes (Boivin, 1999). Différents parasitoïdes peuvent s'attaquer à différents stades de vie du carpocapse et des tordeuses (Tab. 1) (Mills et Carl, 1991).

**Tableau 1. Parasitoïdes pouvant s'attaquer à un stade de vie du carpocapse.** Les parasitoïdes ovo-larvaires s'attaquent à des œufs qui se développent en larves. Les hyperparasitoïdes se développent sur une larve ou une puppe d'un parasitoïde primaire.

Stade attaqué (carpocape et tordeuses)	Parasitoïdes
Oeuf	Chalcidoidea, famille Trichogrammatidae
Œuf se développant en larve	Braconidae, sous-famille Cheloninae
Larve	Braconidae Ichneumonidae Bethylidae Tachnidae Sarcophagidae Chalcidoidea (hyperparasitoïdes)
Puppe	Ichneumonidae Chalcidoidea

### 2.5. Les lâchers inondatifs de parasitoïdes

La lutte biologique par augmentation de la population de parasitoïdes introduits en champs est communément appelée « lâcher inondatif »; la culture est alors inondée d'insectes parasitoïdes dans le but d'augmenter le taux de parasitisme d'un ravageur ciblé pour prévenir les dommages économiques (Olkowski et Zhang, 1990). Le nombre total de parasitoïdes relâchés peut être très élevé afin de contrôler la population du ravageur ciblé, mais ce nombre varie en fonction du type de culture, du climat, de l'espèce et de la densité du ravageur, de la biocénose, etc. (Li, 1994). Les lâchers s'effectuent généralement manuellement. Dans ce cas, les parasitoïdes pré-adultes (juste avant l'émergence ou au début de l'émergence) sont relâchés dans un contenant (cartes de carton, papier, capsule de gélatine, ...) sur les plantes. On peut aussi placer des cartes contenant des œufs parasités sur les plantes (accrochés sur les feuilles). Cependant, il y a certaines précautions à respecter. Par exemple,

certain auteurs ont noté qu'un climat pluvieux réduit l'efficacité des lâchers de parasitoïdes (Yu *et al.*, 1984; Smith *et al.*, 1986; Tran et Hassan, 1986). De plus, un vent plus fort que 30 cm/s semble inhiber le vol chez les parasitoïdes (Keller *et al.*, 1985) bien que la dispersion puisse se faire selon la direction du vent (Hendricks, 1967; Yu *et al.*, 1984; Fournier et Boivin, 2000). L'utilisation des parasitoïdes nécessite aussi une utilisation limitée des pesticides. En effet, des études ont montré que les lâchers de parasitoïdes étaient incompatibles avec les applications régulières d'insecticides aux États-Unis (Bull et House, 1983; Lopez et Morrison, 1985).

#### *2.6. Autres méthodes de lutte contre le carpocapse*

Il existe d'autres méthodes de lutte, telles que la confusion sexuelle, le piégeage de masse ou les lâchers de mâles stériles. On peut également utiliser un granulovirus spécifique au carpocapse de la pomme (CpGV) qui est compatible avec la lutte intégrée (Stara et Kocourek, 2003). Dans le cas de la confusion sexuelle, des diffuseurs libèrent des phéromones sexuelles femelles à forte dose qui désorientent les papillons mâles (Howell *et al.*, 1992). Ainsi, il n'y a pas d'accouplement, les oeufs ne sont pas fécondés, et n'éclosent pas. Le principe du piégeage de masse repose sur l'effet attractif des phéromones. Les insectes sont attirés dans un piège duquel ils ne peuvent pas ressortir. La plupart du temps, ils se noient dans un liquide placé sous le diffuseur (MacLellan, 1976). Les lâchers de mâles stériles sont utilisés en Colombie-Britannique contre le carpocapse de la pomme. La technique vise à relâcher des millions de mâles stériles dans la nature et empêchent alors les femelles de s'accoupler avec les mâles sauvages fertiles, ce qui les empêche finalement de pondre (Proverbs *et al.*, 1982; Tyson *et al.*, 2007). Celles-ci ne s'accouplant qu'une seule fois, chaque femelle a une grande probabilité de s'accoupler avec un mâle stérile et donc de ne donner aucune descendance.

### 3. La tordeuse à bandes obliques

La tordeuse à bandes obliques (TBO), *Choristoneura rosaceana* Harris (Lepidoptera : Tortricidae), est une tordeuse polyphage, indigène en Amérique du Nord et qui se nourrit du feuillage et occasionnellement des fruits de beaucoup d'arbres (Weires et Riedl, 1991). Les plantes de la famille des Rosaceae sont considérées comme ses hôtes principaux (Chapman et Lienk, 1971). La TBO peut poser des problèmes économiques dans les cultures de roses (Sanderson et Jackson, 1909), fraises (Knowlton et Allen, 1937), framboises (Schuh et Mote, 1948 *in* Weires et Riedl, 1991), pommes (Chapman *et al.*, 1968; Reissig, 1978), et noisettes (AliNiazee, 1986). La TBO est largement distribuée en Amérique du Nord, et on la retrouve dans le sud du Canada (Weires et Riedl, 1991). Dans la majorité de ce territoire, elle possède deux générations par an (Chapman et Lienk, 1971), mais dans sa limite nord de distribution elle est univoltine. La diapause hivernale de la TBO s'effectue au troisième stade larvaire dans les fissures de l'écorce ou de la fourche des branches dans un cocon protecteur (Weires et Riedl, 1991). Au printemps, les larves émergent et commencent à se nourrir sur les jeunes feuilles ou les grappes de fleurs. La pupaison s'effectue quelques jours après la chute des pétales sur les pommiers. Les adultes ont des bandes obliques brunes caractéristiques sur les ailes antérieures (Weires et Riedl, 1991); les oeufs sont verts et pondus en ooplaques d'environ 200 (groupes dans lesquels les hôtes sont en contact direct avec leurs voisins) sur la face supérieure des jeunes feuilles. Une femelle peut pondre jusqu'à 900 œufs (Knowlton et Allen, 1937). Les dommages économiques de la TBO sur les pommiers adultes interviennent essentiellement sur les fruits. Les dommages sur les feuilles sont relativement mineurs, excepté sur les pousses des jeunes pommiers. Les larves de la première génération se nourrissent sur la surface des fruits, causant des cicatrices. La TBO sert d'hôte à une grande variété de parasitoïdes hyménoptères (Powell, 1964).

#### 4. Les parasitoïdes, exemple des trichogrammes

##### 4.1. Généralités

Un parasitoïde est un organisme qui se développe sur ou dans un autre organisme, son hôte, en tire sa subsistance et le tue comme résultat direct ou indirect de son développement (Eggleton et Gaston, 1990). Les parasitoïdes peuvent être des insectes, des nématodes, des champignons, des bactéries, des protistes ou des virus (Eggleton et Gaston, 1990). La majorité des parasitoïdes sont toutefois des insectes (Boivin, 1999). Un parasitoïde efficace en lutte biologique est une espèce dont les femelles ont la capacité de trouver et d'attaquer leurs hôtes (action immédiate), et de distribuer leur progéniture efficacement lorsque les hôtes sont éloignés (action à plus long terme) (Doutt *et al.*, 1971). Généralement, un hôte va être sensible à un parasitoïde pendant un ou quelques stades de son développement (Vinson et Iwantsch, 1980). Il existe divers types de parasitoïdes. Ainsi, on distingue les endoparasitoïdes, qui se développent à l'intérieur de leur hôte, et les ectoparasitoïdes, qui se développent à l'extérieur. On parle de parasitoïdes solitaires, lorsqu'un seul individu se développe à partir de l'hôte, et de parasitoïdes grégaires, lorsque plusieurs individus se développent à partir du même hôte (van Driesche et Bellows, 1996). Les parasitoïdes idiobiontes tuent ou paralysent leurs hôtes avant l'éclosion de leurs œufs, le développement du parasitoïde se fait donc dans un hôte mort ou paralysé (van Driesche et Bellows, 1996). Les parasitoïdes qui pondent dans ou sur des œufs (hôtes de petites tailles) et qui tuent les œufs au moment de la ponte sont des espèces idiobiontes. Par contre, les parasitoïdes qui ne tuent pas leur hôte immédiatement après l'avoir paralysé sont caractérisés de koïnobiontes. Les hyperparasitoïdes, ou parasitoïdes secondaires, parasitent des hôtes eux-mêmes parasitoïdes. Lorsque plusieurs femelles parasitoïdes de la même espèce pondent dans un même hôte, on parle de superparasitisme (Doutt *et al.*, 1971). Si un parasitoïde attaque un hôte déjà parasité par une espèce différente, alors on parle de multiparasitisme (Godfray, 1994). On parle de proovogénie lorsqu'une femelle parasitoïde arrive à maturité avec son

stock d'œufs. Lorsque les œufs viennent à maturité graduellement après l'émergence de la femelle, il s'agit de synovogénie.

#### 4.2. *Les trichogrammes*

Parmi les 16 familles d'hyménoptères parasitoïdes oophages, les Trichogrammatidae sont les plus exploités en lutte biologique (Stinner, 1977). Ils composent une famille cosmopolite des Chalcidoidea avec environ 620 espèces et 80 genres (Pinto et Stouthamer, 1994). Les trichogrammes sont généralistes, ce qui permet en principe leur élevage dans des hôtes non nuisibles, ou peu coûteux à élever en masse comme par exemple les lépidoptères nuisibles des grains entreposés (Brower, 1983). Les Trichogrammatidae sont des endoparasitoïdes oophages solitaires ou grégaires (Pinto et Stouthamer, 1994). Le stade immature se développe comme parasite d'un œuf hôte et l'adulte est libre (Schmidt, 1994). Bien que les trichogrammes soient habituellement associés aux lépidoptères, on peut aussi les retrouver parasitant des œufs de coléoptères, de diptères, d'hémiptères, d'homoptères, d'hyménoptères et de neuroptères (Pinto et Stouthamer, 1994). La plupart des espèces sont généralistes, bien que les espèces les plus connues montrent une spécialisation pour les insectes de l'ordre des lépidoptères (Pinto et Stouthamer, 1994). L'espèce utilisée dans cette étude, *Trichogramma minutum* (Riley), est une espèce indigène au Québec et est un parasitoïde oophage généraliste arboricole. Il est capable d'attaquer les œufs du carpocapse de la pomme et de la tordeuse à bandes obliques (Cossentine *et al.*, 1996) et ces trois espèces se retrouvent dans les vergers de pommiers du Québec.

#### 4.3. *Sélection de l'hôte*

Un problème classique dans l'écologie des parasitoïdes est de prédire quels hôtes une femelle va accepter et quels hôtes elle va rejeter, tels que les gros œufs isolés du carpocapse de la pomme face aux ooplaques de TBO. Les modèles théoriques prédisent que les décisions d'oviposition des femelles parasitoïdes vont

mener à la sélection de l'hôte qui va optimiser le propre gain de valeur adaptative de la femelle (Godfray, 1994), même si cette décision va à l'encontre de la valeur adaptative individuelle de sa progéniture. La décision de l'insecte va être basée sur la quantité et la qualité des nutriments que l'hôte va fournir et qui dépassent les coûts (dépenses en temps et en énergie) impliqués dans sa manipulation et son oviposition. Pour la majorité des parasitoïdes hyménoptères, la relation entre la sélection de l'hôte et la profitabilité de l'hôte est déterminée à la fois par les capacités physiologiques des immatures à exploiter l'hôte et l'habileté des femelles à localiser et utiliser la ressource (Godfray, 1994). Les hôtes varient en aptitude, disponibilité et détectabilité (Slansky, 1986; Vet et Dicke, 1992; Godfray, 1994), et chez certains parasitoïdes les femelles montrent une plasticité envers l'acceptation de l'hôte. Généralement, elles pondent préférentiellement dans l'hôte le plus profitable (Godfray, 1994), mais ce n'est pas toujours le cas (Brodeur et Vet, 1995; Grasswitz et Reese, 1998; Rivero, 2000). Des études sur les relations hôte-parasitoïde ont mis plus d'emphasis sur les déterminants se rapportant à l'état physiologique et informatif de la femelle, tel que la charge en œufs, l'expérience antérieure, la perception de l'environnement, et son âge qui peuvent influencer la dynamique de la sélection de l'hôte (Roitberg *et al.*, 1993; Visser, 1995; Rivero, 2000). Pour les parasitoïdes idiobiontes, dans lesquels les hôtes stoppent leur développement après le parasitisme et qui représentent une quantité fixe de ressources, la qualité de l'hôte peut directement être associée à la taille, les grands hôtes sont de plus grande qualité car ils contiennent plus de ressources pour le développement de la larve (Charnov *et al.*, 1981); mais, l'espèce d'hôte et son statut (sain ou parasité, âge) sont des facteurs à considérer.

#### *4.4. Accouplement et séquence de parasitisme chez les trichogrammes*

Lorsqu'une femelle trichogramme, atteint le stade adulte, elle commence son existence en utilisant ses mandibules pour découper une sortie dans le cocon protecteur, dans le tégument de l'hôte, ou toute autre surface cellulaire, dans lequel elle vient de passer son stade immature (Doutt *et al.*, 1971). Chez les espèces

bisexuées et grégaires, comme les guêpes chalcides, il y a une forte probabilité qu'un mâle ait atteint sa maturité quelques heures plus tôt et qu'il soit à proximité du site d'émergence (Doutt *et al.*, 1971). Cela augmente la probabilité d'accouplement et, chez certaines espèces, l'accouplement fraternel est courant. Chez les parasitoïdes, avant de pondre dans un hôte potentiel, une femelle examine la surface de l'hôte en marchant sur l'œuf de long en large et en le tambourinant constamment avec ses antennes (Salt, 1935; Klomp et Teerink, 1962; Schmidt et Smith, 1989). La durée de l'examen de l'hôte est corrélée à la distance parcourue sur la courbure de l'hôte (et non son volume) (Klomp et Teerink, 1962; Schmidt et Smith, 1985a, 1986, 1987a,c) et va donner une estimation de la taille de l'hôte (d'après l'angle entre le scape et la tête). Si l'hôte est accepté, la femelle prend une posture typique de forage et commence à percer le chorion de l'hôte grâce à son ovipositeur. Après avoir pénétré le chorion, la femelle dépose la totalité des œufs alloués à l'hôte durant une seule insertion de l'ovipositeur (Klomp et Teerink, 1962; Suzuki *et al.*, 1984). Des substances de marquage et des facteurs régulant le métabolisme de l'hôte peuvent aussi être introduits pendant l'oviposition (Salt, 1937; Klomp *et al.*, 1980). On peut distinguer quatre étapes principales dans le comportement de ponte : (i) arrêt et posture caractéristique de l'oviposition avec la tête levée, l'abdomen déprimé, les antennes repliées sur la tête et l'ovipositeur sorti perpendiculairement à la surface du chorion; (ii) forage; (iii) pénétration du chorion par l'ovipositeur, suivi de mouvements rythmiques de l'abdomen; et (iv) oviposition (Schmidt, 1994).

#### 4.5. Sélection de l'habitat

Bien que la plupart des parasitoïdes soient limités à quelques espèces d'hôtes, les femelles trichogrammes sont capables d'exploiter une énorme diversité d'œufs d'insectes (Quednau, 1955; Taylor et Stern, 1971), même si elles n'ont aucune chance de les rencontrer dans la nature (Quednau, 1955). Cependant, la plupart des tests d'hôtes acceptés ont été réalisés comme des tests simples dans lesquels les femelles ne disposaient pas d'hôtes alternatifs pour pondre (Quednau, 1955; Taylor et Stern,

1971). La polyphagie des espèces de trichogrammes est associée à la capacité des femelles d'identifier une grande variété d'œufs d'insectes comme sites d'oviposition adéquats et la capacité des larves d'utiliser les éléments nutritifs de ces hôtes (Schmidt, 1994). Les femelles parasitoïdes sont avant tout attirées par un certain type d'environnement, avant d'être attirées par un hôte (Salt, 1935; Laing, 1937) et elles montrent souvent un haut degré de spécificité dans leurs choix d'habitats (Nordlund, 1994). De plus, les parasitoïdes trichogrammes utilisent une grande variété de stimuli chimiques produits par l'hôte (kairomones) dans leur localisation d'hôte et leur comportement d'acceptation d'hôte (Noldus, 1989). Mais, les stimuli chimiques provenant des plantes (synomones) jouent aussi un rôle dans le comportement de localisation d'habitat de l'hôte (Nordlund, 1994).

#### *4.6. Hôtes acceptables*

Les trichogrammes sont sensibles aux variations du développement de l'hôte, tel que le développement embryogénique, et la détérioration due au stockage des œufs (Marston et Ertle, 1969; Pak, 1986). Marston et Ertle (1969) ont montré que l'inhibition de l'acceptation coïncidait avec la blastogenèse ou la rotation de l'embryon hôte. Dans la plupart des cas, la sclérotisation de la capsule céphalique de l'embryon de l'hôte marque la fin d'une acceptation potentielle (Lewis et Redlinger, 1969). Les jeunes hôtes sont donc acceptés plus fréquemment que les hôtes plus vieux (Pak, 1986), mais les femelles trichogrammes insèrent souvent leurs ovipositeurs dans les vieux hôtes sans pondre. Ces hôtes cessent souvent leur développement et meurent, probablement suite à l'injection de composés toxiques par la guêpe (Eidmann, 1934; Benoit et Voegelé, 1979). Cependant, les œufs dont le développement a été arrêté par le froid ou par irradiation, ou qui sont infertiles, peuvent être acceptés pour l'oviposition (Houseweart *et al.*, 1982).

#### 4.7. Taille de l'hôte

Chez les trichogrammes, la taille de l'hôte est un caractère important affectant l'acceptabilité de l'hôte. La sélection de l'hôte peut être déterminée par le génotype de la femelle, mais peut aussi être modifiée par des facteurs tels que l'âge de la femelle (Drost et Cardé, 1992), l'attribut de l'œuf (Minkenberg *et al.*, 1992; Heimpel *et al.*, 1996), la qualité de l'hôte et sa disponibilité (Drost et Cardé, 1992), ainsi que la densité de parasitoïdes (Cornell et Pimentel, 1978). Les femelles trichogrammes peuvent accepter des œufs isolés, en groupes, ou pédonculés (Schmidt, 1994). Beaucoup de parasitoïdes utilisent la taille de l'hôte pour déterminer son acceptation (Arthur, 1967; Vinson, 1976; Strand et Vinson, 1983) car la larve est confinée dans un seul hôte pendant son développement, et le volume de l'hôte peut jouer un rôle critique dans sa nutrition (Flanders, 1935; Klomp et Teerink, 1967 *in* Schmidt, 1994). D'ailleurs, certaines études ont montré que la taille du corps, la fécondité et la longévité des parasitoïdes dépendent de la nutrition de la larve (Flanders, 1935; Legner, 1969; Southard *et al.*, 1982; Beckage et Riddiford, 1983; Charnov et Skinner, 1985). Des hôtes avec une taille variant entre 0,3 mm (0,014 mm<sup>2</sup>) et 3 mm (14 mm<sup>2</sup>) peuvent être parasités (Schmidt et Smith, 1987c). La plupart des espèces de trichogrammes préfèrent des hôtes avec un diamètre intermédiaire ou large (0,8-1,8 mm) pouvant supporter quelques larves, plutôt que des hôtes plus petits (0,3-0,7 mm) qui ne peuvent supporter le développement que d'une ou deux larves (Salt, 1935; Taylor et Stern, 1971; Boldt *et al.*, 1973). L'oviposition dans des grands hôtes va réduire la probabilité que des hôtes plus petits soient acceptés pendant des rencontres subséquentes (Taylor et Stern, 1971), dépendamment des espèces (Schmidt, 1994). La taille de l'hôte n'est pas seulement un facteur critique dans l'acceptation de l'hôte par les femelles, il s'agit aussi d'un facteur important dans la régulation de la taille de la ponte et l'ajustement du rapport des sexes (Schmidt, 1994).

#### 4.8. Taille de la ponte

L'ajustement de la taille de la ponte chez les parasitoïdes grégaires, tel que *T. minutum*, représente un compromis entre l'augmentation du nombre de descendants produits et la valeur d'adaptation de chaque descendant (Iwasa *et al.*, 1984; Parker et Courtney, 1984; Charnov et Skinner, 1985). En effet, la seule augmentation du nombre de descendants ne correspond pas forcément à une augmentation de la valeur d'adaptation de la mère. Dans des hôtes de petite taille, un seul œuf est alloué et un adulte de petite taille va en émerger. Pour des hôtes plus grands, la taille des adultes n'est pas limitée par la taille de l'hôte, mais par le nombre d'œufs qui y est alloué. Le nombre de descendants alloué à un hôte varie donc avec la quantité et la qualité nutritionnelle de l'hôte, et ce nombre est ajusté d'après la mesure externe du volume de l'hôte (Klomp et Teerink, 1962; Schmidt et Smith, 1985a, 1987c). Les trichogrammes peuvent ainsi ajuster l'allocation de leur progéniture dans le but de maximiser leur succès reproductif quand ils exploitent des agrégations d'hôtes (Waage et Lane, 1984; Waage et Ming, 1984; Schmidt et Smith, 1985b, 1987b). Lorsque la densité d'œufs augmente, comme dans le cas d'une ooplaque de TBO, il est probable que la guêpe va trouver suffisamment d'hôtes pour pondre son stock d'œufs total. Dans ces conditions, il est avantageux pour la femelle de réduire le nombre d'œufs pondus dans chaque hôte (Hirose *et al.*, 1976; Schmidt et Smith, 1985b) dans le but de produire une progéniture de plus grande taille, avec une meilleure fécondité et une meilleure valeur d'adaptation (Charnov et Skinner, 1985). D'ailleurs, la taille de la ponte est directement proportionnelle à la distance séparant les hôtes, ce qui indique que la femelle peut réduire la taille de sa ponte lorsque l'intervalle spatial ou temporel entre les hôtes rencontrés est faible (Schmidt, 1994). De plus, les hôtes moins acceptables, tel que les hôtes âgés, posséderont moins de progéniture allouée que les jeunes hôtes (Lewis et Redlinger, 1969; Marston et Ertle, 1969; Taylor et Stern, 1971). En effet, la perte d'un œuf suite à une oviposition dans un hôte de moins bonne qualité est plus néfaste pour les espèces proovigéniques que synovigéniques, car il est impossible pour les espèces proovigéniques de produire des

œufs au stade adulte (Godfray, 1994). Les espèces de trichogrammes ont été notées comme proovigéniques par certains auteurs (Pak et Oatman, 1982; Waage et Ming, 1984; Bai *et al.*, 1992), mais ils ont depuis été décrits comme modérément synovigéniques (Jervis *et al.*, 2001).

#### 4.9. Régulation du rapport des sexes

La plupart des espèces de trichogrammes, comme les autres hyménoptères, régulent le rapport des sexes de leur progéniture par arrhénotoquie : les œufs fécondés produisent des femelles et les œufs non fécondés deviennent des mâles (Suzuki *et al.*, 1984). Quelques espèces de trichogrammes sont thélytoques et produisent uniquement des femelles (Flanders, 1965; Suzuki et Hiehata, 1985). La thélytoquie peut aussi résulter de la présence d'une bactérie (*Wolbachia*) chez les parasitoïdes. L'ajustement du rapport des sexes par rapport à la taille de l'hôte a été démontré pour de nombreuses espèces de parasitoïdes (Clausen, 1939; Flanders, 1965; Hamilton, 1967; Green *et al.*, 1982; Jones, 1982; Werren, 1984). Dans les gros hôtes, les femelles trichogrammes pondent généralement beaucoup plus de femelles que de mâles (Suzuki *et al.*, 1984; Waage et Ming, 1984). Cela peut s'expliquer par le fort degré d'accouplement entre la progéniture consanguine émergeant d'un même hôte (Hamilton, 1967). Un parasitoïde n'a besoin d'allouer que le nombre suffisant de mâles pour féconder toutes les femelles du même hôte, ce qui résulte en un rapport des sexes en faveur des femelles (Hamilton, 1967; Charnov et Skinner, 1985). De plus, chez les femelles, la taille influence la valeur adaptative par la longévité, la quantité d'œufs pondus et l'efficacité de recherche des hôtes (Godfray, 1994). Chez les mâles, la taille influence également la valeur adaptative par la longévité, mais aussi par la capacité de localiser les femelles et leur succès dans la compétition entre mâles (Godfray, 1994). Cependant, les femelles obtiennent un gain de valeur adaptative plus élevé avec l'augmentation de la taille que les mâles. Ainsi, les femelles sont allouées préférentiellement dans les grands hôtes, de meilleure qualité (Schmidt, 1994). Dans les hôtes qui supportent le développement d'un seul

parasitoïde, les mâles seront alloués aux plus petits hôtes et les femelles aux plus grands (Schmidt, 1994), même si Boivin et Lagacé (1999) ont montré que le coût d'être petit est important à la fois chez les mâles et les femelles *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Les femelles requièrent une plus grande proportion d'investissement nutritif et d'espace de développement que les mâles, et donc les guêpes qui produisent plus de femelles dans les grands hôtes et plus de mâles dans les petits augmentent leur succès reproducteur (Suzuki *et al.*, 1984; Waage et Lane, 1984; Waage et Ming, 1984; Suzuki et Hietaha, 1985). Dans les hôtes qui peuvent supporter le développement d'au moins deux parasitoïdes ou dans un groupe d'hôtes proches, la sélection va favoriser l'allocation du nombre de mâles suffisant pour accoupler toutes les femelles (Suzuki et Iwasa, 1980; Green *et al.*, 1982). Il y aura donc proportionnellement plus de femelles allouées dans les hôtes avec un gros volume exposé (Schmidt et Smith, 1985a). Lorsque les hôtes sont espacés, les mâles sont alloués dans le premier ou le second hôte parasité, et à intervalle de quelques femelles pondues (Waage et Ming, 1984; Wajnberg, 1993). Cependant, le niveau d'acceptation peut varier selon des expériences précédentes et des rencontres avec l'hôte, ce qui entraîne de la sélectivité et l'expression de préférence (Schmidt, 1994).

## **5. Objectifs et hypothèses.**

La présente étude est divisée en trois chapitres.

Le premier chapitre vise à proposer une nouvelle stratégie de lutte contre le carpocapse de la pomme par l'utilisation de méthodes à risque réduit (lutte attracticide et lutte biologique) en remplacement de l'utilisation d'organophosphorés, des insecticides de synthèse à large spectre. Ce chapitre a deux objectifs. Le premier est d'évaluer si la lutte attracticide est un outil efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme dans les vergers de pommiers du Québec. Le second objectif est de vérifier si la lutte attracticide est compatible avec la lutte biologique lors de

l'utilisation de parasitoïdes trichogrammes. La lutte attracticide a montré son efficacité à contrôler le carpocapse (Charmillot et Hofer, 1997; Lösel *et al.*, 2000; Ebbinghaus *et al.*, 2001), mais pas dans toutes les situations. Puisque le produit attractif utilisé n'est pas encore homologué au Canada, cette étude va permettre de tester son efficacité dans les conditions des vergers de pommiers au Québec. Mills *et al.* (2000) ont montré que l'utilisation de lâchers inondatifs d'une autre espèce de trichogrammes (faisant partie du même complexe que *T. minutum*) pouvait réduire jusqu'à 60% des dommages à la récolte occasionnés par le carpocapse de la pomme dans différents vergers de Californie. Notre hypothèse est donc que la lutte attracticide est efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme au Québec, mais qu'elle a une meilleure efficacité lorsque couplée à la lutte biologique à l'aide de lâchers inondatifs de trichogrammes.

Dans le second chapitre, nous allons étudier les facteurs déterminant le parasitisme de *T. minutum* face à deux hôtes dans un même milieu, mais exploitant des sites de pontes (habitats) différents et ayant une stratégie de ponte très différente (2-3 œufs isolés versus une ooplaque de plus de 100 œufs). Dans le système étudié ici, nous allons vérifier si l'habitat a une influence majeure dans le comportement de parasitisme de *T. minutum*. L'intérêt de cette étude est qu'elle compare le comportement de sélection de l'hôte avec la valeur adaptative de la progéniture d'un parasitoïde face à deux hôtes qui varient en taille et en nombre. Aucune étude n'a réalisé cette comparaison pour un parasitoïde du genre *Trichogramma* face aux gros œufs isolés de carpocapse et aux petits œufs des ooplaques de TBO. Or, il s'agit de la situation rencontrée naturellement dans les vergers québécois. La seule étude sur le sujet a comparé uniquement les taux de parasitisme et d'émergence (Cossentine *et al.*, 1996), qui ne sont pas des paramètres adéquats pour comparer des hôtes de tailles différentes chez les parasitoïdes grégaires (Mansfield et Mills, 2004).

Le succès d'exploitation d'un parasitoïde est directement relié à sa capacité à trouver son hôte. La première étape est de trouver une plante hôte acceptable

(Nordlünd et Sauls, 1981; Mueller, 1983; Elzen *et al.*, 1984; Greany *et al.*, 1984). Les œufs des deux tordeuses sont pondus dans des habitats différents : les œufs de carpocapse sont pondus sur des feuilles proches des fruits (moins de 15 cm), alors que les œufs de TBO sont pondus sur des feuilles généralement éloignées des fruits (jeunes feuilles tendres). Il est donc intéressant d'étudier l'influence de l'habitat sur la sélection de l'hôte d'une femelle *T. minutum*. L'hypothèse étant que les œufs des deux hôtes sont parasités plus fréquemment sur les sites proches des fruits, c'est-à-dire les sites de ponte du carpocapse, considéré comme l'hôte de meilleure qualité.

Un autre objectif vise à comparer le niveau d'acceptation de *T. minutum* pour les œufs de carpocapse et ceux de TBO. La préférence peut être déterminée comme l'exploitation sélective de différents types de ressources par un individu lorsque les ressources sont offertes simultanément (Chesson, 1978; Johnson, 1980; Manly *et al.*, 1993). Notre hypothèse est que *T. minutum* va montrer une préférence pour les œufs de carpocapse, plus gros et considérés de meilleure qualité car de plus petites femelles émergent des œufs de TBO que des œufs de carpocapse (Cossentine *et al.*, 1996). Une seconde hypothèse est que plus de femelles vont être allouées dans les œufs de carpocapse en présence des deux hôtes. Donc, en présence des deux types d'hôtes, il va y avoir une plus grande proportion de mâles dans les œufs de TBO et une plus grande proportion de femelles dans les œufs de carpocapse.

L'objectif du troisième chapitre est d'évaluer les pertes de parasitoïdes dues à la prédation lors d'un lâcher inondatif de trichogrammes en verger de pommiers. Les parasitoïdes oophages, tel que les trichogrammes, sont utilisés dans la lutte contre les ravageurs des cultures, notamment sous forme de lâchers inondatifs pour lutter contre le carpocapse de la pomme en vergers de pommiers (Mills *et al.* 2000). Cependant, plusieurs facteurs peuvent influencer le succès du lâcher : les prédateurs qui vont consommer les œufs parasités et les facteurs abiotiques, tel que la pluie, qui vont déloger les œufs.

## CHAPITRE I

### LUTTE ATTRACTICIDE ET LÂCHERS INONDATIFS DE PARASITOÏDES *TRICHOGRAMMA MINUTUM* (HYMENOPTERA: TRICHOGRAMMATIDAE) CONTRE LE CARPOCAPSE DE LA POMME *CYDIA POMONELLA* (LEPIDOPTERA : TORTRICIDAE)

Olivier Aubry<sup>1</sup>, Francine Pelletier<sup>2</sup>, G erald Chouinard<sup>2</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup>, et  ric Lucas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> D epartement des sciences biologiques, Universit  du Qu ebec   Montr al, Case postale 8888, Succursale Centre-ville, Montr al (Qu ebec), Canada, H3C 3P8

<sup>2</sup> Institut de recherche et de d veloppement en agroenvironnement, 3300 Sicotte, Case postale 480, Saint-Hyacinthe (Qu ebec), Canada, J2S 7B8

## Résumé

Le carpocapse de la pomme est un ravageur majeur en vergers de pommiers à l'échelle du globe. Deux nouveaux moyens de lutte en remplacement de la lutte chimique traditionnelle ont été testés dans quatre vergers commerciaux du Québec (Canada) pendant deux ans : la lutte attracticide (phéromone sexuelle couplée à un insecticide de contact) et la lutte biologique (lâchers inondatifs de parasitoïdes oophages). Dans chacun des vergers, quatre parcelles ont été délimitées pour comparer les traitements suivants : lutte attracticide Last Call™ CM (3000 gouttes/ha), lutte attracticide couplée à des lâchers inondatifs de *Trichogramma minutum* (1,6 millions/ha/semaine), lutte conventionnelle (témoin positif) et un témoin sans traitement contre le carpocapse de la pomme. Une réduction significative de la densité de larves diapausantes a été observée dans la parcelle attracticide couplée à des lâchers inondatifs de trichogrammes une année sur deux, mais les dommages à la récolte étaient similaires entre les traitements. Globalement, la lutte attracticide contre le carpocapse de la pomme a été aussi efficace que la lutte chimique, alors que couplée à la lutte biologique à l'aide de lâchers de trichogrammes, elle semble être une meilleure méthode pour contrôler ce ravageur.

**Mots-clés:** Attracticide, *Trichogramma minutum*, *Cydia pomonella*, *Malus domestica*, lutte intégrée, phéromone

## Introduction

Le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera : Tortricidae), est le ravageur majeur le plus largement distribué dans les vergers de pommiers, poiriers et noyers à l'échelle du globe (Falcon et Huber, 1991). Les infestations de carpocapse de la pomme peuvent avoir de graves impacts économiques dus à une perte directe du produit ou indirectement par le coût du contrôle du ravageur et le déclassement des fruits (Phillips *et al.*, 2000). Dans les vergers de pommiers de l'Est de l'Amérique du Nord, l'infestation varie de moins de 15% de dommages à la récolte pour une population univoltine, jusqu'à 35% avec une seconde génération partielle (Barnes, 1991). Les deux périodes de lutte potentiellement efficaces contre les stades pré imaginaires du carpocapse sont de la ponte de l'œuf à la pénétration de la larve dans le fruit, et durant la phase diapausante (MacLellan, 1969, 1972). En effet, les larves de premier stade creusent à l'intérieur de la pomme et y restent jusqu'à la fin de leur développement (Van der Geest et Evenhuis, 1991), où elles sont à l'abri de la majorité des moyens de lutte. Seul le parasitoïde *Hyssopus pallidus* Askew (Hymenoptera: Eulophidae) est capable d'attaquer les larves du carpocapse à l'intérieur des pommes (Rott *et al.*, 2005).

Depuis plus de quarante années, le carpocapse a été essentiellement contrôlé grâce à l'utilisation d'insecticides organophosphorés, principalement l'azinphos-méthyl (Guthion) (Mills *et al.*, 2000). Le retrait prévu d'insecticides de synthèse traditionnellement utilisés pour lutter contre le carpocapse a motivé la recherche de méthodes alternatives à la lutte chimique, telles que la confusion sexuelle (Howell *et al.*, 1992), les pièges attractifs (MacLellan, 1976) ou les lâchers de mâles stériles (Proverbs *et al.*, 1982; Tyson *et al.*, 2007). Dans notre étude, nous nous sommes particulièrement intéressés à la lutte biologique à l'aide de lâchers inondatifs de trichogrammes et à la lutte attracticide, deux alternatives à l'utilisation intensive de pesticides, basées sur des concepts écologiques.

La lutte attracticide correspond à la combinaison d'un attractant, typiquement une phéromone sexuelle et/ou une kairomone (odeur alimentaire), et d'un agent

mortel (pathogène ou pesticide); ainsi, les insectes sont attirés et subséquemment tués après contact avec le produit (Lanier, 1990). Plus spécifiquement, pour le carpocapse, il s'agit d'une substance visqueuse contenant 0,16% de phéromone (codlémone), (E'E)-8,10-dodécadien-1-ol, pour attirer les mâles et 6% de perméthrine pour les tuer (Charmillot et Hofer, 1997). Les mâles qui entrent en contact avec le produit meurent après quelques heures. Des effets sublétaux irréversibles, tels que l'incapacité des mâles à percevoir et/ou répondre aux femelles, à se nourrir, ou à percevoir d'autres stimuli, vont également affecter les individus de la population ciblée (Krupke *et al.*, 2002). Les avantages principaux de l'utilisation d'attracticide sont 1) les insecticides ne sont pas diffusés sur de grandes zones; 2) les insecticides ne sont pas appliqués directement sur le matériel alimentaire; 3) les insectes non ciblés (bénéfiques) ont peu de risques d'être affectés; et 4) la dose totale de pesticides est considérablement plus faible comparativement à un traitement chimique classique. L'efficacité du contrôle de ravageurs par la méthode attracticide a été prouvée pour un nombre important de ravageurs en milieux forestiers, agricoles, ainsi que contre les ravageurs de denrées entreposées (Nansen et Phillips, 2004). Le principe a été testé dans la lutte contre le carpocapse de la pomme en Europe (Charmillot et Hofer, 1997; Lösel *et al.*, 2000; Ebbinghaus *et al.*, 2001) et en Amérique du Nord (Krupke *et al.*, 2002), avec des résultats mitigés.

Un autre moyen de lutte, biologique cette fois, consiste en l'utilisation de parasitoïdes, *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Ce parasitoïde indigène idiobionte attaque, tue et complète son développement dans les œufs d'une grande variété de lépidoptères. Dans les vergers non traités de Californie, les populations indigènes d'une autre espèce, *Trichogramma platneri* Nagarkatti (faisant partie du complexe *T. minutum*), attaquent les œufs du carpocapse de la pomme et 50% de parasitisme est courant en milieu de saison (Mills *et al.*, 2000). Ce parasitoïde possède un temps de génération plus court (approximativement 10 à 14 jours) que le carpocapse (approximativement 30 à 40 jours), et produit une moyenne de deux adultes par œuf de carpocapse attaqué (Mills *et al.*, 2000). L'utilisation de

lâchers inondatifs de trichogrammes a un potentiel important pour réduire l'utilisation des insecticides dans les vergers et ils peuvent être couplés à l'utilisation de moyens de lutte avec phéromone, tel que la confusion sexuelle (Gut et Brunner, 1998), et également avec la lutte attracticide.

Cette étude a deux objectifs. Le premier est d'évaluer si la lutte attracticide est un outil efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme dans les vergers du Québec. Le second objectif est de vérifier si la lutte biologique est compatible avec la lutte attracticide lors de l'utilisation de parasitoïdes trichogrammes. Notre hypothèse est donc que la lutte attracticide est efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme au Québec, mais qu'elle a une meilleure efficacité lorsque couplée à la lutte biologique à l'aide de lâchers inondatifs de trichogrammes.

## Matériel et méthodes

### *Insectes*

Les trichogrammes, identifiés au laboratoire du Dr Richard Stouthamer, Université de Californie à Riverside, comme *Trichogramma minutum* (Riley), provenaient d'individus récoltés en 2002 dans un verger de la Montérégie (Québec, Canada), à partir d'œufs parasités de tordeuse à bandes obliques (TBO). Les trichogrammes ont été élevés en laboratoire à partir d'œufs stérilisés aux UV d'*Ephesia kuehniella* (Zeller) et remis en contact avec des œufs de TBO toutes les 8 générations. L'élevage était réalisé dans une chambre de croissance à une photopériode de 16L:8O débutant à 7h00, une température de 23°C, et 60-70% d'humidité relative. Les œufs parasités étaient entreposés au froid pendant un maximum de 14 jours à 7°C. Il y avait deux cohortes d'émergence, afin que la première cohorte de trichogrammes émergent le lendemain du lâcher et la seconde cohorte 3 jours plus tard.

Les œufs de carpocapse étaient issus d'adultes provenant du programme de lâchers d'insectes stériles OKSIR (Osoyoos, Colombie-Britannique, Canada). Les

adultes étaient conservés dans une chambre de croissance à une photopériode de 16L:8O, une température de 20°C, et 60-70% d'humidité relative. Les œufs âgés de moins de 24h étaient placés au réfrigérateur à une température de 4°C jusqu'à leur utilisation (maximum de 7 jours).

#### *Attracticide*

Le produit attracticide utilisé était le Last Call™ CM (Advanced Pheromone Technologies, Inc., Oregon, USA), dont les matières actives étaient : perméthrine (6%), E,E-8, 10 Dodecadien-1-ol (0,16%), 1-Dodecanol (0,09%) et 1-Tetradecanol (0,02%). Le produit était déposé manuellement à l'aide d'une pompe calibrée qui générait des gouttes uniformes de 50µL d'attracticide. Le produit Last Call CM a été développé par la compagnie Novartis (Basel, Suisse) et est utilisé dans la lutte contre le carpocapse de la pomme en Afrique du Sud, en Europe, et récemment aux États-Unis (Krupke *et al.*, 2002).

#### *Sites expérimentaux*

Quatre vergers commerciaux ont été utilisés pour tester la lutte attracticide couplée ou non à la lutte biologique. Les essais ont été répétés deux années consécutives. Les vergers étaient situés à Saint-Joseph-du-Lac (45°31'N, 73°59'W), Franklin (45°1'N, 73°52'W et 45°2'N, 73°56'W) et Rougemont (45°27'N, 73°2'W et 45°25'N, 73°3'W) (Québec, Canada). Les vergers étaient composés de pommiers nains (3 à 3,6m) à une densité de 1000 arbres/ha ou semi-nains (3,6 à 4,5m) à une densité de 500 arbres/ha et composés de cultivars variés, dont le cultivar McIntosh.

#### *Expérience*

Chacun des 4 vergers commerciaux était composé d'un bloc de pommiers nains ou semi-nains, divisé en 4 parcelles (Fig. 1) : 1) une parcelle de lutte attracticide de 1 ha (AT), 2) une parcelle de lutte attracticide combinée à la lutte biologique (lâchers de trichogrammes) de 1 ha (AT + TR), 3) une parcelle traitée selon la régie

habituelle du producteur contre le carpocapse de la pomme de 1 ha (témoin positif) (PR), 4) une parcelle témoin non traitée contre le carpocapse de 0,5 ha (TEM). Les parcelles étaient disposées selon une distribution systématique en fonction du vent dominant et constituaient un bloc complet : la parcelle TEM en amont, suivie des parcelles AT et AT+TR, et la parcelle PR en aval. En 2005, nous avons permuté les parcelles AT et AT+TR afin d'éviter tout biais associé à la proximité de la parcelle témoin (TEM) ou de la parcelle en régie du producteur (PR). Il y a eu trois applications d'attracticide par année (toutes les 5 semaines à partir de fin mai) afin de couvrir toute la période de présence potentielle des adultes de carpocapse, à raison de 3 000 gouttes/ha/application (dose suggérée par le fabricant : 1800 à 3000 gouttes/ha). Il y avait une double dose en périphérie de la parcelle sur une distance de deux rangées de pommiers afin de créer une barrière contre les carpocapses immigrants. Un tiers des gouttes a été déposé dans le tiers inférieur de l'arbre et le reste dans la partie supérieure de l'arbre car les adultes sont majoritairement localisés dans le tiers supérieur de l'arbre quelque soit la taille de l'arbre et leur densité décline rapidement vers la base du tronc (Lösel *et al.* 2002). Une dose visée de 1,6 millions de trichogrammes/ha/semaine a été lâchée dans la parcelle de lutte conjointe (AT+TR) pendant 3 semaines consécutives (juin/juillet), durant le pic de ponte de la première génération du carpocapse (déterminée à l'aide des degrés-jours). Chaque lâcher a été réalisé à l'aide de 40 trichocartes (cartes en carton contenant des œufs d'*Ephesttia kuehniella* (Zeller) parasités par *T. minutum* et suspendues à environ 1,5 m du sol) distribuées systématiquement dans une zone couvrant 0,25 ha.

#### *Variables mesurées*

Une zone d'échantillonnage de 0,1 ha a été délimitée au centre de chaque parcelle afin d'éliminer l'influence des traitements des parcelles adjacentes (Fig. 1).

Les densités de carpocapses mâles adultes ont été estimées afin d'évaluer la population de carpocapses adultes pendant la saison. Des pièges à phéromones (Multi-Pher I) (Bio-Contrôle, Canada) ont été placés à environ 1,7 m du sol dans un

pommier au centre de chaque parcelle. Les pièges étaient relevés une fois par semaine (de la mi-mai à la fin août).

La densité de larves diapausantes a été estimée à l'aide de 40 bande-pièges à la fin de chaque année d'expérimentation, afin d'évaluer l'impact de chaque traitement sur la population de carpocapses. Les bandes constituées d'une couche de carton ondulé (environ 12 à 15 cm de large) étaient placées sur le tronc des arbres à 20-30 cm du sol, dans le but de piéger les larves à la recherche d'un site propice à la diapause. Les bande-pièges ont été mises en place en juillet et retirées en octobre, puis placées au congélateur jusqu'à leur examen au laboratoire.

Une évaluation annuelle des dommages sur fruits a été réalisée à la récolte: 500 pommes par parcelle (8000 pommes au total) ont été observées. En 2005, une seconde évaluation effectuée à la mi-juillet nous a permis d'évaluer les dommages sur fruits occasionnés par les larves de la première génération de carpocapse. Les dommages étaient évalués par l'examen individuel des pommes afin d'observer tout signe externe de dommages dus à la nutrition d'une larve, en se basant sur la présence de fèces recouvrant le point d'entrée. Lorsque cela était nécessaire, la pomme a été coupée pour révéler la galerie de la larve ou permettre l'identification de celle-ci. Les dommages ou les larves ont été identifiés à l'aide de guides d'identification.

La dispersion des trichogrammes dans les parcelles voisines, ainsi que la population résidente, ont été évaluées à l'aide de pièges collants jaunes dans chacune des parcelles. Les pièges étaient relevés et changés une fois par semaine, à partir de la semaine avant le premier lâcher. Des pièges collants ont été placés au centre de la parcelle avec lâcher de trichogrammes (AT + TR) et au niveau de la plus proche bordure de chaque zone échantillonnée dans les trois autres parcelles (TEM, AT, PR).

En 2004, deux des producteurs n'ont pas effectué de traitements insecticides visant le carpocapse dans la parcelle PR. De plus, un des producteurs a effectué un traitement insecticide avec un organophosphoré (Imidan) contre la mouche de la pomme au début août, mais qui peut affecter le carpocapse dans trois (AT+TR, AT et

TEM) des quatre parcelles. Pour ces raisons, la parcelle PR a été exclue des analyses en 2004.

Nous avons vérifié l'activité de parasitisme des parasitoïdes trichogrammes en utilisant des petites feuilles de plastique sur lesquels étaient pondus 3 à 50 œufs sentinelles de carpocapse. Chaque feuille de plastique était fixée sur la face supérieure d'une feuille de pommier. Trente feuilles ont été sélectionnées aléatoirement dans la zone échantillonnée de la parcelle où les lâchers ont été effectués. Les œufs ont été déposés pendant trois semaines de la fin juin à la mi-juillet, en même temps que les lâchers de trichogrammes. Les œufs étaient changés tous les 3-4 jours et les œufs récoltés étaient incubés (photopériode 16L : 8N, 60% HR, et 23°C) jusqu'à l'émergence d'une larve de carpocapse ou de parasitoïdes. Les œufs étaient ensuite observés sous la loupe binoculaire pour estimer le pourcentage d'œufs parasités, le succès d'émergence (trou de sortie), le nombre de femelles et le nombre de descendants brachyptères (ailes atrophiées). Le pourcentage de sites localisés, c'est-à-dire le nombre de sites où au moins un œuf de carpocapse était parasité, a été compté. Le nombre total d'œufs parasités (noircis) par site a également été compté.

### *Analyses des données*

La densité de mâles adultes a été analysée avec le test non paramétrique à deux critères de classification (traitement, verger) de Friedman, suivi d'un test de comparaison multiple ( $X^2$ ) (Daniel, 1990). Le nombre de pommes endommagées a été analysé avec le test non paramétrique à deux critères de classification (traitement, verger) de Friedman, suivi d'un test de comparaison multiple ( $X^2$ ). Le nombre de pommes endommagées a été comparé (carpocapse seul, carpocapse + autres insectes, autres insectes sans carpocapse) à l'aide d'un test de G. La densité de larves diapausantes a été analysée avec le test non paramétrique à deux critères de classification (traitement, verger) de Friedman, suivi d'un test de comparaison multiple ( $X^2$ ). La dispersion des trichogrammes entre les parcelles a été analysée avec

le test non paramétrique à deux critères de classification (traitement, verger) de Friedman, suivi d'un test de comparaison multiple ( $X^2$ ). Le pourcentage de sites parasités a été comparé par rapport à une distribution théorique en fonction des semaines de lâchers par un test de  $X^2$ . Le pourcentage de parasitisme et d'œufs avec émergence ont été comparés en fonction des semaines de lâchers par un test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Des tests non paramétriques ont été utilisés car les conditions d'applications n'étaient pas respectées.

JMP 5.0.1 (SAS Institute, 2002) a été utilisé pour toutes les analyses, excepté les tests non paramétriques de comparaison de Friedman qui ont été calculés sur une feuille de calcul Excel (Microsoft, 2003).

## Résultats

### *Densité de mâles adultes*

En 2004, le nombre de mâles capturés (captures cumulatives) dans le traitement témoin (TEM) était significativement plus élevé que dans le traitement avec la lutte attracticide (AT) et dans le traitement avec la lutte conjointe (AT+TR) (Friedman :  $X^2_2 = 6,1$ ;  $P = 0,0468$ ). En 2005, le même résultat est observé qu'en 2004 en ce qui concerne les captures de mâles carpocapses dans les pièges à phéromones. On note un nombre de captures de mâles adultes (captures cumulatives) significativement plus faible dans les deux traitements avec attracticide (AT et AT+TR) comparativement au traitement TEM et au traitement PR (Friedman :  $X^2_3 = 10,2$ ;  $P = 0,0169$ ). Les générations de carpocapses sont visibles sur le graphique présentant les captures moyennes de mâles carpocapses en fonction du temps (Fig. 2a et 2b).

### *Domages aux fruits*

Il n'y avait pas de différences dans le nombre de pommes endommagées à la récolte entre les traitements en 2004 (Friedman :  $X^2_2 = 1,5$ ;  $P = 0,4724$ ) et 2005

(Friedman :  $X^2_3 = 5,7$ ;  $P = 0,1271$ ) (Fig. 3). On note cependant une tendance à un plus faible nombre de dommages dans la parcelle AT+TR en 2004, mais non significatif. En 2005, on observe une tendance à un plus faible nombre de dommages dans la parcelle de lutte attracticide (AT) et dans la parcelle producteur (PR).

Il n'y avait pas de différences dans la distribution des dommages lorsque les pommes contenaient des dommages occasionnés à la fois par le carpocapse et d'autres insectes, par le carpocapse seul, ou par d'autres insectes (sans dommages de carpocapse) en fonction du traitement en 2004 ( $G_{4,437} = 0,0046$ ;  $P = 0,3462$ ) (Fig. 4a) et en 2005 ( $G_{6,226} = 0,0048$ ;  $P = 0,7990$ ) (Fig. 4b).

#### *Larves diapausantes*

En 2004, le traitement de lutte conjointe (AT+TR) comptait significativement moins de larves diapausantes que les traitements témoin (TEM) et attracticide (AT) (Friedman :  $X^2_2 = 6$ ;  $P = 0,0498$ ) (Fig. 5). En 2005, on n'observait pas de différences significatives dans le nombre de larves diapausantes récoltées dans les bande-pièges dans chacun des traitements (Friedman :  $X^2_3 = 3,6$ ;  $P = 0,3080$ ) (Fig. 5).

#### *Trichogrammes*

Le nombre de trichogrammes capturés dans les pièges jaunes collants était significativement plus élevé dans la parcelle de lâcher (AT+TR) que dans les autres parcelles (AT, TEM et PR) en 2004 (Friedman :  $X^2_2 = 8$ ;  $P=0,0183$ ) et en 2005 (Friedman :  $X^2_3 = 9,9$ ;  $P=0,0194$ ). Durant ces semaines, environ 10 fois plus de trichogrammes ont été capturés dans le traitement AT+TR comparativement aux autres traitements (Fig. 6).

#### *Œufs sentinelles*

Le pourcentage de sites parasités était significativement plus faible la première semaine de lâcher que les deux autres semaines en 2004 ( $X^2_3 = 106,91$ ;  $P < 0,0001$ ) et en 2005 ( $X^2_3 = 23,695$ ;  $P < 0,0001$ ). Le pourcentage d'œufs parasités de la

première semaine de lâcher était significativement plus faible que les deux autres semaines en 2004 (Kruskal-Wallis :  $X^2_2 = 146,38$ ;  $P < 0,0001$ ) et en 2005 (Kruskal-Wallis :  $X^2_2 = 42,36$ ;  $P < 0,0001$ ) pour atteindre une moyenne d'environ 60% d'œufs parasités. Le pourcentage d'œufs avec émergence d'au moins un parasitoïde par rapport au nombre d'œufs total était significativement plus faible la première semaine de lâcher comparativement aux deux autres semaines en 2004 (Kruskal-Wallis :  $X^2_2 = 12,34$ ;  $P = 0,0021$ ). En 2005, le pourcentage d'œufs avec émergence était significativement plus élevé la troisième semaine de lâcher comparativement aux deux autres semaines (Kruskal-Wallis :  $X^2_2 = 47,69$ ;  $P < 0,0001$ ) (Tab. 2).

### Discussion

Les résultats obtenus dans cette étude n'ont pas démontré une meilleure efficacité de l'attracticide Last Call™ CM en vergers de pommiers au Québec comparé aux autres traitements. La densité de carpocapses mâles adultes, estimée à l'aide de pièges à phéromones, est le seul paramètre qui semblait démontrer l'efficacité de l'attracticide par une plus grande mortalité des mâles. Or, ce résultat est certainement biaisé dû à un effet de compétition entre la source de phéromone du piège et les nombreuses gouttes d'attracticide dans les parcelles AT et AT+TR car la phéromone du piège s'est retrouvée diluée parmi les 3000 gouttes d'attracticide. Mais, le fait que peu de carpocapses mâles aient été capturés dans ces parcelles pourrait indiquer un effet de confusion entre la phéromone synthétique du piège et les gouttes d'attracticide, ce qui aurait entraîné une difficulté pour le piège à capturer les mâles. Or, le principal mécanisme responsable du succès de la méthode attracticide est l'élimination des mâles par la perméthrine et non l'interruption de la communication sexuelle ou la confusion due aux multiples sources de phéromones (Charmillot *et al.*, 1996). Cependant, nous avons observé une augmentation du nombre de larves diapausantes en 2005 dans la parcelle avec attracticide, comparé à 2004.

L'utilisation des trichogrammes conjointement avec la lutte attracticide (traitement AT+TR) a permis de diminuer les populations de larves diapausantes de carpocapses en 2004 comparativement à la lutte attracticide seule. Ces résultats indiquent que la lutte biologique à l'aide de trichogrammes est compatible avec l'utilisation de la lutte attracticide, les trichogrammes ayant parasité 60% des œufs sentinelles de carpocapse. De plus, la faible capture des parasitoïdes dans les parcelles voisines suggère que les trichogrammes se dispersent peu en vergers de pommiers et demeurent dans la zone de lâchers.

Les populations de mâles adultes (captures cumulatives) étaient plus importantes dans la parcelle où le producteur faisait ses traitements conventionnels (PR) comparé aux trois autres parcelles en 2005. Cela semblait indiquer un manque d'efficacité des traitements habituels du producteur. En effet, la population de mâles adultes était supérieure dans la parcelle PR que dans la parcelle TEM en 2005. Il n'y avait toutefois pas de différences au niveau de la densité de larves diapausantes et des dommages à la récolte, avec un niveau de dommages relativement faible dans chacune des parcelles.

L'étude visait principalement à tester l'efficacité de la lutte attracticide. Qu'est-ce qui peut alors expliquer l'absence de différences significatives entre les traitements?

La longévité de la formulation, la distribution verticale et la densité des gouttes d'attracticide, aussi bien que la densité de population des carpocapses dans les zones traitées, sont tous des facteurs qui vont influencer le succès de la stratégie utilisant un attracticide (Lösel *et al.*, 2002).

#### *Distribution verticale et densité des gouttes attracticides.*

La méthodologie utilisée pour disperser l'attracticide dans notre étude n'est pas responsable des résultats observés. En effet, les mâles carpocapses sont majoritairement actifs dans la partie supérieure de la couronne de l'arbre (Howell *et*

*al.*, 1990; Lösel *et al.*, 2002). Nous avons donc distribué deux tiers des gouttes d'attracticide dans le tiers supérieur de l'arbre. De plus, la dose utilisée dans cette étude était de 3000 gouttes par hectare et le fabricant du produit Last Call™ CM suggérait une densité de 1800 à 3000 gouttes/ha, dépendant de la pression du ravageur (Krupke *et al.*, 2002). De même, Charmillot *et al.*, (1997), estiment qu'il est nécessaire d'avoir au moins 1000 gouttes d'attracticide par hectare. La densité de gouttes que nous avons utilisé ne semble donc pas responsable de l'absence de différence avec le témoin, pour les dommages à la récolte et la densité de larves diapausantes en 2005. Enfin, le produit attracticide est à base d'huile et le taux de phéromone relâchée diminue avec le temps d'exposition à l'environnement (Lösel *et al.*, 2002). Cependant, les vergers ont été traités toutes les cinq semaines avec le produit attracticide (alors que le fabricant suggérait toutes les 6 semaines) afin d'éviter l'effet de l'âge du produit qui aurait pu influencer les résultats de notre étude.

Cependant, contrairement aux insecticides traditionnellement utilisés, qui tuent une proportion fixe de la population en fonction de la densité, la méthode attracticide peut être inversement dépendante de la densité de la population de carpocapses adultes, due à la compétition avec les sources naturelles attractives (i.e. les femelles) (Krupke *et al.*, 2002). Cela suggère que le niveau de dommages doit être rapportée à la densité des femelles présentes (Lösel *et al.*, 2002).

#### *Densité du carpocapse.*

La densité de population du ravageur peut également influencer l'efficacité du produit testé. Les tactiques de contrôle basées sur la suppression de masse des insectes mâles sont généralement moins efficaces à de faibles densités de populations (Lanier, 1990). En outre, la suppression des mâles lépidoptères à de fortes densités avec un attracticide ne peut avoir qu'un effet limité sur la population totale car les mâles survivants tendent à compenser en augmentant le nombre de leurs accouplements (Brower, 1975) augmentant ainsi leur chance de rencontrer une femelle non accouplée. Cela peut expliquer l'absence de différences observées sur les

larves diapausantes et les dommages à la récolte entre nos traitements, même si nos captures ont été supérieures au seuil économique.

### *Trichogrammes.*

Le faible pourcentage de parasitisme la première semaine des lâchers pourrait résulter des conditions climatiques. En effet, Bouchier et Smith (1996) ont montré que la température à elle seule pouvait expliquer 75% de la variation du pourcentage de parasitisme par *T. minutum* en champs.

Plusieurs questions se posent avec l'utilisation des trichogrammes : le nombre de sites de lâchers, la fréquence des lâchers, la lutte contre la première et/ou la seconde génération, la période du début des lâchers, et la dose à relâcher. Dans cette expérience, nous avons utilisé une dose massive (1 million de trichogrammes relâchés par hectare, par semaine) et les lâchers visaient le pic de ponte du carpocapse. Les lâchers visaient essentiellement la première génération de carpocapses. La première génération, la plus importante en terme de population, est généralement ciblée. Mais la seconde génération de carpocapses peut augmenter les dommages à la récolte potentiellement contrôlés à la première génération. Souvent, les pommes endommagées par les larves de la première génération vont tomber au sol. C'est d'ailleurs ce qui pourrait expliquer l'absence de différence dans nos résultats en 2005 car la deuxième génération de carpocapses, faible en 2004, était particulièrement importante en 2005 et non visée par nos lâchers de trichogrammes.

Les lâchers inondatifs ne sont pas aussi efficaces que les applications conventionnelles d'insecticides, puisqu'ils ne semblent pas capables de réduire plus de 60% des dommages (Mills *et al.*, 2000), mais ils ont prouvé qu'ils étaient consistants dans leur impact, à la fois en présence ou en absence de méthodes de lutte avec phéromones. À cause de son coût relativement élevé, l'utilisation massive de trichogrammes n'est pas couramment utilisée par les producteurs. En effet, les lâchers massifs de trichogrammes sont plus onéreux que les insecticides conventionnels

(Mills *et al.* 2000) et reviennent à un coût de 100\$ par hectare (communication personnelle).

Il est nécessaire de vérifier si le lâcher inondatif pose un risque significatif pour les autres insectes qui vivent dans le même environnement? Nos résultats sur la dispersion des trichogrammes montre qu'il n'y a qu'une très faible dispersion dans les parcelles voisines de la zone de lâcher pendant les semaines de lâchers. Par ailleurs, le parasitisme de *T. platneri* décline de 62% au point de lâcher jusqu'à 10% à une distance de 14 m en vergers de pommiers (McDougall et Mills, 1997). Or, nos zones échantillonnées à l'intérieur de chaque parcelle étaient situées à plus de 50 m des parcelles voisines. La dispersion est ainsi limitée dans un verger et le risque pour les insectes non ciblés est confiné à la proximité immédiate du verger (Mills *et al.*, 2000). Un lâcher de trichogrammes est donc un outil additionnel de lutte qui est plus efficace dans les vergers avec une faible pression de carpocapse ou dans ceux utilisant des moyens de lutte avec phéromone, tel que la confusion sexuelle (Mills *et al.*, 2000) et la lutte attracticide.

### Conclusion

La lutte attracticide n'a pas montré de résultats significatifs quant à la réduction des dommages à la récolte et des populations de larves diapausantes. Par contre, couplée à l'utilisation de parasitoïdes trichogrammes, la lutte attracticide semble avoir eu un meilleur impact sur le nombre de larves diapausantes, même si nos résultats ont été moins concluants en 2005 probablement à cause de la seconde génération de carpocapses, non visée par notre étude.

Il serait intéressant de répéter ce type d'expérience avec l'ajout d'une parcelle de lutte composée uniquement de lâchers inondatifs de trichogrammes, pour la comparer aux autres traitements. Cette étude pourrait être complétée en axant la recherche sur l'efficacité des trichogrammes, sans omettre de contrôler la deuxième génération de carpocapses qui peut être importante certaines années.

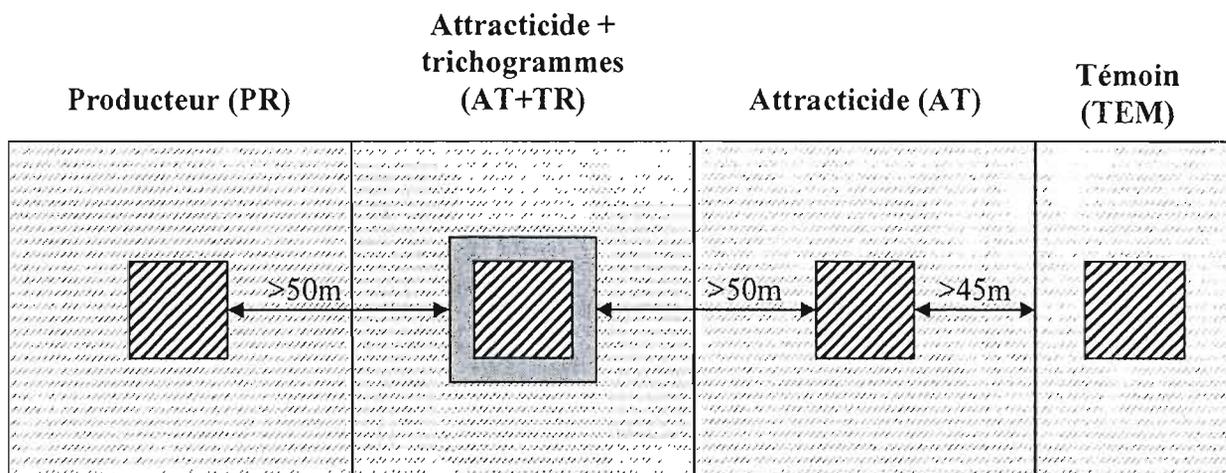
### **Remerciements**

Nous tenons à remercier les producteurs pour l'accès à leurs propriétés, ainsi que tous les partenaires au projet. Nous tenons également à remercier Line Juin, Claudine Morel, Hugo Trottier, Olivier Castonguay et Valérie Proulx pour leur aide technique. Cette recherche a été financée par le Conseil pour le Développement de l'Agriculture au Québec (CDAQ).

**Tableau 2. Pourcentage de sites parasités et d'œufs de carpocapse parasités par *T. minutum* ( $\pm$  erreur-type). Les lettres différentes sur une même colonne pour une même année indiquent une différence significative**

<b>Semaine</b>	<b>% de sites parasités</b>	<b>% d'œufs parasités</b>	<b>% d'œufs avec émergence</b>
<b>2004</b>			
1	20,8 $\pm$ 5,8 <b>a</b>	13,1 $\pm$ 2,4 <b>a</b>	19,5 $\pm$ 4,7 <b>a</b>
2	81,0 $\pm$ 4,4 <b>b</b>	65,0 $\pm$ 2,5 <b>b</b>	37,8 $\pm$ 2,2 <b>b</b>
3	79,2 $\pm$ 1,8 <b>b</b>	61,5 $\pm$ 2,5 <b>b</b>	37,9 $\pm$ 2,0 <b>b</b>
<b>2005</b>			
1	46,9 $\pm$ 4,6 <b>a</b>	49,2 $\pm$ 2,9 <b>a</b>	43,7 $\pm$ 2,9 <b>a</b>
2	73,1 $\pm$ 3,5 <b>b</b>	61,7 $\pm$ 2,9 <b>b</b>	57,3 $\pm$ 3,0 <b>a</b>
3	69,5 $\pm$ 4,5 <b>b</b>	74,3 $\pm$ 1,9 <b>b</b>	70,8 $\pm$ 2,0 <b>b</b>

Figure 1. Plan du dispositif expérimental (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR)



 Zone échantillonnée (0,1 ha)

 Zone de lâcher (0,25 ha)

Vents dominants

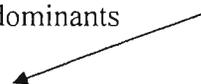
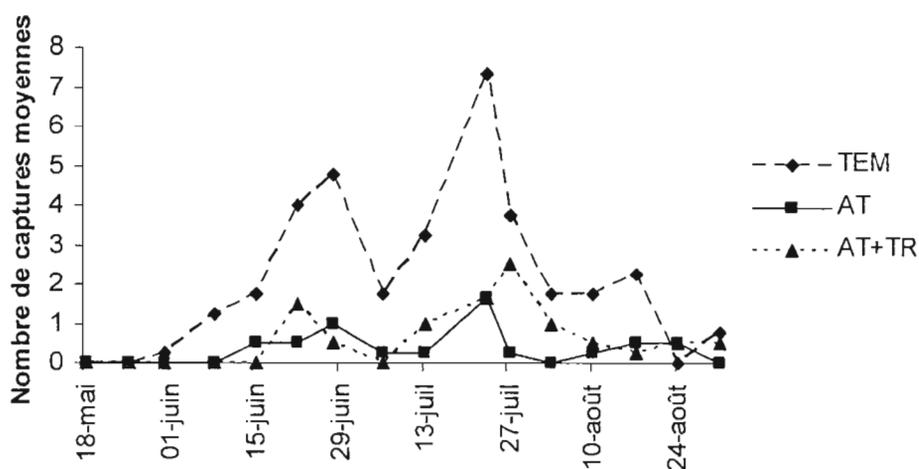


Figure 2. Nombre de captures de carpocapses mâles adultes dans des pièges à phéromones pour chaque traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) en 2004 (a) et 2005 (b)

a. 2004



b. 2005

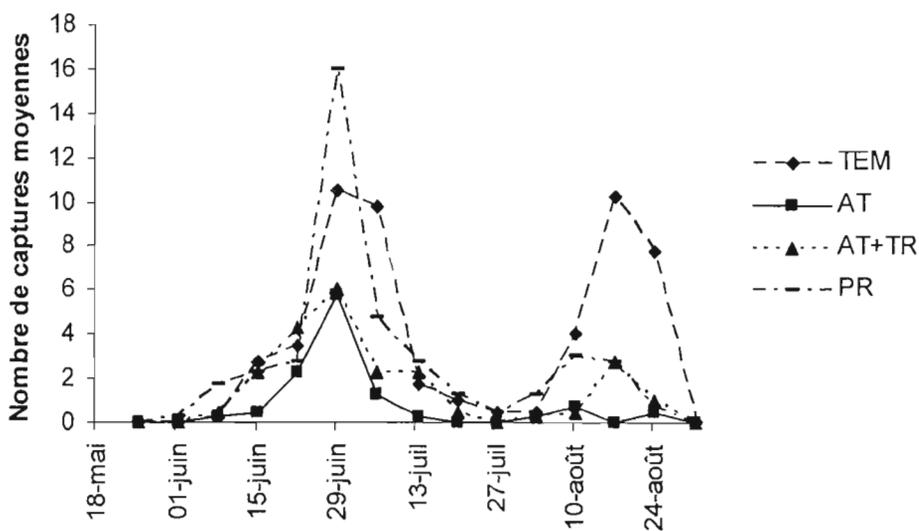


Figure 3. Nombre de pommes endommagées à la récolte par le carpocapse de la pomme en fonction du traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) ( $\pm$  erreur-type) en 2004 et 2005 (50x10 pommes observées par parcelle)

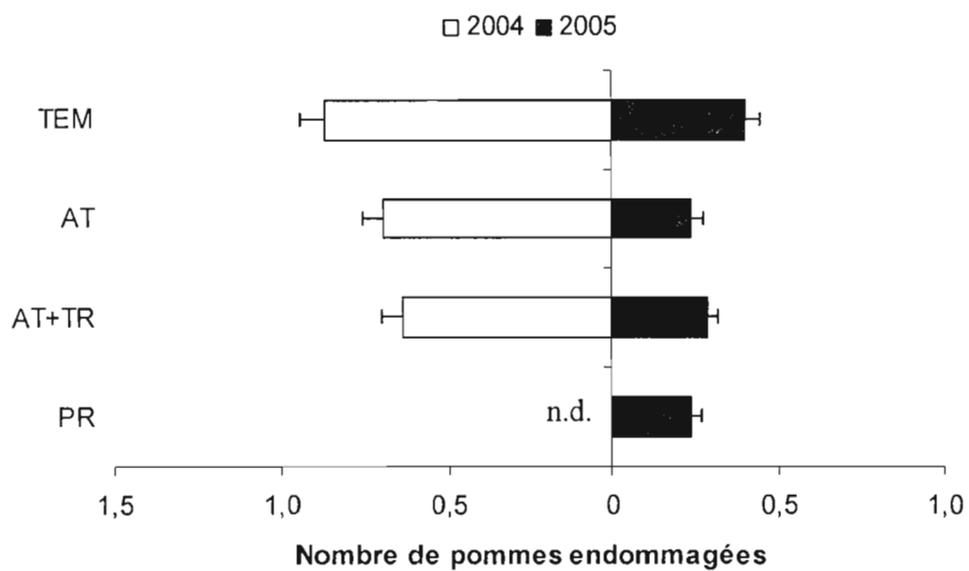
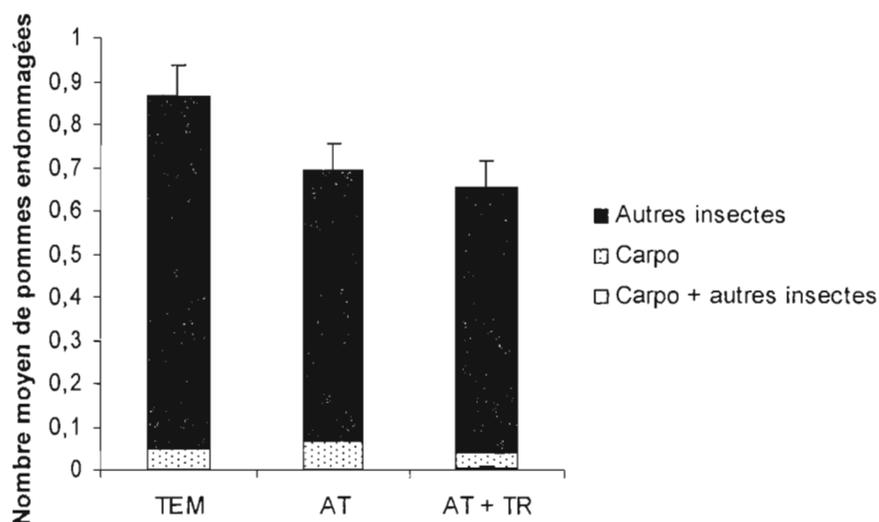
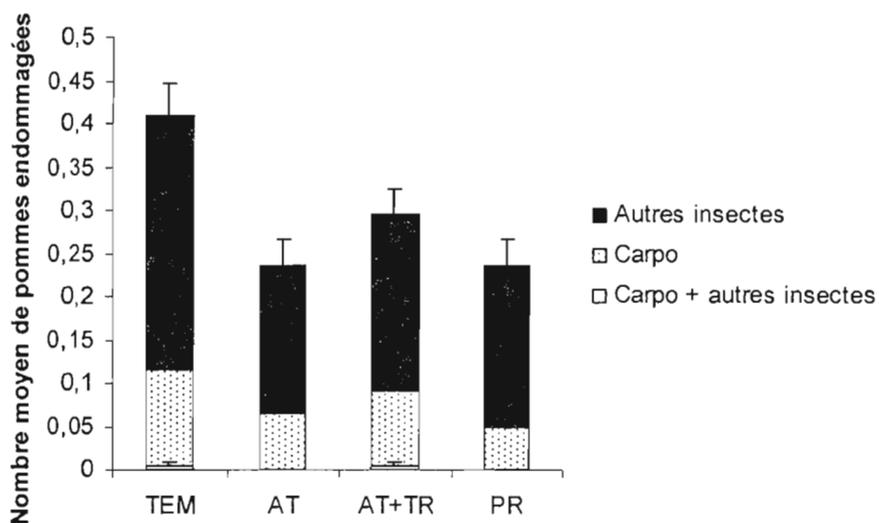


Figure 4. Nombre de pommes endommagées par deux types de dommages (carpocapse et autres insectes), par un seul type de dommage (carpocapse seul ou autres insectes seuls) en fonction du traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR) ( $\pm$  erreur-type) en 2004 (a) et 2005 (b) (50x10 pommes observées par parcelle)

a. 2004



b. 2005



**Figure 5. Nombre de larves capturées par bande-piège en fonction du traitement (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) en 2004 et 2005 ( $\pm$  erreur-type)**

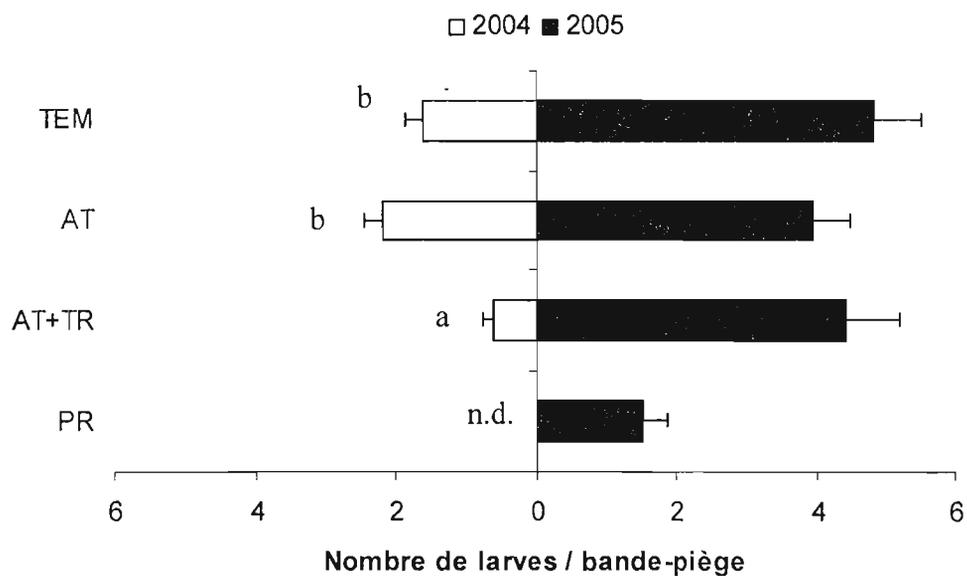
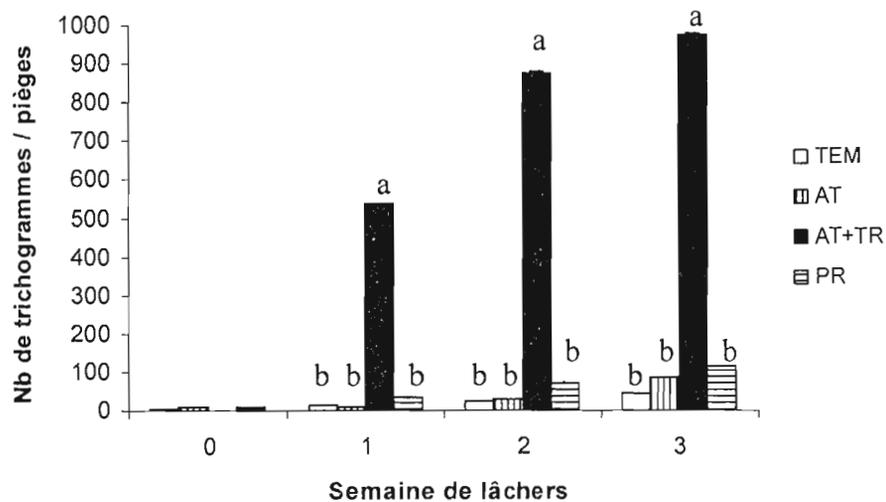
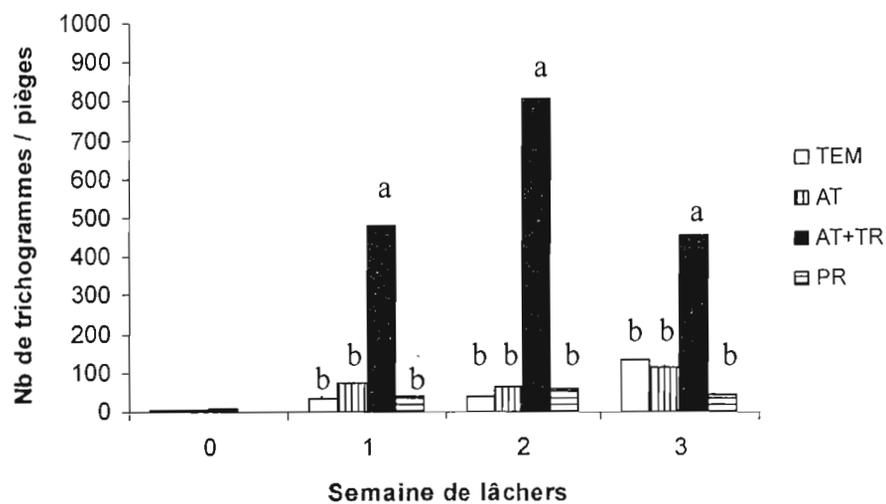


Figure 6. Dispersion des trichogrammes en 2004 (a) et 2005 (b): nombre de trichogrammes capturés sur des pièges jaunes collants dans chaque zone échantillonnée (témoin TEM, attracticide AT, attracticide + trichogrammes AT+TR, producteur PR) ( $\pm$  erreur-type)

a. 2004



b. 2005



## CHAPITRE II

### **SÉLECTION ET ACCEPTATION DE L'HÔTE CHEZ LE PARASITOÏDE *TRICHOGRAMMA MINUTUM* FACE AUX ŒUFS DU CARPOCAPSE DE LA POMME OU DE LA TORDEUSE À BANDES OBLIQUES**

**Olivier Aubry<sup>1</sup>, Gérald Chouinard<sup>2</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup> et Éric Lucas<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Case postale 8888, Succursale Centre-ville, Montréal (Québec), Canada, H3C 3P8

<sup>2</sup> Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, 3300 Sicotte, Case postale 480, Saint-Hyacinthe (Québec), Canada, J2S 7B8

## Résumé

Le parasitoïde oophage *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) est généraliste et s'attaque généralement aux lépidoptères ravageurs. Le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera : Tortricidae) et la tordeuse à bandes obliques (TBO) *Choristoneura rosaceana* Harris (Lepidoptera : Tortricidae) sont deux hôtes naturels de *T. minutum* dont les sites de ponte et les stratégies d'oviposition sont très différents : le carpocapse pond de gros œufs isolés (2-3 œufs) à proximité des fruits et la TBO pond des ooplaques de petits œufs (100-200 œufs) sur de jeunes feuilles tendres. L'objectif de cette étude était d'étudier les facteurs déterminant le parasitisme de *T. minutum* face à ces deux hôtes qui exploitent des habitats différents et qui possèdent une stratégie de ponte très différente. Il n'y avait pas de différences au niveau du nombre de sites de ponte localisés du carpocapse ou de la TBO. En ce qui concerne la sélection de l'hôte, il y avait une plus grande proportion d'œufs de carpocapse parasités que d'œufs de TBO. Tous les œufs de carpocapse parasités ont abouti à l'émergence d'au moins un parasitoïde, alors que seulement 35% des œufs de TBO ont émergés. Enfin, plus de descendants ont émergé de trois œufs de carpocapse (3,9 trichogrammes) qu'une ooplaque de TBO (2,7 trichogrammes). Une femelle *T. minutum* va donc se déplacer dans un pommier dans le site de ponte du carpocapse et celui de la TBO. Elle va alors pondre dans tous les hôtes acceptables qu'elle va rencontrer. Cependant, sa valeur adaptative sera plus élevée si elle pond dans des œufs de carpocapse plutôt que dans des œufs de TBO.

**Mots-clés :** *Trichogramma minutum*, *Cydia pomonella*, *Choristoneura rosaceana*, qualité de l'hôte, vergers de pommiers

## Introduction

Pour la majorité des parasitoïdes hyménoptères, la relation entre la sélection de l'hôte et la profitabilité de l'hôte est déterminée à la fois par les capacités physiologiques des immatures à exploiter l'hôte et l'habileté des femelles à localiser et utiliser la ressource (Godfray, 1994). Le processus de parasitisme consiste en une série d'étapes interconnectées (Vinson, 1976).

Les femelles parasitoïdes sont avant tout attirées par un certain type d'environnement, avant d'être attirées par un hôte (Salt, 1935; Laing, 1937; Schmidt, 1994), dépendamment de leur spectre d'hôte et de la diète de leurs hôtes (Vet et Dicke, 1992). Il est probable que la restriction d'un habitat spécifique limite beaucoup leur spectre d'hôte (Flanders, 1937) et certaines indications suggèrent une grande fidélité à l'habitat plutôt qu'au taxon hôte (Pinto et Stouthamer, 1994). Les niveaux de parasitisme d'un hôte spécifique peuvent varier dépendamment de la plante sur laquelle les œufs sont trouvés (Romeis *et al.*, 2005). Le parasitisme peut également varier avec la structure de la plante ou la région de la plante sur laquelle l'hôte est localisé (Romeis *et al.*, 2005). Les composés volatiles des plantes peuvent jouer un rôle important dans la localisation d'habitat de l'hôte (Laing, 1937; Altieri *et al.*, 1982; Loke *et al.*, 1983; Elzen *et al.*, 1984; Norlund *et al.*, 1984; Drost *et al.*, 1986, 1988; Ding *et al.*, 1989; Turlings *et al.*, 1990, 1991; McCall *et al.*, 1993; Vet et Dicke, 1992). Certains parasitoïdes peuvent ainsi recueillir de l'information sur la plante hôte depuis l'hôte dans lequel ils se développent (Bjorksten et Hoffmann, 1998) à partir des restes de leurs hôtes au moment de l'émergence (Kester et Barbosa, 1991). En outre, les parasitoïdes adultes peuvent associer les odeurs des plantes avec les hôtes dans lesquels ils pondent (Kaiser *et al.*, 1989; Bjorksten et Hoffmann, 1995, 1998). A cause de leur petite taille, les trichogrammes sont affectés par les structures couvrant la surface des plantes et ont une faible capacité de vol (Romeis *et al.*, 2005).

Bien que la plupart des parasitoïdes soient limités à quelques espèces d'hôtes, les femelles parasitoïdes, tels que les trichogrammes, sont capables d'exploiter une énorme diversité d'œufs d'insectes (Quednau, 1955; Taylor et Stern, 1971), même si

elles n'ont aucune chance de les rencontrer dans la nature (Quednau, 1955). Lorsqu'un hôte est repéré par une femelle, il est inspecté pour établir s'il s'agit d'un site acceptable d'oviposition, pour déterminer le nombre d'œufs à pondre, et éventuellement le sexe des œufs (Schmidt, 1994).

Chez les parasitoïdes idiobiontes, les hôtes représentent une quantité fixe de ressources car ils stoppent leur développement après le parasitisme; pour des hôtes acceptables, la qualité de l'hôte peut alors être directement associée à la taille, les grands hôtes étant de meilleure qualité car ils contiennent plus de ressources pour le développement de la larve (Charnov *et al.*, 1981). Dans des hôtes de petite taille, un seul œuf est alloué et un adulte de petite taille va en émerger.

Les trichogrammes sont des parasitoïdes grégaires facultatifs (Rabinovich, 1971), des oophages polyphages fréquemment utilisés dans les programmes de lutte biologique (Smith, 1996) contre une grande variété d'œufs de lépidoptères (Corrigan et Laing, 1994). Les trichogrammes recherchent des hôtes sur les plantes principalement en marchant (Bigler *et al.*, 1988) et le vol a été noté seulement lorsque la femelle quitte le plant et jamais pour les mouvements sur une plante (Gingras, 2001). Les trichogrammes ont été identifiées comme proovigéniques par certains auteurs (Pak et Oatman, 1982; Waage et Ming, 1984; Bai *et al.*, 1992), mais ils ont depuis été décrits comme modérément synovigéniques (Jervis *et al.*, 2001). L'espèce *Trichogramma minutum* (Riley), indigène au Québec, est un parasitoïde oophage généraliste. Il s'agit d'une petite guêpe parasitoïde qui attaque, tue et se développe dans les œufs d'une grande variété de lépidoptères (Mills *et al.*, 2000), dont le carpocapse de la pomme et la tordeuse à bandes obliques (TBO) (Cossentine *et al.*, 1996).

Le carpocapse de la pomme, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera : Tortricidae), est l'insecte ravageur le plus largement distribué dans les vergers de pommiers et de noyers à l'échelle du globe, et il est un des ravageurs majeurs dans la plupart des cas (Falcon et Huber, 1991). Les œufs sont pondus séparément ou en groupes de quelques œufs, sur les feuilles et les tiges à proximité des fruits, ou sur les fruits eux-

mêmes (Audemard, 1991). La plupart des œufs sont placés à une distance maximale de 20 cm d'un fruit (Geier, 1963; Jackson, 1979), et rarement à plus de 15 cm (MacLellan, 1962). 92% des œufs sont pondus sur des feuilles, dont 57% sur la face supérieure et 35% sur la face inférieure, et 8% sur les fruits (Putman, 1963; Jackson, 1979; Hagley *et al.*, 1980; Plourde *et al.*, 1985). Les femelles pondent aléatoirement dans l'arbre, tant que des fruits sont présents (Geier, 1963; Jackson, 1979), mais Richardson et DuChanois (1950) ont noté que les œufs étaient plus abondants dans le haut des arbres. La fécondité d'une femelle carpocapse varie de 43 à 130 œufs en élevage (Hathaway *et al.*, 1973).

La tordeuse à bandes obliques (TBO), *Choristoneura rosaceana* Harris (Lepidoptera : Tortricidae), est une autre espèce de tordeuse des vergers de pommiers, polyphage, indigène en Amérique du Nord. Les oeufs sont pondus en ooplaques d'environ 200 œufs sur la face supérieure des feuilles. Les jeunes feuilles, plus tendres, sont souvent préférées. Une femelle peut pondre jusqu'à 900 œufs (Knowlton et Allen, 1937). Les larves de la première génération se nourrissent sur la surface des fruits, causant des cicatrices.

Nous avons étudié les facteurs déterminant le parasitisme de *T. minutum* face à deux hôtes dans un même milieu, mais exploitant des sites de ponte différents et ayant une stratégie de ponte très différente (2-3 œufs isolés versus une ooplaque de plus de 100 œufs). L'intérêt de cette étude était la comparaison du comportement de sélection de l'hôte avec la valeur adaptative de la progéniture d'un parasitoïde face à deux hôtes qui variaient en taille et en nombre. En ce qui concerne l'influence de l'habitat (sites de ponte), l'hypothèse était que les œufs des deux hôtes seront parasités plus fréquemment sur les sites proches des fruits, c'est-à-dire les sites de ponte du carpocapse, considéré comme l'hôte de meilleure qualité. En ce qui concerne l'acceptation de l'hôte, notre hypothèse était que *T. minutum* va montrer une préférence pour les œufs de carpocapse, plus gros et considérés de meilleure qualité car de plus petites femelles émergent des œufs de TBO que des oeufs de carpocapse

(Cossentine *et al.*, 1996). Une seconde hypothèse était que plus de femelles vont être allouées dans les œufs de carpocapse en présence des deux hôtes.

## Matériel et méthodes

### *Matériel biologique*

La souche de trichogramme, identifié comme *Trichogramma minutum* (Riley), provenait d'un verger de la Montérégie (Québec, Canada) à la suite d'un inventaire effectué en 2002, à partir d'œufs de TBO parasités. La souche a depuis été élevée en laboratoire à partir d'œufs stériles (UV) d'*Ephestia kuehniella* (Zeller) dans des chambres de croissance (23°C, 16L :8O, 60%HR).

Les œufs de carpocapse étaient issus d'adultes provenant de la société OKSIR (Osoyoos, Colombie-Britannique, Canada) et conservés au laboratoire en chambre de croissance (23°C, 16L :8O, 60%HR).

Les œufs de TBO provenaient d'un élevage en laboratoire (23°C, 16L :8O, 60%HR) à l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement (IRDA) (St-Hyacinthe, Canada).

Les adultes de carpocapse et de TBO étaient maintenus dans des sacs de plastique, les œufs étaient pondus sur la paroi du sac et les sacs ont été découpés autour des œufs afin d'obtenir un groupe de 3 œufs espacés de 1 ou 2mm (situation naturelle) dans le cas du carpocapse ou d'une ooplaque dans le cas de la TBO (91,5±4,3 œufs). Ces œufs ont servi d'œufs sentinelles pour les essais.

### *Sélection de l'habitat*

Des lâchers de trichogrammes, visant à évaluer le parasitisme sur les œufs de carpocapse et ceux de TBO, se sont déroulés en juin et juillet 2005 dans le verger expérimental de l'IRDA dans le parc national du Mont-Saint-Bruno (45°35'N, 73°21'W), Québec, Canada. L'échantillonnage a été effectué sur une parcelle de 0,4 ha contenant 15 pommiers standards (espacés d'environ 9 m). Les parasitoïdes ont été

relâchés dans le verger à partir de trichocartes, c'est-à-dire des cartes en carton contenant environ 8100 œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller parasités par *T. minutum*. L'élevage était réalisé dans une chambre de croissance à une photopériode de 16L:8O débutant à 7h00, une température de 23°C, et 60-70% d'humidité relative. Deux trichocartes ont été placées sur chacun des 15 pommiers, ainsi qu'une ou deux trichocartes sur chacun des pommiers entourant la zone échantillonnée (pour minimiser l'émigration des parasitoïdes) : 65 trichocartes par semaine, pendant 5 semaines, ont été placées dans le verger pour une période de 7 jours. Les œufs parasités étaient entreposés au froid pendant un maximum de 14 jours à 7°C. Les trichocartes contenaient deux cohortes d'émergence, afin que la première cohorte de trichogrammes émergent le lendemain du lâcher et la seconde cohorte 3 jours plus tard. Des œufs sentinelles, tous âgés de moins de 24h pour éviter d'ajouter l'effet de l'âge de l'hôte, ont été disposés sur chacun des 15 pommiers. Les quatre types d'œufs sentinelles suivants étaient placés sur chaque pommier: 1) 3 œufs de carpocapse sur une feuille proche d'un fruit (moins de 15 cm), 2) 3 œufs de carpocapse sur une feuille éloignée d'un fruit (plus de 50 cm), 3) 1 ooplaque de TBO sur une feuille proche d'un fruit (moins de 15 cm), et 4) 1 ooplaque de TBO sur une feuille éloignée d'un fruit (plus de 50 cm). Lors de la récolte, les œufs sentinelles de carpocapse ont été placés séparément dans des petits Eppendorff et chaque ooplaque de TBO dans des boîtes de Pétri, avec un morceau de papier filtre humide, et incubés au laboratoire (25°C, 60%HR, 16L:8O) jusqu'à émergence des parasitoïdes. Après l'émergence, le nombre d'œufs parasités (noircis) et le nombre d'œufs avec un trou d'émergence (désoperculés) ont été dénombrés. Le nombre de trichogrammes émergés a également été noté, ainsi que le sexe et la qualité des ailes (brachyptères ou normales). Suite au lâcher, les trichocartes ont été placées dans des sacs hermétiques au congélateur au laboratoire jusqu'à leur observation. Sur chacune des trichocartes, une zone de 50mm<sup>2</sup> (sans perte d'œufs) a été choisie où le nombre d'œufs total, le nombre d'œufs noircis et le nombre d'œufs désoperculés (trou d'émergence) ont été dénombrés. Les 4 types d'œufs sentinelles ont été comparés à l'aide d'un test de  $X^2$ .

### *Sélection de l'hôte*

*Expérience 1.* Une femelle, âgée de 24h, accouplée, naïve, nourrie (miel et eau), a été placée au centre d'une boîte de Pétri (Ø 57mm) contenant trois œufs de carpopapse et une ooplaque de TBO âgés de 24h et collés (colle mucilage, Ross® Adhesives, Conros Corp. Toronto, Ontario) sur un morceau de papier filtre, à une distance de 20 mm l'un de l'autre. Après 24h, la femelle a été éliminée et les hôtes incubés séparément (25°C, 60%HR et 16L:8D) pendant 7-9 jours jusqu'à émergence des parasitoïdes. Différents paramètres ont alors été estimés: proportion d'œufs parasités (noircis), nombre de trichogrammes, rapport des sexes. Les résultats ont été analysés grâce à des tests non paramétriques de Wilcoxon, afin de comparer les 2 hôtes. 30 répétitions ont été réalisées.

*Expérience 2.* Une femelle, âgée de 24h, accouplée, naïve, nourrie (miel et eau), a été déposée au centre d'une boîte de Pétri (Ø 57mm) contenant trois œufs de carpopapse et une ooplaque de TBO âgés de 24h et collés (colle mucilage, Ross® Adhésives, Conros Corp. Toronto, Ontario) sur un morceau de papier filtre, à une distance de 20 mm l'un de l'autre. Chaque femelle trichogramme a été observée pendant un maximum de 15 min. Deux variables ont été utilisées: la zone où se trouvait la femelle trichogramme (carpopapse ou TBO, le pétri étant divisé en deux) et les comportements dans chaque zone (contact avec l'hôte, insertion de l'ovipositeur, déplacement, arrêt, nettoyage et autres). Seules les répétitions pendant lesquelles une femelle avait été en contact avec les deux types d'hôtes ont été conservées pour les analyses. Le premier hôte accepté, défini comme le premier œuf (ou ooplaque) dans lequel la femelle a inséré son ovipositeur, a été noté. Les résultats ont été analysés à l'aide d'un test de G pour vérifier le patron comportemental sur les deux hôtes, suivi d'un test de t pour chaque comportement. Sept répétitions ont été observées avec une femelle différente en contact avec les deux types d'hôtes.

### *Acceptation de l'hôte*

Une femelle, âgée de 24h, accouplée, naïve, nourrie (miel et eau), a été placée au centre d'une boîte de Pétri (Ø 57mm) contenant soit trois œufs de carpocapse, soit une ooplaque de TBO âgés de 24h etcollés (colle mucilage, Ross® Adhesives, Conros Corp. Toronto, Ontario) sur un morceau de papier filtre. Après 24h, la femelle a été retirée et les hôtes incubés séparément (25°C, 60%HR et 16L:8D) pendant 7-9 jours jusqu'à l'émergence des parasitoïdes. Différents paramètres ont alors été estimés : proportion d'œufs parasités (noircis), proportion d'œufs désoperculés, nombre de descendants, rapport des sexes, proportion de trichogrammes brachyptères (ailes atrophiées). Les résultats ont été analysés grâce à des tests non paramétriques de Wilcoxon entre les hôtes. 30 répétitions ont été réalisées.

Des tests non paramétriques ont été utilisés car les conditions d'applications n'étaient pas respectées. JMP 5.0.1 (SAS Institute, 2002) a été utilisé pour toutes les analyses.

## **Résultats**

### *Sélection de l'habitat*

Les femelles trichogrammes ont localisé indifféremment les habitats (feuille vs pomme), indépendamment de l'hôte ( $X^2_4 = 34,531$ ;  $P < 0,001$ ) (Fig. 7). 65% des œufs sentinelles de TBO ont été localisés et 36% des œufs sentinelles de carpocapse.

### *Sélection de l'hôte*

Lorsque les deux hôtes étaient en présence dans une boîte de Pétri, il n'y avait pas de différence de localisation des groupes d'œufs ( $X^2_2 = 4,065$ ;  $P = 0,1310$ ). La proportion d'œufs parasités était 4 fois plus élevée pour les œufs de carpocapse que pour les œufs de TBO (Wilcoxon :  $X^2_1 = 15,8972$ ;  $P < 0,0001$ ) (Fig. 8a). Le nombre de descendants par masse d'œufs ne différait pas en fonction de l'hôte (Wilcoxon :  $X^2_1 = 1,2276$ ;  $P = 0,2679$ ) : 5 descendants émergeaient de trois œufs de carpocapse et

6 descendants d'une ooplaque de TBO (Fig. 8b). Il n'y avait pas de différences dans le sex ratio en fonction de l'hôte (Wilcoxon :  $X^2_1 = 0,0433$ ;  $P = 0,8352$ ) (Fig. 8c) et 70% de femelles en émergeaient.

Le patron comportemental du parasitoïde différait significativement entre les hôtes pendant le test de 15 min ( $G_{5,6161} = 889,585$ ;  $P < 0,0001$ ) (Fig. 9). Une femelle passait significativement plus de temps à se déplacer dans la zone carpocapse que dans la zone TBO ( $t_{128} = 2,131$ ;  $P = 0,0350$ ). Il n'y avait pas de différence dans le temps passé dans chaque zone pour les comportements de nettoyage ( $t_{47} = 0,404$ ;  $P = 0,6879$ ), d'examen de l'hôte ( $t_{78} = 0,893$ ;  $P = 0,3744$ ), d'insertion de l'ovipositeur ( $t_8 = 0,027$ ;  $P = 0,9790$ ), d'arrêt ( $t_{10} = 1,166$ ;  $P = 0,2706$ ) et d'autres comportements ( $t_1 = 0,199$ ;  $P = 0,8750$ ).

#### *Acceptation de l'hôte*

Lorsque les femelles parasitoïdes étaient en présence d'œufs d'un seul hôte, les groupes d'œufs de carpocapse étaient plus souvent acceptés (au moins un œuf parasité) que les ooplaques de TBO ( $X^2_2 = 13,302$ ;  $P < 0,0013$ ). La proportion d'œufs parasités de carpocapse était significativement plus élevée que celle des œufs de TBO (Wilcoxon :  $X^2_1 = 18,4385$ ;  $P < 0,0001$ ) et une plus grande proportion d'œufs de carpocapse ont abouti à l'émergence d'un parasitoïde que d'œufs de TBO (Wilcoxon :  $X^2_1 = 28,1142$ ;  $P < 0,0001$ ) (Fig. 10a). Il y avait significativement plus de descendants par œuf de carpocapse que par œuf de TBO (Wilcoxon :  $X^2_1 = 19,5484$ ;  $P < 0,0001$ ) (Fig. 10b). Un maximum de 7 trichogrammes ont émergé d'un œuf de carpocapse, alors qu'un maximum de 21 trichogrammes ont émergé de 20 œufs désoperculés de TBO. Il n'y avait pas de différences dans le sex ratio en fonction de l'hôte (Wilcoxon :  $X^2_1 = 0,3823$ ;  $P = 0,5364$ ) (Fig. 10c). Il n'y avait pas de différences dans la fréquence de brachyptérisme (ailes atrophiées) en fonction de l'hôte (Wilcoxon :  $X^2_1 = 1,3484$ ;  $P = 0,2456$ ) (Fig. 10d).

Suite à ces résultats, nous avons estimé le succès d'une femelle trichogramme à chaque étape du parasitisme (dans une situation de non-choix): localisation de

l'hôte, nombre d'œufs parasités, nombre d'œufs avec émergence et nombre de descendants (Tab. 3).

### **Discussion**

Le succès de reproduction et donc la valeur adaptative de la femelle parasitoïde dépendent de chacune des étapes de la séquence de parasitisme. Dans notre étude, le site de ponte du carpocapse ou de la TBO (sélection de l'habitat sur le terrain) n'a pas influencé le parasitisme des femelles trichogrammes. Les œufs de carpocapse étaient plus fréquemment parasités que les œufs de TBO (sélection de l'hôte en labo) et les œufs de carpocapse étaient de meilleure qualité en terme de succès d'émergence et de nombre de descendants produits pour 3 œufs de carpocapse comparés à une ooplaque de TBO (Tab. 3). Cependant, notre estimation des œufs parasités est sous-estimée. En effet, les œufs noircis correspondent aux œufs parasités dont la larve a atteint le stade pré-pupal. Pour avoir le nombre exact d'œufs parasités, il aurait fallu disséquer les hôtes.

#### *Sélection de l'habitat*

Nous n'avons pas observé de différences au niveau de la sélection de l'habitat en comparant le site d'oviposition du carpocapse (proche d'un fruit) au site d'oviposition de la TBO (éloigné d'un fruit). Certaines études précisent qu'une augmentation de la connectivité (abondance de connexion entre les parties de la plante) réduit le succès de découverte d'hôtes chez certaines espèces de trichogrammes (Andow et Prokrym, 1990; Lukianchuk et Smith, 1997; Romeis *et al.*, 1998), de guêpes aphidiphages (Mackauer et Völkl, 1993), de guêpes Vespidae prédatrices (Geitzenauer et Barnays, 1996), et de Coccinellidae (Grevstad et Klepetka, 1992; Frazer et McGregor, 1994). De plus, une augmentation de la complexité dans la structure de la plante diminue également le parasitisme chez les trichogrammes (Lukianchuk et Smith, 1997; Gingras et Boivin, 2002); en effet, les

femelles cherchent plus activement sur des surfaces simples plutôt que sur des surfaces complexes (Romeis *et al.*, 2005). On aurait pu penser que le site de ponte du carpocapse (bouquets fruitiers) possède plus de connectivité que le site de ponte de la TBO (jeune branche de pommiers) et ainsi que le site de ponte de la TBO aurait été plus souvent localisé. Mais nos résultats n'ont pas montré de différences dans la détection des sites de ponte. Pourtant, les stimuli chimiques jouent un rôle important dans la détection de l'habitat et de la plante hôte chez les espèces du genre *Trichogramma* (Nordlund, 1994). La localisation de l'hôte sur la plante hôte est principalement réalisée en marchant (Bigler *et al.*, 1988; Schmidt, 1994); la marche et les petits sauts sont probablement le principal mode de dispersion à courtes distances et à faibles températures (Romeis *et al.*, 2005). La distance entre les sites de pontes du carpocapse et de la TBO sont donc probablement trop faibles pour que ces sites soit considérés comme des habitats différents. Des composés volatiles sont émis par les plantes (Hilker et McNeil, 2008), telles que les pommes, la localisation des hôtes est alors influencée par la détection de composés de contact à courte distance. Des études ont montré que certaines espèces de trichogrammes répondaient aux phéromones sexuelles relâchées par les femelles lépidoptères (Kaiser *et al.*, 1989; Noldus, 1989). Mais les phéromones ne démontrent pas la présence d'œufs de l'hôte, seulement des adultes. Les composés volatiles des plantes n'attirent pas les femelles à distance, mais les arrêtent (augmentation du temps de recherche) ou les repoussent (Lewis *et al.*, 1975; Romeis *et al.*, 1997) et la petite taille des trichogrammes les empêche de voler jusqu'à la source (Fournier et Boivin, 2000). Certaines études mettent en évidence le fait que les composés volatiles des plantes peuvent induire une augmentation du parasitisme des œufs (Romeis *et al.*, 2005), mais les hôtes sont reconnus seulement à une distance de 4mm (Wajnberg, 1994). Les composés volatiles des fruits ou les phéromones des femelles lépidoptères doivent diffuser à plus de 50cm de distance et ont donc pu influencer les femelles parasitoïdes qui se déplaçaient dans le pommier, en les stoppant ou en les incitant à pondre. Les

parasitoïdes sont donc généralistes au niveau de la plante et un pommier est un habitat dans son ensemble, composé de nombreux microhabitats

### *Sélection de l'hôte*

Un hôte adéquat est un hôte dans lequel un parasitoïde est capable de se développer jusqu'au stade adulte (Hassan, 1989), c'est le cas des œufs du carpocapse et de ceux de la TBO qui sont des hôtes acceptables de *T. minutum* (dans cette étude) et de *Trichogramma platneri* Nagarkatti (qui fait partie du complexe *T. minutum*) (Cossentine *et al.*, 1996). Pour les parasitoïdes, qui pondent un ou plusieurs œufs sur ou dans un insecte hôte, différentes décisions comportementales sont importantes pour balancer les risques relatifs à la limitation en œufs et en temps. Cela inclut l'évaluation des hôtes acceptables pour l'oviposition, le nombre d'œufs à déposer pendant la séquence d'oviposition, et, pour certaines espèces, le choix des hôtes pour l'oviposition ou pour nourrir les adultes (Godfray, 1994). La théorie prédit que les stratégies d'oviposition par les parasitoïdes sont fondamentalement dynamiques, elles répondent aux facteurs environnementaux (taille de l'hôte) aussi bien qu'à l'état physiologique du parasitoïde (stock d'œufs) (Iwasa *et al.*, 1984; Mangel, 1987a, b, 1989; Houston *et al.*, 1988; Mangel *et al.*, 1994; Heimpel *et al.*, 1996). Sans limitation d'hôtes, les parasitoïdes, tels que les femelles trichogrammes, sont connues pour accepter seulement les œufs de meilleure qualité pour l'oviposition (Mangel, 1989; Bouskila *et al.*, 1995), pour pondre de petites séries d'œufs (Mangel, 1987b; Rosenheim et Rosen, 1991), et pour utiliser les hôtes de qualité moindre pour la nutrition plutôt que pour l'oviposition (Chan et Godfray, 1993; Collier, 1995; Heimpel et Rosenheim, 1995; Heimpel et Collier, 1996), tels que les petits hôtes (Walde *et al.*, 1989; Rosenheim et Rosen, 1992; Heimpel et Rosenheim, 1995; Heimpel *et al.*, 1996). Cependant, nous n'avons pas observé de cas de nutrition sur les œufs de TBO, mais une femelle s'est alimentée sur un œuf de carpocapse.

Dans le contexte de la lutte biologique, il est plus utile de mesurer la préférence en terme d'exploitation sélective de différentes espèces d'hôtes plutôt que

le premier hôte attaqué car l'expérience peut changer la préférence au cours du temps (Turlings *et al.*, 1993; Vet et Papaj, 1992; Vet *et al.*, 1995). Yu *et al.* (1984) ont montré que les œufs de carpocapse étaient préférés aux œufs de TBO par *T. minutum* en observant le nombre d'œufs parasités. Notre étude confirme ce résultat. En effet, en situation de choix, les œufs de carpocapse ont été plus souvent parasités par une femelle *T. minutum* que ceux de TBO. Cependant, le pourcentage de parasitisme n'est pas une mesure acceptable de préférence pour les parasitoïdes grégaires tel que *T. minutum* (Mansfield et Mills, 2004), à cause de la fréquence avec laquelle ils peuvent ajuster la taille de la ponte en réponse à la taille et la qualité de l'hôte (Godfray, 1994). Cependant, *T. minutum* est un parasitoïde grégaire facultatif et donc le pourcentage de parasitisme est une mesure adaptée pour des petits hôtes dans lesquels un seul descendant va être pondu. La quantité de descendants émergés est une mesure plus appropriée de la préférence pour des hôtes grégaires (Mansfield et Mills, 2004). Or, il n'y avait pas de différences du nombre de descendants entre nos hôtes. Le rapport des sexes des descendants émergés de différentes espèces d'hôtes est aussi un indicateur de la préférence pour des parasitoïdes grégaires car les femelles sont allouées dans les hôtes de meilleure qualité (Godfray, 1994). Dans notre étude, il n'y avait pas de différences du rapport des sexes des descendants en fonction de l'hôte. On ne peut cependant pas conclure sur la préférence entre les œufs de carpocapse et de TBO dans notre étude. En effet, le pourcentage de parasitisme n'est pas adapté pour les gros œufs du carpocapse dans lesquels plusieurs descendants sont produits; au contraire des œufs de TBO. Le nombre de descendants émergés et le rapport des sexes aurait été des mesures valables si les hôtes avaient eu la même taille. Or, nous voulions comparer la situation qui se retrouve en nature. Le comportement de recherche a probablement une plus grande influence sur la découverte de l'hôte et le parasitisme plutôt que sur la préférence (Andow et Prokrym, 1990; Rutledge et Wiedenmann, 1999; Vet *et al.*, 1995; Wapshere, 1989).

### *Acceptation de l'hôte*

Tous les oeufs parasités de carpocapse ont abouti à l'émergence d'au moins un parasitoïde et plus de descendants ont été produits à partir de trois œufs de carpocapse qu'une ooplaque de TBO (Tab. 3). Donc les œufs de carpocapse sont plus profitables que ceux de TBO. Cossentine *et al.* (1996) ont montré qu'en absence de choix d'hôtes, avec des conditions optimales d'oviposition et la présentation d'œufs frais (<24h), *T. platneri* pondait significativement moins et se développait moins bien dans des œufs de TBO que dans des œufs de carpocapse.

La taille des femelles a été utilisée comme un indice de fitness (fécondité, longévité, taux de recherche, capacité de vol) (Krazmer et Luck, 1990); bien que Pavlik (1993) mentionne que la taille des femelles trichogrammes n'est pas une évaluation acceptable pour des trichogrammes élevés sur des œufs d'*Anagasta kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae). Pour des grands hôtes comme les œufs de carpocapse, la taille des adultes de *T. minutum* n'est pas limitée par la taille de l'hôte, mais par le nombre d'œufs alloués à chaque hôte. En général, la taille des espèces de trichogrammes semble être positivement reliée à leur performance (McDougall et Mills, 1997). La taille d'une femelle peut influencer sa longévité, son efficacité de recherche, son stock d'œufs et sa capacité à localiser des hôtes (Godfray, 1994). La taille d'un mâle peut influencer sa longévité, sa capacité à localiser les femelles et le nombre d'accouplements (Godfray, 1994). Les hôtes dans lesquels les parasitoïdes se développent varient en terme de ressources, et conséquemment, les parasitoïdes adultes varient en taille; les mâles sont généralement plus petits que les femelles (van den Assem *et al.*, 1989). Les grosses femelles parasitoïdes possèdent un meilleur fitness que les petites femelles car elles vivent plus longtemps et produisent plus de descendants (Waage et Ming, 1984; van den Assem *et al.*, 1989; Bennett et Hoffmann, 1998; Boivin et Lagacé, 1999; Sagarra *et al.*, 2001; Rivero et West, 2002; Doyon et Boivin, 2005). Nous nous attendions à trouver un plus grand nombre de femelles dans les œufs de carpocapse (plus gros, meilleure qualité) que dans les œufs de TBO (plus petits, moins bonne qualité). En effet, en utilisant la longueur du tibia

postérieur pour estimer la taille des femelles trichogrammes, Cossentine *et al.* (1996) ont montré que de plus petites femelles émergeaient des œufs de TBO comparativement aux œufs viables de carpocapse. Cependant, dans notre étude, nous n'avons pas obtenu de différences dans le sex ratio des trichogrammes émergeant d'œufs de carpocapse ou d'œufs de TBO. Un nombre suffisant de mâles a donc été alloué à chaque type d'hôte pour féconder toutes les femelles. Pour conclure avec cette expérience, il aurait fallu être certain que chaque femelle avait connaissance de la présence de l'hôte alternatif. Cela aurait pu être réalisé en rapprochant les types d'œufs.

### Conclusion

Il est raisonnable de penser que dans la nature, une femelle *T. minutum* va se déplacer dans un pommier sans être influencée par le site de ponte du carpocapse ou celui de la TBO. L'absence de différence entre les habitats peut être expliquée par la nature polyphage de *T. minutum*. En effet, un pommier est une plante hôte acceptable dans son ensemble, avec une multitude de microhabitats susceptibles de contenir des hôtes adéquats.

Lorsqu'elle rencontre un hôte acceptable, une femelle trichogramme va y pondre une partie de son stock d'œufs. Une femelle *T. minutum* a une fécondité de 50 à 75 œufs; dans un groupe d'œufs de carpocapse, elle peut pondre 15 à 20% de son stock d'œufs et dans une ooplaque de TBO, elle peut pondre la totalité. Cependant, les femelles trichogrammes ont pondu en moyenne 10% de leur stock d'œufs dans les groupes d'œufs de carpocapse et 15% dans ceux de TBO; mais ce résultat est sous-évalué car il est basé sur la progéniture ayant émergée, sans considérer la mortalité larvaire. Dans la nature, une femelle trichogramme va probablement parasiter tous les hôtes acceptables qu'elle va rencontrer.

La valeur adaptative d'une femelle *T. minutum* proovigénique devrait être plus élevée, si elle pond dans des œufs de carpocapse plutôt que dans des œufs de TBO,

car les grosses femelles qui émergent des œufs de carpocapse auront un plus grand stock d'œufs que les petites femelles émergeant des œufs de TBO. De plus, tous les œufs parasités de carpocapse ont aboutit à l'émergence d'au moins un descendant; si on compare la situation naturelle, plus de descendants émergent de trois oeufs de carpocapses que d'une ooplaque de TBO.

### **Remerciements**

Les auteurs souhaitent remercier le Conseil pour le Développement de l'Agriculture du Québec (CDAQ) pour son soutien financier, ainsi que Francine Pelletier et Olivier Castonguay pour leur aide technique.

**Tableau 3. Succès de parasitisme d'une femelle parasitoïde en fonction de l'hôte (3 œufs de carpocapse ou une ooplaque de TBO).** La localisation correspond aux groupes d'œufs dont au moins un œuf a été parasité. Dans la colonne « étape par étape », les calculs sont faits par rapport à la ligne précédente : nombre d'œufs parasités par rapport au nombre d'œufs localisés, nombre d'œufs avec émergence par rapport au nombre d'œufs parasités, et nombre de descendants par rapport au nombre d'œufs avec émergence. Dans la colonne « global », les calculs sont faits par rapport aux œufs de départ : nombre d'œufs parasités par rapport au nombre d'œufs initial, nombre d'œufs avec émergence par rapport au nombre d'œufs initial, et nombre de descendants par rapport au nombre d'œufs initial.

	Étape / étape		Global (par rapport au total initial)	
	Carpocapse	TBO	Carpocapse	TBO
Nombre d'œufs présents	3	90	3	90
Localisation des groupes d'œufs Nombre (%)	2,10 (70%)	42,3 (47%)	2,10 (70%)	42,30 (47%)
Parasitisme Nombre (%)	1,13 (54%)	8,04 (19%)	1,14 (38%)	8,10 (9%)
Émergence Nombre (%)	1,13 (100%)	2,81 (35%)	1,14 (38%)	2,70 (3%)
Descendants Nombre (%)	3,83 (338%)	2,84 (101%)	3,90 (130%)	2,70 (3%)

Figure 7. Pourcentage de groupes d'œufs localisés (au moins un œuf parasité) de carpocapse ou de TBO en fonction du site de ponte du carpocapse (pomme) ou celui de la TBO (feuille).

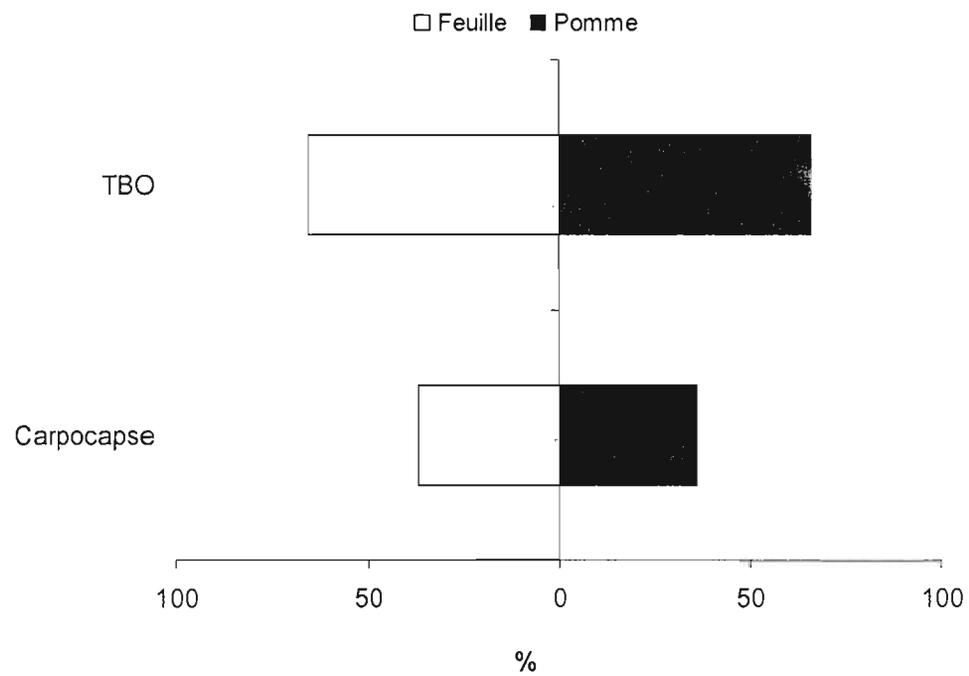
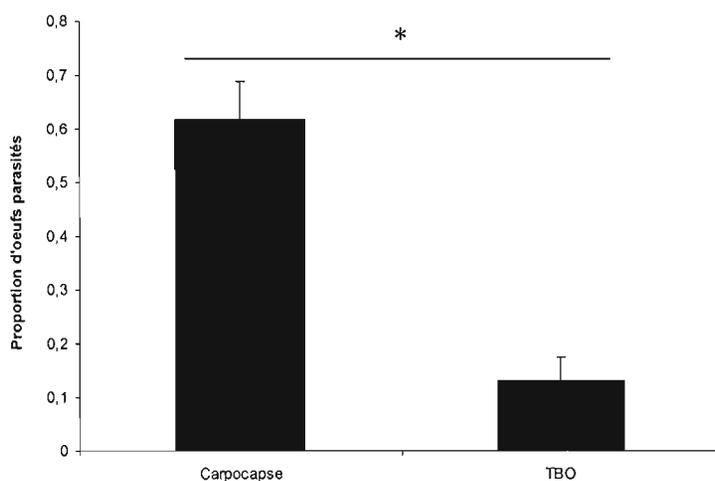
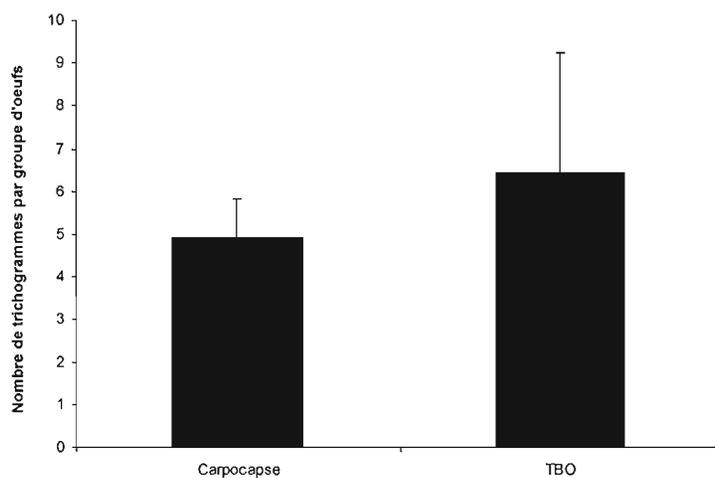


Figure 8. a. Proportion d'œufs parasités ( $\pm$ erreur-type) par une femelle *T. minutum* en présence simultanée d'œufs de carpocapse et de TBO pendant 24h b. nombre moyen de trichogrammes ( $\pm$ erreur-type) émergeant par groupe d'œufs de carpocapse (3 œufs) ou d'une ooplaque de TBO (100 œufs) et c. rapport de sexes des descendants ( $\pm$ erreur-type) d'une femelle trichogramme en fonction de l'hôte.

a.



b.



c.

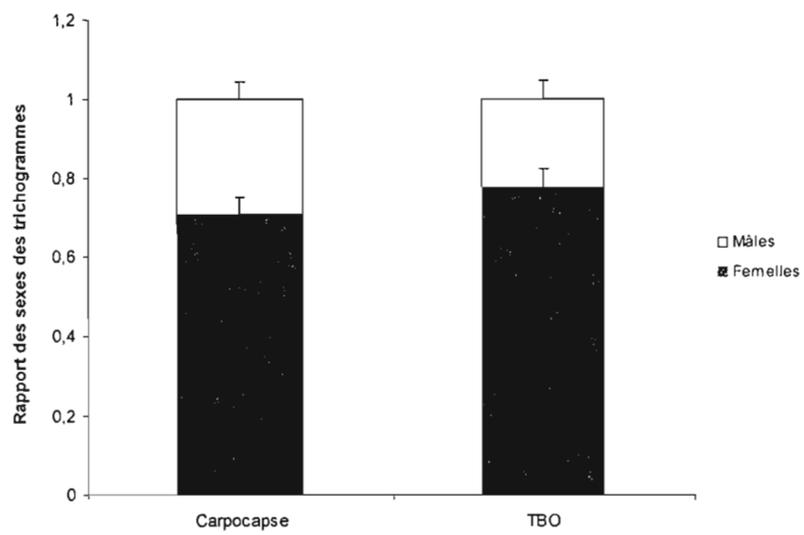


Figure 9. Figure 9. Patron comportemental d'une femelle *T. minutum* en fonction du temps en présence de trois œufs de carpocapse ou d'une ooplaque de TBO en fonction du temps.

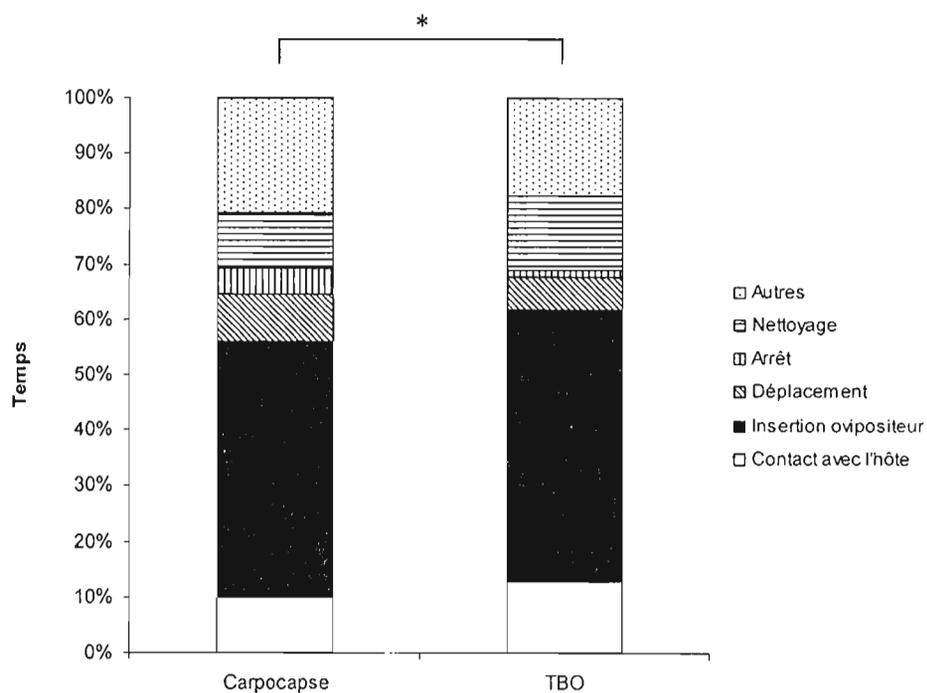
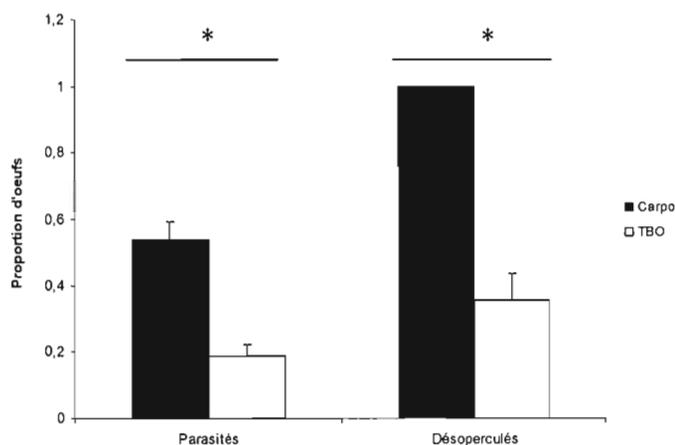
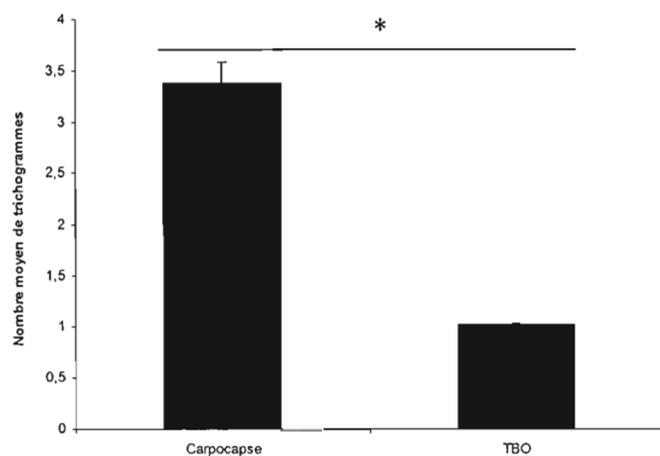


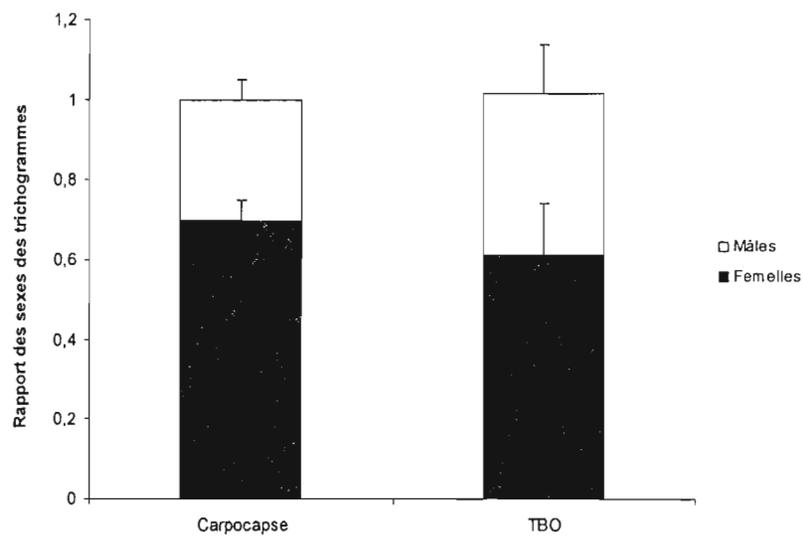
Figure 10. a. Proportion d'œufs parasités ou désoperculés (présence d'un trou d'ouverture) par rapport au total ( $\pm$ erreur-type) par une femelle *T. minutum* en présence d'œufs de carpocapse ou de TBO pendant 24h b. nombre moyen de trichogrammes ( $\pm$ erreur-type) émergeant par groupe d'œufs de carpocapse (3 œufs) ou de TBO (ooplaque) c. rapport de sexes des descendants ( $\pm$ erreur-type) d'une femelle trichogramme en fonction de l'hôte et d. proportion de descendants brachyptères (ailes atrophiées) ( $\pm$ erreur-type) en fonction de l'hôte.



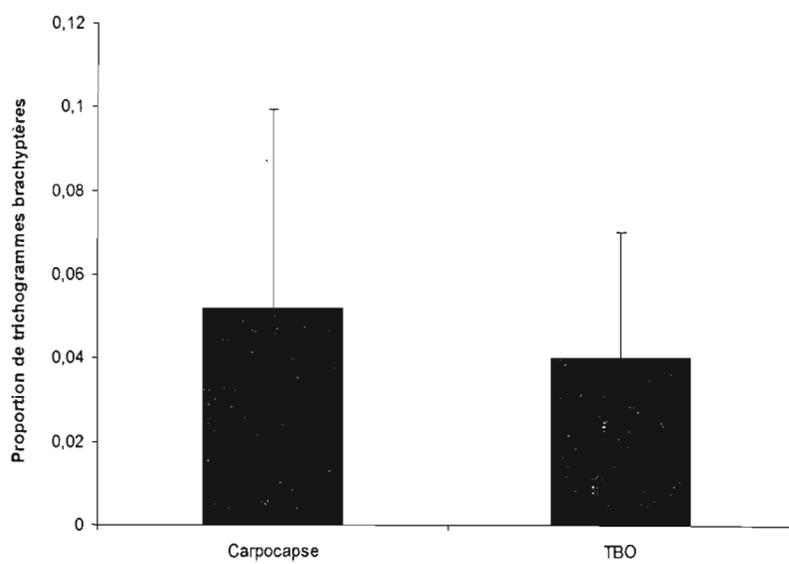
b.



c.



d.



**CHAPITRE III****PRÉDATION INTRAGUILDE SUR LE PARASITOÏDE *TRICHOGRAMMA MINUTUM* (HYMENOPTERA : TRICHOGRAMMATIDAE) LORS DE LÂCHERS INONDATIFS EN VERGER DE POMMIERS****Olivier Aubry<sup>1</sup>, Daniel Cormier<sup>2</sup> et Éric Lucas<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Case postale 8888, Succursale Centre-ville, Montréal (Québec), Canada, H3C 3P8

<sup>2</sup> Institut de recherche et de développement en agroenvironnement, 3300 Sicotte, Case postale 480, Saint-Hyacinthe (Québec), Canada, J2S 7B8

## Résumé

Lors de lâchers inondatifs en lutte biologique, les parasitoïdes du genre *Trichogramma* sont relâchés sous forme de pupes à l'intérieur d'hôtes où ils demeurent jusqu'à émergence. Le but de cette étude était d'évaluer la susceptibilité à la prédation d'œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) parasités par *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) lors de lâchers inondatifs dans un verger de pommiers. Les œufs parasités n'aboutissant pas à l'émergence d'un parasitoïde (mortalité des larves) comptaient pour 40% du nombre d'œufs total, ce qui en faisait le facteur de mortalité le plus important à considérer. La perte par prédation d'œufs parasités comptait pour 10% du nombre total d'œufs. On notait également 7% de perte due aux facteurs abiotiques, tel que la pluie. Les prédateurs retrouvés sur les trichocartes variaient au cours du temps. Les acariens prédateurs du genre *Balaustium* sp. (Acarina: Erythraeidae) étaient les plus communs en juin, et ont ensuite été remplacés par les fourmis (essentiellement *Lasius* sp.) en juillet. Les autres prédateurs retrouvés, araignées, chrysopes et forficules, étaient peu nombreux sur les trichocartes.

**Mots-clés :** Prédation intragilde, *Trichogramma minutum*, *Ephestia kuehniella*, trichocartes, lâchers inondatifs, vergers de pommiers.

## Introduction

Les parasitoïdes oophages du genre *Trichogramma* (Hymenoptera : Trichogrammatidae) sont utilisés dans la lutte contre les ravageurs des cultures, notamment sous forme de lâchers inondatifs pour lutter contre le carpocapse de la pomme en vergers de pommiers (Mills *et al.*, 2000). Cependant, les effets non-ciblés sont souvent importants dans les projets de lutte biologique (Howarth, 1991; Simberloff et Stiling, 1996; Stiling et Simberloff, 2000; Lynch *et al.*, 2001); les ennemis naturels déjà présents peuvent être affectés, soit par compétition interspécifique, soit en étant directement attaqués par l'agent de lutte utilisé (Babendreier *et al.*, 2003). On peut donc parler de prédation intragilde, une interaction courante chez les arthropodes (Polis *et al.*, 1989). Trois cas de prédation intragilde peuvent impliquer des parasitoïdes : 1) lorsqu'un parasitoïde attaque un autre parasitoïde adulte ou un hôte déjà parasité, 2) lorsqu'un parasitoïde attaque un prédateur ou un hôte infecté par un pathogène, et 3) lorsqu'un parasitoïde est lui-même attaqué par un prédateur ou un pathogène (Rosenheim *et al.*, 1995). Cependant, dans une guildes, les interactions parasitoïde-prédateur sont souvent asymétriques en faveur du prédateur (Boivin et Brodeur, 2006). Souvent, les parasitoïdes sont relâchés au stade immature à l'intérieur d'un hôte et sont susceptibles de subir des pertes dues à la prédation (Yu et Byers, 1994). Les études sur la prédation intragilde et les parasitoïdes traitent principalement des effets négatifs sur les parasitoïdes (Ferguson et Stiling, 1996; Meyhöfer et Hindayana, 2000; Raymond *et al.*, 2000; Colfer et Rosenheim, 2001), mais portent rarement sur des parasitoïdes oophages du genre *Trichogramma* sp. L'objectif de cette étude était d'évaluer les pertes de parasitoïdes dues à la prédation lors d'un lâcher inondatif de trichogrammes en verger de pommiers.

### Matériel et méthodes

Les lâchers de trichogrammes se sont déroulés en juin et juillet 2005 dans le verger expérimental de l'Institut de recherche et de développement en agroenvironnement dans le parc national du Mont-Saint-Bruno (45°35'N, 73°21'W), Québec, Canada. L'espèce utilisée, *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae), est une espèce indigène au Québec qui s'attaque généralement aux Tortricidae. L'élevage était réalisé dans une chambre de croissance à une photopériode de 16L:8O débutant à 7h00, une température de 23°C, et 60-70% d'humidité relative. Les œufs parasités étaient entreposés au froid pendant un maximum de 14 jours à 7°C. Chaque semaine, les parasitoïdes ont été lâchés dans le verger à partir de 65 trichocartes; c'est-à-dire des cartes en carton (10x7cm) contenant chacune environ 8000 œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), stérilisés aux UV, parasités ou non par *T. minutum* collés (colle mucilage, Ross® Adhesives, Conros Corp. Toronto, Ontario) sur une surface de 25cm<sup>2</sup>. Chaque carte était repliée et les parties repliées étaient brochées entre elles, laissant des ouvertures de 1 mm de chaque côté permettant aux parasitoïdes de sortir. L'échantillonnage a été réalisé sur une parcelle de 0,4 ha contenant 15 pommiers standards (espacés d'environ 9 m), non traités pendant les lâchers. Les trichocartes étaient accrochées à une hauteur de 1,5m à l'extrémité d'une branche située à l'intérieur de la canopée afin de protéger les œufs parasités des variations de températures. Chaque semaine, les trichocartes étaient placées dans le verger pour une période de 7 jours. Il y avait deux cohortes d'émergence, afin que la première cohorte de trichogrammes émergent le lendemain du lâcher et la seconde cohorte 3 jours plus tard. Les trichocartes ont été récoltées et conservées au congélateur jusqu'à ce qu'elles soient observées. Le pourcentage de perte d'œufs dû à la prédation (présence de chorion) ou aux facteurs abiotiques (œufs décollés par la pluie, le vent ou la chaleur) a été estimé visuellement sur chacune des trichocartes, ainsi que la présence de prédateurs (identification au laboratoire). Huit trichocartes par semaine, pendant les 5 semaines de lâchers, étaient choisies aléatoirement parmi les 65

trichocartes, puis observées afin d'estimer le pourcentage d'œufs parasités et le pourcentage d'œufs désoperculés (trou d'émergence d'un parasitoïde adulte).

### Résultats et discussion

Chaque trichocarte comptait environ 8000 œufs d'*E. kuehniella*: seuls 5300 œufs (66%) étaient parasités et 3300 œufs (41% par rapport au nombre d'œufs total) n'ont pas abouti à l'émergence d'un parasitoïde (œufs non parasités et développement avorté).

10% des œufs parasités ont été consommés par des prédateurs sur les trichocartes (Fig. 11). Certains prédateurs sont capables de consommer des œufs parasités, mais des œufs parasités âgés sont souvent de moins bonne qualité pour un prédateur. En effet, les prédateurs Anthocoridae acceptent plus facilement les œufs non parasités que ceux contenant des pupes de *Trichogramma* lorsqu'ils sont âgés de plus de 5 jours (Brower et Press, 1988). De plus, des expériences réalisées avec *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera: Pentatomidae) montrent que les larves élevées uniquement avec des œufs parasités par *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae) ne sont pas capables de se développer au-delà du 4<sup>e</sup> stade larvaire (Oliveira *et al.*, 2004). Cependant, les prédateurs généralistes tels que *Orius* (Heteroptera: Anthocoridae), *Geocoris* (Heteroptera: Lygaeidae) et *Nabis* (Heteroptera: Nabidae) peuvent attaquer des œufs de lépidoptères parasités par *Trichogramma* sp. avec une perte allant jusqu'à 50% en champs de maïs et jusqu'à 91% à 98% dans les cultures de coton (Smith, 1996). Roger *et al.* (2001) ont également montré que les larves de *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) ne montrent pas de préférence entre des œufs de *Trichoplusia ni* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) parasités ou non par *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae).

Un total de 90 prédateurs a été retrouvé sur les 325 trichocartes pendant la période de lâchers : 40 Formicidae (*Lasius* sp.), 36 Erythraeidae (*Balaustium* sp.), 7

Arachnidae (Salticidae), 3 Chrysopidae (larves), 3 Forficulidae (*Forficula auricularia* L.) et 1 Thysanoptera. Parmi la diversité des prédateurs sur les trichocartes, tous n'ont pas été retrouvés à la même période (Fig. 12). En effet, on observe que les acariens prédateurs du genre *Balaustium* sp. (Acarina : Erythraeidae) ont été les premiers prédateurs à être retrouvés en juin, et les seuls à cette période. Nos observations nous ont montré que ces acariens sont capables de se nourrir d'œufs d'*E. kuehniella* parasités. Les fourmis du genre *Lasius* sp. (Hymenoptera: Formicidae) ont été retrouvées à partir de la seconde semaine de lâchers et sont devenues le prédateur dominant fin juillet. Les fourmis sont connues comme étant des prédateurs d'œufs d'insectes (Rossi et Fowler, 2000 ; Van Mele et Cuc 2000, 2001 ; Way *et al.* 1992, 1999 ; Pereira *et al.*, 2004). La plus grande diversité de prédateurs se retrouvait en juillet où l'on retrouve des araignées, des chrysopes, des forficules et des thrips. Bien que la prédation par ces espèces n'ait pas été mise en évidence dans le cadre de ce travail, il est probable qu'ils se nourrissaient effectivement des œufs d'*E. kuehniella* parasités par *T. minutum*. Les araignées (principalement des Salticidae) sont connues comme étant des prédateurs d'œufs de lépidoptères (Morris *et al.*, 1999). Les chrysopes sont également capables de s'attaquer aux œufs parasités (Al Rouechdi et Voegelé, 1981). Enfin, l'espèce de forficule retrouvée au Québec, *F. auricularia* (Dermaptera : Forficulidae), utilisait probablement les trichocartes plutôt comme refuge que pour la prédation. En effet, dans l'étude de Pereira *et al.* (2004), les forficules apparaissent après 7 jours de lâchers, lorsque la plupart des parasitoïdes ont émergé et que la prédation a déjà eu lieu. Il est probablement difficile pour les forficules d'entrer à l'intérieur des trichocartes en raison de leur taille à moins que d'autres prédateurs n'aient agrandi les ouvertures (Pereira *et al.*, 2004).

En plus de la prédation, 7% des œufs ont été décollés à cause de facteurs abiotiques, dont une partie s'est retrouvée dans la partie inférieure de la trichocarte. Globalement, 17% des œufs ont été perdus à cause de la prédation ou des facteurs abiotiques et 41% des œufs d'*E. kuehniella* parasités n'ont pas abouti à l'émergence de parasitoïdes. Cette perte a nécessairement une incidence sur le succès du lâcher si

elle a lieu avant l'émergence des parasitoïdes. Il est difficile de savoir à quel moment a eu lieu la prédation des œufs parasités. Néanmoins, une fois que les parasitoïdes sont sortis des œufs, il ne reste que le chorion, qui ne constitue possiblement pas une ressource nutritive de quantité (ou de qualité) adéquate pour un prédateur. D'après nos observations, 70% de femelles ont émergé des œufs parasités et seules les femelles vont se disperser à la recherche des hôtes. Ainsi, sur une trichocarte qui contenait environ 8000 œufs d'*E. kuehniella*, 3400 œufs ont survécu (17% de perte et 41% de développement avorté) et 2700 femelles seulement ont émergé pour se disperser dans le verger à la recherche d'hôtes.

Dans une autre étude, Pereira *et al.*, (2004) ont montré que la prédation sur trichocartes dans les cultures d'olives au Portugal pouvait atteindre plus de 97%, principalement due aux fourmis *Tapinoma nigerrimum* Nylander. Le type de culture et l'abondance et la diversité de fourmis pourraient expliquer ce pourcentage élevé. En conclusion, la prédation intragilde des œufs parasités par *T. minutum* sur trichocartes peut affecter significativement le taux d'émergence. Il serait alors intéressant d'améliorer le dispositif de lâcher afin de diminuer la mortalité des larves de parasitoïdes sur les trichocartes.

### **Remerciements**

Les auteurs souhaitent remercier le Conseil pour le Développement de l'Agriculture du Québec (CDAQ) pour son support financier, ainsi que Francine Pelletier et Olivier Castonguay pour leur aide technique.

Figure 11. Perte d'œufs d'*Ephesia kuehniella* parasités ou non par *T. minutum* sur trichocartes dans le cadre de lâchers inondatifs en verger de pommiers au Québec en 2005.

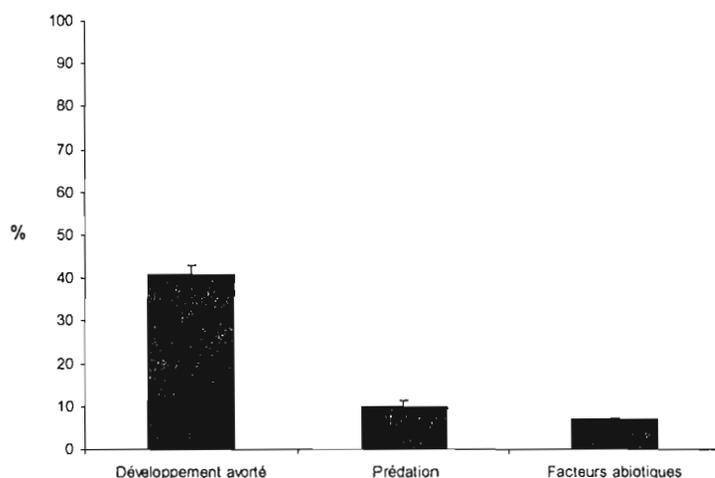
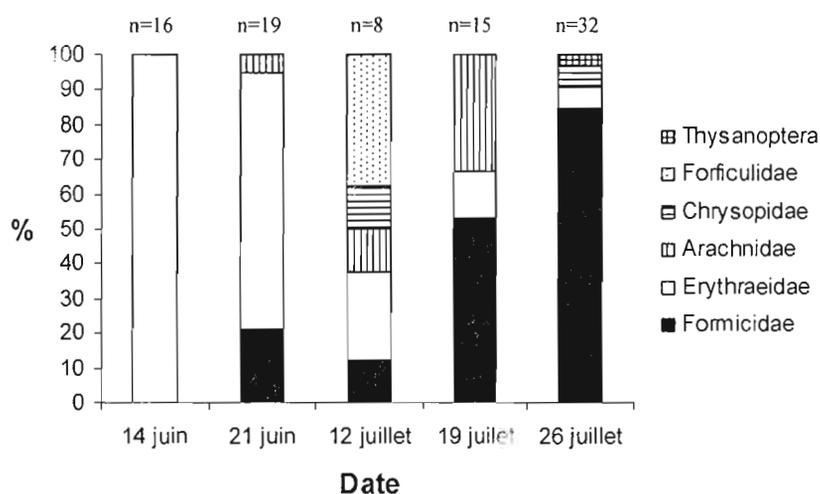


Figure 12. Abondance relative des différents groupes d'arthropodes prédateurs retrouvés sur les trichocartes lors de lâchers inondatifs en vergers de pommiers au Québec en 2005 en fonction de la semaine de lâcher (Erythraeidae : *Balaustium* sp.; Formicidae : *Lasius* sp.; Salticidae ; Chrysopidae ; *Forficula auricularia* ; Thysanoptera).



## CONCLUSION

Le carpocapse de la pomme est un ravageur majeur en verger de pommiers, dont le contrôle est difficile lorsque la larve est protégée à l'intérieur d'un fruit. Dans notre étude, nous avons ciblé les mâles adultes à l'aide de la lutte attracticide et les œufs à l'aide de lâchers inondatifs de parasitoïdes oophages *T. minutum*.

L'objectif du premier chapitre de notre étude était d'évaluer si la lutte attracticide est un outil efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme dans les vergers du Québec et si ce moyen de lutte est compatible avec la lutte biologique lors de l'utilisation de parasitoïdes trichogrammes. Différents essais réalisés en Suisse, en Allemagne et au Canada, dans les provinces maritimes, rapportent que l'utilisation de la lutte attracticide offre généralement une protection efficace contre les dommages de carpocapse de la pomme (Charmillot et Hofer, 1997; Lösel *et al.*, 2000; Ebbinghaus *et al.*, 2001). Les résultats obtenus durant ce projet n'ont cependant pas permis de mettre en évidence l'efficacité de cette méthode dans le contexte pomicole québécois. La lutte attracticide présente tout de même plusieurs caractéristiques avantageuses : quantité minimale d'insecticide utilisée, absence de dérive et de résidus sur les fruits, faible toxicité pour l'applicateur, l'environnement et la faune auxiliaire. Son application est cependant beaucoup plus laborieuse qu'un traitement conventionnel, particulièrement pour les pommiers de grande taille (gouttes appliquées à l'aide d'une longue perche). Par contre, la diminution significative du nombre de larves diapusantes de carpocapse obtenue en 2004, suite à l'utilisation de la lutte biologique à l'aide de trichogrammes, suggère que cette méthode de lutte pourrait représenter un outil prometteur dans la lutte contre le carpocapse en combinaison avec d'autres stratégies compatibles et complémentaires (Mills *et al.*, 2000). Des essais visant à optimiser la dose de trichogrammes introduits ainsi que le nombre de points de lâchers pourraient permettre de rendre l'utilisation de cette méthode plus accessible aux producteurs. Il faudrait alors inclure une parcelle ne

contenant que des lâchers de trichogrammes, afin de véritablement comparer les méthodes de lutte.

**Tableau 4. Comparaison de la dose utilisée, du coût estimé et du temps requis lors de l'utilisation de la lutte attracticide, de la lutte biologique à l'aide de lâchers inondatifs et de la lutte chimique contre le carpocapse.**

	<b>Lutte attracticide</b>	<b>Trichogrammes</b>	<b>Insecticides visant le carpocapse</b>
<b>Dose / application</b>	3000 gouttes/ha	1 million de trichogrammes /ha	2,2 L/ha
<b>Coût estimé / application</b>	100\$ /ha /application	115 à 180\$ /ha /application	73\$/ application
<b>Temps requis /ha / application</b>	3,5 à 5,5 heures	Environ 1 heure	0,5 à 0,75 heures
<b>Nombre d'applications par saison</b>	3	5	3
<b>Coût estimé par saison</b>	300\$	575\$ à 900\$	247\$
<b>Temps requis /ha/ saison</b>	10,5 à 16,5 heures	5 heures	1,5 à 2,25 heures

D'après le réseau pommier du Québec (<http://www.agrireseau.qc.ca/reseaupommier/>)

La lutte chimique traditionnelle est efficace pour lutter contre le carpocapse de la pomme et facile à appliquer. De plus, elle est souvent peu coûteuse comparée aux autres méthodes de lutte (Tab. 4). Cependant, les phénomènes de résistance aux insecticides et surtout les résidus toxiques pour l'environnement et la santé humaine en font une méthode de plus en plus critiquée. La lutte attracticide n'a pas montré une meilleure efficacité dans notre étude. Cette méthode est un peu plus chère par

application que la lutte chimique, mais surtout le temps requis pour l'application est supérieur à celui de la lutte chimique. De plus, dans notre étude, nous avons réalisé des applications pour couvrir toute la période potentielle des carpocapses mâles adultes. Un producteur de pommes devrait compléter ses applications par d'autres traitements insecticides contre les autres ravageurs, et également contre les maladies fongiques; alors qu'il peut utiliser des traitements insecticides contre plusieurs ravageurs simultanément. Par contre, la lutte biologique à l'aide de lâchers inondatifs de trichogrammes est assez rapide à appliquer et plusieurs lépidoptères ravageurs peuvent être ciblés, mais les coûts sont élevés. L'utilisation des trichogrammes pose le problème de l'impact des parasitoïdes sur les hôtes non ciblés et les autres insectes du verger. Or, cet impact négatif sera toujours moindre que l'utilisation des pesticides sur la population humaine.

Il existe d'autres méthodes de lutte en remplacement de la lutte chimique traditionnellement utilisée, tels que la confusion sexuelle, le piégeage de masse, les lâchers de mâles stériles ou le virus de la granulose (CpGV). L'efficacité de la méthode de lutte par confusion sexuelle dépend de multiples facteurs, comme le degré d'infestation, l'étendue de la culture et la présence éventuelle d'hôtes secondaires. Si la population visée est trop importante, les mâles parviennent tout de même à trouver les femelles. En revanche, une seule installation de diffuseurs permet d'éviter plusieurs traitements insecticides car le produit reste actif pendant plusieurs mois. Enfin, on connaît peu les conséquences éventuelles de cette méthode sur les lépidoptères non-ciblés. La méthode du piégeage de masse est surtout efficace si la phéromone est bien attractive et si la population du ravageur est assez basse (un traitement antérieur à l'insecticide est parfois nécessaire). La phéromone de synthèse ne doit pas être trop volatile pour que le piège soit efficace pendant plusieurs semaines. Il est également difficile d'ajuster la densité des pièges: si elle est trop forte, des insectes des zones adjacentes sont attirés, et si elle est trop faible, la lutte est inefficace. Dans le cas des lâchers de mâles stériles, l'irradiation des mâles pour les stériliser n'est pas sans effet sur eux. En effet, ils peuvent s'en trouver affaiblis et

peuvent alors ne pas être assez forts pour entrer en compétition avec les mâles sauvages. Le virus de la granulose du carpocapse de la pomme (CpGV) est un moyen de lutte efficace et spécifique, permettant de réduire l'impact environnemental. Cependant, cet insecticide microbiologique fait craindre l'apparition de carpocapses résistants au CpGV. Des analyses de laboratoire conduites sur échantillons prélevés dans une vingtaine de localités confirment la perte de sensibilité au virus de populations soumises à une sélection continue depuis plus de dix ans (Sauphanor *et al.*, 2006). Parmi toutes ces techniques évoquées (lutte attracticide, lâchers inondatifs, confusion sexuelle, piégeage de masse, mâles stériles, CpGV), aucune n'est aussi efficace et facile à appliquer que les insecticides. De plus, toutes ces techniques doivent être couplées à d'autres techniques et à l'utilisation des pesticides. Elles peuvent cependant permettre de réduire leurs utilisations. Pour le producteur, les coûts correspondent au facteur le plus important. Les changements de mentalité des consommateurs peuvent les inciter à changer.

Dans le second chapitre, nous avons étudié les facteurs déterminants le parasitisme de *T. minutum* face à deux hôtes dans un même milieu, mais exploitant des habitats différents et ayant une stratégie de ponte très différente (2-3 œufs isolés versus une ooplaque de plus de 100 œufs). En effet, il est intéressant de vérifier si les deux ravageurs, le carpocapse et la TBO, peuvent être contrôlés de manière simultanée. Mais il faut également vérifier si la présence d'un ravageur tel que la TBO peut diminuer le contrôle du ravageur ciblé, soit le carpocapse. Le cycle biologique d'un insecte parasitoïde est une succession d'étapes (Bouletreau, 1988). Avant l'oviposition, les étapes dépendent de l'activité de la femelle adulte. Les comportements qui conduisent à la découverte de l'hôte, à son inspection, son acceptation et son infestation sont influencés par des substances chimiques provenant de l'habitat (synomones) ou de l'hôte (kairomones). Chacune de ces étapes peut être répétée jusqu'à ce qu'un hôte acceptable soit découvert. Une fois qu'une femelle a trouvé un hôte acceptable, elle doit franchir les barrières immunitaires et

physiologiques entre le parasitoïde et son hôte. S'il y a adéquation, la larve se développe et un nouveau parasitoïde émerge de l'hôte. Cependant, en cas d'échec à cette étape, le parasitoïde meurt et entraîne parfois la mort de l'hôte. Nos résultats ont montré qu'une femelle *T. minutum* va se déplacer dans un pommier indifféremment entre le site de ponte du carpocapse et celui de la TBO. Elle va également pondre dans tous les hôtes acceptables qu'elle va rencontrer. Mais, sa valeur adaptative sera plus élevée si elle pond dans des oeufs de carpocapse plutôt que dans des œufs de TBO. Ainsi, les femelles *T. minutum* seront capables de parasiter les œufs de carpocapse et de TBO lors d'un lâcher inondatif en verger de pommiers. Nos résultats nous ont appris qu'un pommier est un habitat et donc les femelles vont se déplacer à la recherche d'hôtes potentiels sans être attirées par le site de ponte d'un hôte plus profitable. Son but est de pondre tout son stock d'œufs avant la fin de sa vie et il est plus profitable pour elle de pondre dans des hôtes de qualité médiocre plutôt que de mourir avec une partie de son stock d'œufs. Ainsi, elle devrait pondre dans tous les hôtes acceptables qu'elle va rencontrer et être moins sélective avec l'âge (Garcia *et al.*, 2001).

Dans un verger de pommiers, on retrouve plusieurs espèces de tordeuses responsables de dommages. Ainsi, outre le carpocapse de la pomme et la TBO, on peut retrouver le petit carpocapse (*Grapholita prunivora* Walsh), la livrée d'Amérique (*Malacosoma americanum* Fabricius) la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner), la tordeuse à bandes rouges (*Argyrotaenia velutinana* Walker), la tordeuse du pommier (*Archips argyrospilus* Walker) et la tordeuse pâle du pommier (*Pseudexentera mali* Freeman). Dans notre étude, une femelle *T. minutum* est capable de parasiter des œufs de carpocapse de la pomme et de TBO. Dans la nature, elle va rechercher des hôtes dans un pommier et va parasiter tous les hôtes capables d'être parasités. Donc, un lâcher inondatif de parasitoïdes trichogrammes va permettre de lutter contre un ravageur ciblé, mais également de contribuer au contrôle des autres ravageurs présents au moment du lâcher, notamment les Tortricidae.

Dans le troisième chapitre, l'objectif était d'évaluer la susceptibilité à la prédation d'œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) parasités par *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) lors de lâchers inondatifs dans un verger de pommiers. Nos résultats ont montré que la prédation des œufs parasités par *T. minutum* sur trichocartes peut affecter significativement le taux d'émergence. Parmi les prédateurs retrouvés sur les trichocartes, les acariens prédateurs du genre *Balaustium* sp. (Acarina: Erythraeidae) étaient les plus communs en juin, et ont ensuite été remplacés par les fourmis en juillet. Les autres prédateurs retrouvés, araignées, chrysopes et forficules, étaient peu nombreux sur les trichocartes. Le facteur de mortalité le plus important était l'avortement des œufs parasités, suivi par la perte due à la prédation et enfin celle due aux facteurs abiotiques. Ainsi, on peut observer de la prédation intraguilde sur les œufs d'*E. kuehniella* parasités par *T. minutum* par les prédateurs retrouvés en verger. Notre étude a montré que cette perte pouvait être importante sur les trichocartes et doit être prise en compte par le producteur lors de la mise en place de cette méthode de lutte dans un verger. La prédation intraguilde peut également intervenir dans l'autre sens, c'est-à-dire lorsque les parasitoïdes adultes vont attaquer les œufs des autres ennemis naturels présents dans le verger. En effet, les parasitoïdes du genre *Trichogramma* sont capables de parasiter des œufs de prédateurs, tels que ceux de Chrysopidae, de Syrphidae et de Coccinellidae. Lors d'un lâcher inondatif de trichogramme, le très grand nombre de parasitoïdes relâchés peut ainsi avoir un impact important sur les populations de prédateurs dont les œufs sont acceptables.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- AliNiasee, M.T. 1986. Seasonal history, adult flight activity, and damage of the obliquebanded leafroller, *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae), in filbert orchards. *Canadian Entomologist*, 118: 353-361.
- Al Rouechdi, K. et J. Voegelé. 1981. Prédation des trichogrammes par les chrysopides. *Agronomie*, 1: 187-189.
- Altieri, M.A., S. Annamalai, K.P. Katiyar et R.A. Flath. 1982. Effects of plant extracts on the rates of parasitization of *Anagasta kuehniella* (Lep.: Pyralidae) eggs by *Trichogramma pretiosum* (Hym.: Trichogrammatidae) under greenhouse conditions. *Entomophaga*, 27: 431-438.
- Andow, D.A. et D.R. Prokrym. 1990. Plant structural complexity and host-finding by a parasitoid. *Oecologia*, 82: 162-165.
- Arthur, A.P. 1967. Influence of position and size of host shelter on host-searching by *Itoplectis conquisitor* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Canadian Entomologist*, 99: 877-886.
- Audemard, H. 1991. Population dynamics of the codling moth, pp. 329-338. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis, eds. 1991. Tortricid pests: their biology, natural enemies and control. *World crop pests. Volume 5.* Amsterdam, Elsevier. 808p.
- Babendreier, D., M. Rostas, M.C.J. Höfte, S. Kuske et F. Bigler. 2003. Effects of mass releases of *Trichogramma brassicae* on predatory insects in maize. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108: 115-124.
- Bai, B., R.F. Luck, L. Forster, B. Stephens et J.A.M. Janssen. 1992. The effect of host size on quality attributes of the egg parasitoid, *Trichogramma pretiosum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64: 37-48.
- Barnes, M.M. 1991. Codling moth occurrence, host race formation, and damage, pp. 313-328. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis, eds. 1991. Tortricid pests: their biology, natural enemies and control. *World crop pests. Volume 5.* Amsterdam, Elsevier. 808p.

Beckage, N.E. et L.M. Riddiford. 1983. Growth and development of the endoparasitic wasp *Apanteles congregatus*: dependence on host nutrient status and parasite load. *Physiological Entomology*, 8: 231-241.

Bennett, D.M. et A.A. Hoffmann. 1998. Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Animal Ecology*, 67: 580-591.

Benoit, M. et J. Voegelé. 1979. Choix de l'hôte et comportement trophique des larves de *Trichogramma evanescens* (Hym.: Trichogrammatidae) en fonction du développement embryonnaire de *Ephestia kuehniella* et *Ostrinia nubilalis* (Lep.: Pyralidae). *Entomophaga*, 24: 199-207.

Berry, J.H. 1978. Pesticides and energy utilization. Presented at Annu. Meet. Am. Assoc. Adv. Sci., Washington, DC. Dans Knight, A.L. et G.W. Norton. 1989. Economics of agricultural pesticide resistance in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 34: 293-313.

Bigler, F., M. Bieri, A. Fritschy et K. Seidel. 1988. Variation in locomotion between laboratory strains of *Trichogramma maidis* and its impact on parasitism of *Ostrinia nubilalis* in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 49: 283-290.

Bjorksten, T.A. et A.A. Hoffmann. 1995. Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 76: 49-58.

Bjorksten, T.A. et A.A. Hoffmann. 1998. Plant cues influence searching behaviour and parasitism in the egg parasitoid *Trichogramma* nr. *brassicae*. *Ecological Entomology*, 23: 355-362.

Boivin, G. 1999. La recherche sur les entomophages : état de la situation. *Annales de la Société Entomologique de France*, 35: 348-355.

Boivin, G. et M. Lagacé. 1999. Effet de la taille sur la fitness de *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 35: 371-378.

Boivin, G. et J. Brodeur. 2006. Intra- and interspecific interactions among parasitoids: mechanisms, outcomes and biological control, pp. 123-144. Dans Brodeur, J. et G. Boivin, eds. 2006. *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer. 249p.

- Boldt, P.E., N. Marston et W.A. Dickerson. 1973. Differential parasitism of several species of lepidopteran eggs by two species of *Trichogramma*. *Environmental Entomology*, 2: 1121-1122.
- Bouletreau, M. 1988. Parasitisme et génétique dans le monde des insectes. *Pour la Science*, 123 : 78-87.
- Bourchier, R.S. et S.M. Smith. 1996. Influence of environmental conditions and parasitoid quality on field performance of *Trichogramma minutum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80: 461-468.
- Bouskila, A., I.C. Robertson, M.E. Robinson, B.D. Roitberg, B. Tenhumberg, A.J. Tyre et E. van Randen. 1995. Submaximal oviposition rates in a mymarid parasitoid: choosiness should not be ignored. *Ecology*, 76: 1990-1993.
- Brodeur, J. et L.E.M. Vet. 1995. Relationships between parasitoid host range and host defence: a comparative study of egg encapsulation in two related parasitoid species. *Physiological Entomology*, 20: 7-12.
- Brower, J.H. 1975. *Plodia interpunctella*: effect of sex ratio on reproductivity. *Annals of the Entomological Society of America*, 68: 847-851.
- Brower, J.H. 1983. Eggs of stored-product lepidoptera as hosts for *Trichogramma evanescens* (Hym.: Trichogrammatidae). *Entomophaga*, 28: 355-362.
- Brower, J.H. et J.W. Press. 1988. Interactions between the egg parasite *Trichogramma pretiosum* (Hym.: Trichogrammatidae) and a predator, *Xylocoris flavipes* (Hem.: Anthocoridae) of the almond moth *Cadra cautella* (Lep.: Pyralidae). *Journal of Entomological Science*, 23: 342-349.
- Bull, D.L. et V.S. House. 1983. Effects of different insecticides on parasitism of host eggs by *Trichogramma pretiosum* Riley. *Southwestern Entomologist*, 8: 46-53.
- Chan, M.S. et H.C.J. Godfray. 1993. Host-feeding strategies of parasitoid wasps. *Evolutionary Ecology*, 7: 593-604.
- Chapman, P.J., S.E. Lienk et R.W. Dean. 1968. Bionomics of *Choristoneura rosaceana*. *Annals of the Entomological Society of America*, 61: 285-290.

Chapman, P.J. et S.E. Lienk. 1971. Tortricid fauna of apple in New York; including an account of apples' occurrence in the State, especially as a naturalized plant. New York State Agricultural Experiment Station, Geneva, Special Publication, 122pp. *Dans* Weires, R. et H. Riedl. 1991. Other tortricids on pome and stone fruits: North American species, pp. 413-434. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis. 1991. Tortricid pests: their biology, natural enemies and control. World crop pests. Volume 5. Amsterdam, Elsevier. 808p.

Charmillot, P.J., D. Pasquier, A. Scalco et D. Hofer. 1996. Essais de lutte contre le carpocapse *Cydia pomonella* L. par un procédé attracticide. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 69 : 431-439. *Dans* Charmillot, P.J., D. Hofer et D. Pasquier. 2000. Attract and kill: a new method for control of the codling moth *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 211 – 216.

Charmillot, P.J. et D. Hofer. 1997. Control of codling moth, *Cydia pomonella* L., by an attract and kill formulation. *IOBC wprs Bulletin*, 20: 139-140.

Charmillot, P.J., D. Pasquier, A. Scalco et D. Hofer. 1997. Lutte contre le carpocapse *Cydia pomonella* L. par un procédé attracticide. *Revue Suisse de Viticulture, Arboriculture, Horticulture*, 29 : 111-117. *Dans* Charmillot, P.J., D. Hofer et D. Pasquier. 2000. Attract and kill: a new method for control of the codling moth *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 211 – 216.

Charmillot, P.J., D. Hofer et D. Pasquier. 2000. Attract and kill: a new method for control of the codling moth *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: 211 – 216.

Charnov, E.L. et S.W. Skinner. 1985. Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions. *Environmental Entomology*, 14: 383-391.

Charnov, E.L., R.L. Los-den Hartogh, T. Jones et J. van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in a patchy environment. *Nature*, 289: 27-33.

Chesson, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59: 211-215.

Chouinard, G. 2001. Guide de gestion intégrée des ennemis du pommier. Centre de référence en agriculture et agroalimentaire du Québec, Québec, 234 p.

Clausen, C.P. 1939. The effect of host size upon the sex ratio of hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonization. *Journal of the New York Entomological Society*, 47: 1-9.

- Cloutier, C. et C. Cloutier. 1992. Les solutions biologiques de lutte pour la répression des insectes et acariens ravageurs des cultures, pp. 19-88. Dans Vincent, C. et D. Coderre, eds. 1992. La lutte biologique. Gaëtan Morin éditeur. 671p.
- Colfer, R.G. et J.A. Rosenheim. 2001. Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia*, 126: 292-304.
- Collier, T.R. 1995. Adding physiological realism to dynamic state variable models of parasitoid host-feeding. *Evolutionary Ecology*, 9: 217-235.
- Corbet, P.S. et R.F. Smith. 1971. Integrated control: a realistic alternative to misuse of pesticides?, pp. 377-394. Dans Huffaker, C.B., ed. 1979. *Biological Control*, Plenum, New York. 511p.
- Cornell, H. et D. Pimentel. 1978. Switching in the parasitoid *Nasonia vitripennis* and its effects on host competition. *Ecology* 59: 297-308.
- Corrigan, J.E. et J.E. Laing. 1994. Effects of the rearing host species and the host species attacked on performance by *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 23: 755-760.
- Cossentine, J.E., J. Lemieux et Y. Zhang. 1996. Comparative host suitability of viable and nonviable codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) eggs for parasitism by *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 25: 1052-1057.
- Croft, B.A. et H.W. Riedl. 1991. Chemical control and resistance to pesticides of the codling moth. Dans Van der Geest, L.P.S. et Evenhuis, H.H., eds. *World Crop Pests*, Vol. 5. Tortricid Pests: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier Press, Amsterdam: 371-387.
- Daniel, W.W. 1990. *Applied nonparametric statistics*. Second edition. PWS-KENT Publishing Compagny. 656p.
- Ding, D, P.D. Swedenborg et R.L. Jones. 1989. Chemical stimuli in host-seeking behaviour of *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 82: 232-236.
- Doutt, R.L., D.P. Annecke et E. Tremblay. 1971. Biology and host relationships of parasitoids, pp. 377-394. Dans Huffaker, C.B., ed. 1979. *Biological Control*. Plenum, New York. 511p.

- Doyon, J. et G. Boivin. 2005. The effect of development time on the fitness of female *Trichogramma evanescens*. *Journal of Insect Science*, 5: 5pp.
- Drost, Y.C. et R.T. Cardé. 1992. Influence of host deprivation on egg load and oviposition behavior of *Brachymeria intermedia*, a parasitoid of gypsy moth. *Physiological Entomology*, 17: 230-234.
- Drost, Y.C., W.J. Lewis et J.H. Tumlinson. 1988. Beneficial arthropod behaviour mediated by airborne semiochemicals. V. Influence of rearing methods, host plant, adult experience on host searching behaviour of *Microplitis croceipes* (Cresson), a parasitoid of *Heliothis*. *Journal of Chemical Ecology*, 14: 1607-1616.
- Drost, Y.C., W.J. Lewis, P.O. Zanen et M.A. Keller. 1986. Beneficial arthropod behaviour mediated by airborne semiochemicals. I. Flight behaviour and influence of pre-flight handling of *Microplitis croceipes*. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 1247-1262.
- Ebbinghaus, D., P.M. Lösel, J. Romeis, M.G. Cianciulli-Teller, H. Leusch, R. Olszak, Z. Pluciennik et J. Scherckenbeck. 2001. Appeal: efficacy and mode of action of attract and kill for codling moth control. *IOBC wprs Bulletin*, 24: 95-99.
- Eggleton, P. et K.J. Gaston. 1990. « Parasitoid » species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? *Oikos*, 59: 417-421.
- Eidmann, H. 1934. Zur Kenntnis der Eiparasiten der Forleule insbesondere über die Entwicklung und Ökologie von *Trichogramma minutum* Riley. *Mitteilungen Fortwirtschaft und Fortwissenschaft*, 5: 56-77. *Dans* Schmidt, J.M. 1994. Host recognition and acceptance by *Trichogramma*, pp. 165-200. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds.. *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford. 285p.
- Elzen, G.W., H.J. Williams et S.B. Vinson. 1984. Role of diet in host selection of *Heliothis virescens* by parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Chemical Ecology*, 10: 1535-1541.
- Falcon, L.A. et J. Huber. 1991. Biological control of the codling moth, pp. 355-370. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis, eds. 1991. *Tortricid pests : their biology, natural enemies and control*. World crop pests. Volume 5. Amsterdam, Elsevier. 808p.
- Fergusson, K.I. et P. Stiling. 1996. Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*, 108: 375-379.

- Ferro, D.N., R.R. Sluss et T.P. Bogyo. 1975. Factors contributing to the biotic potential of the codling moth, *Laspeyresia pomonella* (L.), in Washington. *Environmental Entomology*, 4: 385-391.
- Flanders, S.E. 1935. Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma*. *Pan-Pacific Entomology*, 11: 175-177.
- Flanders, S.E. 1937. Habitat selection of *Trichogramma*. *Annals of the Entomological Society of America*, 30: 208-210.
- Flanders, S.E. 1965. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. *American Naturalist*, 99: 489-494.
- Fournier, F. et G. Boivin. 2000. Comparative dispersal of *Trichogramma evanescens* and *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in relation to environmental conditions. *Environmental Entomology*, 29: 55-63.
- Frazer, B.D. et R.R. McGregor. 1994. Searching behaviour of adult female coccinellidae (Coleoptera) on stem and leaf models. *Canadian Entomologist*, 126: 389-399.
- Garcia, P.V., E. Wajnberg, M.L.M. Oliveira et J. Tavares. 2001. Is the parasitization capacity of *Trichogramma cordubensis* influenced by the age of the females? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98 : 219-224.
- Geier, P.W. 1963. The life history of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae), in the Australian capital territory. *Australian Journal of Zoology*, 11: 323-367.
- Geitznauer H.L. et E.A. Bernays. 1996. Plant effects on prey choice by a vespid wasp, *Polistes arizonensis*. *Ecological Entomology*, 21: 227-234.
- Gingras, D. 2001. Effect of plant structure on host searching behaviour of the egg parasitoid *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on artificial and natural plants. PhD thesis, Dept. Natural Resource Sciences, McGill University, Canada.
- Gingras, D. et G. Boivin. 2002. Effect of plant structure, host density and foraging duration on host finding by *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 31: 1153-1157.
- Godfray, H.C.J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press. 488p.

- Grasswitz, T.R. et B.D. Reese. 1998. Biology and host selection behaviour of the aphid hyperparasitoid *Alloxysta victrix* in association with the primary parasitoid *Aphidius colemani* and the host aphid *Myzus persicae*. *Biocontrol*, 43: 261-271.
- Greany, P.D., S.B. Vinson et W.J. Lewis. 1984. Finding new opportunities for biological control. *Bioscience*, 34: 690-96.
- Green, R.F., G. Gordh et B.A. Hawkins. 1982. Precise sex ratios in highly inbred parasitic wasps. *American Naturalist*, 120: 653-665.
- Grevstad, F.S. et B.W. Klepetka. 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*, 92: 399-404.
- Gut, L.J. et J.F. Brunner. 1998. Pheromone-based management of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in Washington apple orchards. *Journal of Agricultural Entomology*, 15: 387-405.
- Hagley, E.A.C. 1972. Observations on codling moth longevity and egg hatchability. *Environmental Entomology*, 1: 123-125.
- Hagley, E.A.C., J.F. Bronskill et E.J. Ford. 1980. Effect of the physical nature of leaf and fruit surfaces on oviposition by the codling moth, *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Canadian Entomologist*, 112: 503-510.
- Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477-488.
- Hassan, S.A. 1989. Selection of suitable *Trichogramma* strains to control the codling moth *Cydia pomonella* and the two summer fruit tortrix moths *Adoxophyes orana*, *Pandemis heparana* (Lep.: Tortricidae). *Entomophaga*, 34: 19-27.
- Hathaway, D.O., A.E. Clift et B.A. Butt. 1971. Development and fecundity of codling moths reared on artificial diets or immature apples. *Journal of Economic Entomology*, 64: 1088-1090.
- Hathaway, D.O., L.V. Lydin, B.A. Butt et L.J. Morton. 1973. Monitoring mass rearing of the codling moth. *Journal of Economic Entomology*, 66: 390-393.
- Heimpel, G.E. et J.A. Rosenheim. 1995. Dynamic host feeding by the parasitoid *Aphytis melinus*: the balance between current and future reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 64: 153-167.

- Heimpel, G.E. et T.R. Collier. 1996. The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 71: 373-400.
- Heimpel, G.E., J.A. Rosenheim et M. Mangel. 1996. Egg limitation, host quality, and the dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology*, 77: 2410-2420.
- Hendricks, D.E. 1967. Effect of wind on dispersal of *Trichogramma semifumatum*. *Journal of Economic Entomology*, 60: 1367-1373.
- Hilker, M. et J. McNeil. 2008. Chemical and behavioral ecology in insect parasitoids: how to behave optimally in a complex odorous environment, pp. 92-112. *Dans* Wajnberg, E., C. Bernstein et J.J.M. van Alphen, eds. 2008. Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. Blackwell Publishing. 445p.
- Hirose, Y., H. Kimoto et K. Hiehata. 1976. The effect of host aggregation on parasitism by *Trichogramma papilionis* Nagarkatti (Hym.: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of *Papilio xuthus* L. (Lepid.: Papilionidae). *Applied Entomology and Zoology*, 11: 116-125.
- Houseweart, M.W., S.G. Southard et D.T. Jennings. 1982. Availability and acceptability of spruce budworm eggs to parasitism by the egg parasitoid, *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Canadian Entomologist*, 114: 657-666.
- Houston, A., C. Clark, J. McNamara et M. Mangel. 1988. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature*, 332: 29-34.
- Howarth, F.G. 1991. Environmental impacts of classical biological control. *Annual Review of Entomology*, 36: 485-509.
- Howell, J.F. 1991. Reproductive biology, pp. 157-174. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis, eds. 1991. Tortricid pests : their biology, natural enemies and control. World crop pests. Volume 5. Amsterdam, Elsevier. 808p.
- Howell, J.F., A.L. Knight, T.R. Unruh, D.F. Brown, J.L. Krysan, C.R. Sell et P.A. Kirsch. 1992. Control of codling moth in apple and pear with sex pheromone-mediated mating disruption. *Journal of Economic Entomology*, 85: 918-925.
- Howell, J.F., R.S. Schmidt, D.R. Horton, S.U.K. Khattak et L.D. White. 1990. Codling moth: male moth activity in response to pheromone lures and pheromone

baited traps at different elevations within and between trees. *Environmental Entomology*, 19: 573–577.

Howse, P., I. Stevens et O. Jones. 1998. Insect pheromones and their use in pest management. Chapman et Hall, London. *Dans* Ebbinghaus, D., P.M. Lösel, J. Romeis, M.G. Cianciulli-Teller, H. Leusch, R. Olszak, Z. Pluciennik et J. Scherckenbeck. 2001. Appeal: efficacy and mode of action of attract and kill for codling moth control. *IOBC wprs Bulletin*, 24: 95-99.

Iwasa, Y., Y. Suzuki et M. Hiroyuki. 1984. Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effects of mortality and limited egg number. *Theoretical Population Biology*, 26: 205-227.

Jackson, D.M. 1979. Codling moth egg distribution on unmanaged apple trees. *Annals of the Entomological Society of America*, 72: 361-368.

Jervis, M.A., G.E. Heimpel, P.N. Ferns, J.A. Harvey et N.A. Kidd. 2001. Life history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of ovigeny. *Journal of Animal Ecology*, 70:442–458.

Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.

Jones, W.T. 1982. Sex ratio and host size in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 207-210.

Kaiser, L., M.H. Pham-Delegue et C. Masson. 1989. Behavioural study of plasticity in host preferences of *Trichogramma maidis* (Hym.: Trichogrammatidae). *Physiological Entomology*, 14: 53-60.

Keller, M.A., W.J. Lewis et R.E. Stinner. 1985. Biological and practical significance of movement by *Trichogramma* species : a review. *Southwestern Entomologist*, 8: 138-155.

Kester, K.M. et P. Barbosa. 1991. Post-emergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera : Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 4: 727-742.

Klomp, H. et B.J. Teerink. 1962. Host selection and number of eggs per oviposition in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* Htg. *Nature*, 195: 1020-1021.

- Klomp, H., B.J. Teerink et W.C. Ma. 1980. Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* (Hym., Trichogrammatidae): a matter of learning and forgetting. *Netherlands Journal of Zoology*, 30: 254-277.
- Knight, A.L. et G.W. Norton. 1989. Economics of agricultural pesticide resistance in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 34: 293-313.
- Knowlton, G.F. et M.W. Allen. 1937. Obliquebanded leafroller, a dewberry pest in Utah. *Journal of Economic Entomology*, 30: 780-785.
- Krazmer, D.J. et R.F. Luck. 1990. Female body size, fitness and biological control quality : field experiments with *Trichogramma pretiosum*, pp. 37-40. *Dans* E. Wajnberg et S.B. Vinson, eds. *Trichogramma* and other egg parasitoids : 3rd international symposium, 23-27 September, 1990, San Antonio, TX. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- Krupke, C.H., B.D. Roitberg et G.J.R. Judd. 2002. Field and laboratory responses of male codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) to a pheromone-based attract-and-kill strategy. *Environmental Entomology*, 31: 189-197.
- Laing, J. 1937. Host-finding by insect parasites. I. Observations on the findings of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*, 6: 298-317.
- Lanier, G.N. 1990. Principle of attraction-annihilation: mass trapping and other means, pp. 25-45. *Dans* Ridgway, R.L., R.M. Silverstein et M.N. Inscoe, eds. 1990. Behavior-modifying chemicals for insect management, applications of pheromones and other affectants. Marcel Dekker, New York. *Dans* Nansen, C. et T.W. Phillips. 2004. Attractancy and toxicity of an attracticide for indianmeal moth, *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 97: 703-710.
- Legner, E.F. 1969. Adult emergence interval and reproduction in parasitic Hymenoptera influences by host size and density. *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 220-226.
- Lewis, W.J. et L.M. Redlinger. 1969. Suitability of eggs of the almond moth, *Cadra cautella*, of various ages for parasitism by *Trichogramma evanescens*. *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 1482-1484.

- Lewis, W.J., R.L. Jones, D.A. Nordlund et H.R.J. Gross. 1975. Kairomones and their use for management of entomophagous insects: II Mechanisms causing increase in rate of parasitization by *Trichogramma* spp. *Journal of Chemical Ecology*, 1: 349-360.
- Li, L.Y. 1994. Worldwide use of *Trichogramma* for biological control on different crops: a survey, pp. 37-54. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds. 1994. *Biological control with egg parasitoids*, CAB International, Wallingford. 285p.
- Loke, W.H., T.R. Ashley et R.I. Sailer. 1983. Influence of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae and corn plant damage on host finding in *Apanteles marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 12: 911-915.
- Lopez, J.D. et R.K. Morrison. 1985. Parasitization of *Heliothis* spp. eggs after augmentative releases of *Trichogramma pretiosum* Riley. *Southwestern Entomologist*, 8: 110-138.
- Lösel, P.M., R.P.J. Potting, D. Ebbinghaus et J. Scherkenbeck. 2002. Factors affecting the field performance of an attracticide against the codling moth *Cydia pomonella*. *Pest Management Science*, 58: 1029-1037.
- Lösel, P.M., G. Penners, R.P.J. Potting, D. Ebbinghaus, A. Elbert, et J. Scherkenbeck. 2000. Laboratory and field experiments towards the development of an attract and kill strategy for the control of codling moth *Cydia pomonella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95: 39-46.
- Lukianchuk, J.L. et S.M. Smith. 1997. Influence of plant structural complexity on the foraging success of *Trichogramma minutum*: a comparison of search on artificial and foliage models. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 84: 221-228.
- Lynch, L.D., H.M.T. Hokkanen, D. Babendreier, F. Bigler, G. Burgio, Z.H. Gao, S. Kuske, A. Loomans, I. Menzler-Hokkanen, M.B. Thomas, G. Tomasini, J.K. Waage, J.C. Van Lenteren et Q.Q. Zeng. 2001. Insect biological control and non-target effects: a European perspective, p. 99-125. *Dans* Wajnberg, E., J.K. Scott, et P.C. Quimby, eds. 2001. *Evaluating indirect ecological effects of biological control*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 288p.
- Mackauer, M. et W. Völkl. 1993. Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour or hyperparasitism limit impact? *Oecologia*, 94: 339-350.

- MacLellan, C.R. 1962. Mortality of codling moth eggs and young larvae in an integrated control orchard. *Canadian Entomologist*, 94: 655-666.
- MacLellan, C.R. 1969. Enemies of the codling moth. *Canadian Agriculture*, 14: 26-27.
- MacLellan, C.R. 1972. Codling moth populations under natural, integrated, and chemical control on apple in Nova Scotia (Lepidoptera: Olethreutidae). *Canadian Entomologist*, 104: 1397-1404.
- MacLellan, C.R. 1976. Suppression of codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) by sex pheromone trapping of males. *The Canadian Entomologist*, 108 : 1037-1040.
- Mangel, M. 1987a. Modeling behavioural decisions of insects. *Lecture Notes in Biomathematics*, 73: 1-18.
- Mangel, M. 1987b. Oviposition site selection and clutch size in insects. *Journal of Mathematical Biology*, 25: 1-22.
- Mangel, M. 1989. Evolution of host selection in parasitoids: does the state of the parasitoid matter? *American Naturalist*, 133: 688-705.
- Mangel, M., J.A. Rosenheim et F.R. Adler. 1994. Clutch size, offspring performance, and inter-generational fitness. *Behavioral Ecology*, 5: 412-417.
- Manly, B.F.J., L.L. McDonald et D.L. Thomas. 1993. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Chapman et Hall, London. 177p.
- Mansfield, S. et N.J. Mills. 2004. A comparison of methodologies for the assessment of host preference of the gregarious egg parasitoid *Trichogramma platneri*. *Biological Control*, 29: 332-340.
- Marston, N. et L.R. Ertle. 1969. Host age and parasitism by *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 1476-1482.
- McCall, P.J., T.C.J. Turlings, W.J. Lewis et J.H. Tumlinson. 1993. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* Cresson (Braconidae: Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior*, 6: 625-639.
- McDougall, S.J. et N.J. Mills. 1997. Dispersal of *Trichogramma platneri* Nagarkatti (Hym., Trichogrammatidae) from point-source releases in an apple orchard in California. *Journal of Economic Entomology*, 121: 205-209.

- Metcalf, C.L., W.P. Flint, et R.L. Metcalf. 1962. Destructive and useful insects; their habits and control. McGraw-Hill Book Company. Toronto. 1087pp.
- Meyhöfer, R., et D. Hindayana. 2000. Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 115-122.
- Mills, N.J. et K.P. Carl. 1991. Natural enemies and pathogens. Parasitoids and predators, pp. 235-252. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis, eds. 1991. Tortricid pests: their biology, natural enemies and control. World crop pests. Volume 5. Amsterdam, Elsevier. 808p.
- Mills, N., C. Pickel, S. Mansfield, S. McDougall, R. Buchner, J. Caprile, J. Edstrom, R. Elkins, J. Hasey, K. Kelley, B. Krueger, B. Olson et R. Stocker. 2000. Mass releases of *Trichogramma* wasps can reduce damage from codling moth. *California Agriculture*, 54: 22-25.
- Minkenbergh, O.P.J.M., M. Tatar et J.A. Rosenheim. 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behaviour. *Oikos*, 65: 134-142.
- Morris, T.I., W.O.C. Symondson, N.A.C. Kidd et M. Campos. 1999. Las arañas y su incidencia sobre *Prays oleae* en el olivar. *Boletín Sanidad Vegetal Plagas*, 25: 475-489.
- Mueller, T.F. 1983. The effect of plants on the host relations of a specialist parasitoid of *Heliothis* larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 34: 78-84.
- Nansen, C. et T.W. Phillips. 2004. Attractancy and toxicity of an attracticide for indianmeal moth, *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 97: 703-710.
- Noldus, L.P.J.J. 1989. Semiochemicals, foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control. *Journal of Applied Entomology*, 108: 425-451.
- Nordlund, D.A. 1994. Habitat location by *Trichogramma*, pp. 155-164. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds. 1994. Biological control with egg parasitoids. CAB International, Wallingford. 285p.
- Nordlund, D.A. et C.E. Sauls. 1981. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. *Journal of Chemical Ecology*, 7: 1057-1061.

- Norlund, D.A., R.B. Chalfant et W.J. Lewis. 1984. Response of *Trichogramma pretiosum* to extracts of two plants attacked by *Heliothis zea*. *Agricultural Ecosystems and Environment*, 12: 127-133.
- Oliveira, H.N., P. De Clercq, J.C. Zanuncio, D. Pratisoli et E.P. Peduzzi. 2004. Nymphal development and feeding preference of *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) on eggs of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) parasitised or not by *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Brazilian Journal of Biology*, 64: 459-463.
- Olkowski, W. et A. Zhang. 1990. *Trichogramma* – a modern day frontier in biological control. *IPM Practitioner*, 12: 1-28.
- Pak, G.A. 1986. Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp.: a review of the literature on host-age selection. *Journal of Applied Entomology*, 101: 55-64.
- Pak, G.A. et E.R. Oatman. 1982. Biology of *Trichogramma brevicapillum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 32: 61–67.
- Parker, G.A. et S.P. Courtney. 1984. Models of clutch size in insect oviposition. *Theoretical Population Biology*, 26: 27-48.
- Pavlik, J. 1993. The size of the female and quality assessment of mass-reared *Trichogramma* spp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 66: 171-177.
- Pereira, J.A., A. Bento, J.E. Cabanas, L.M. Torres, A. Herz et S.A. Hassan. 2004. Ants as predators of the egg parasitoid *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) applied for biological control of the olive moth, *Prays oleae* (Lepidoptera: Plutellidae) in Portugal. *Biocontrol Science and Technology*, 14: 653-664.
- Phillips, T.W., P.M. Cogan et H.Y. Fadamiro. 2000. Pheromones, pp. 273-302. *Dans* Subramanyam B. et D.W. Hagstrum, eds. 2000. *Alternatives to pesticides in stored-product IPM*. Kluwer Academic Publishers, Boston. *Dans* Nansen, C. et T.W. Phillips. 2004. Attractancy and toxicity of an attracticide for indianmeal moth, *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 97: 703-710.
- Pinto, J.D. et R. Stouthamer. 1994. Systematics of the Trichogrammatidae with emphasis on *Trichogramma*, pp. 1-36. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds. *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford. 285p.

- Plourde, D.F., H.F. Goonewardene et W.F. Kwolek. 1985. Pubescence as a factor in codling moth, oviposition, and fruit entry in five apple selections. *HortScience*, 20: 82-84.
- Polis, G.A., C.A. Myers et R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 297-330.
- Powell, J.A. 1964. Biological and taxonomic studies on tortricine moths, with reference to the species in California. University of California Publications in Entomology, University of California Press, Berkeley/Los Angeles, 32: 311pp. *Dans* Weires, R. et H. Riedl. 1991. Other tortricids on pome and stone fruits: North American species, pp. 413-434. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis. 1991. Tortricid pests: their biology, natural enemies and control. World crop pests. Volume 5. Amsterdam, Elsevier. 808p.
- Proverbs, M.D., J.R. Newton et C.J. Campbell. 1982. Codling moth: a pilot program of control by sterile insect release in British Columbia. *The Canadian Entomologist*, 114: 363-376.
- Putman, W.L. 1963. The codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae): a review with special reference to Ontario. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario*, 93: 22-60.
- Quednau, W. 1955. Über einige neue *Trichogramma*-Wirte und ihre Stellung im Wirt-Parasit-Verhältnis. Ein Beitrag zur Analyse des Parasitismus bei Schlupfwespen. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes Systematik, Braunschweig*, 7: 145-148. *Dans* Schmidt, J.M. 1994. Host recognition and acceptance by *Trichogramma*, pp.165-200. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds. 1994. Biological control with egg parasitoids. CAB International, Wallingford. 285p.
- Rabb, R.L., R.E. Stinner et R. van den Bosch. 1976. Conservation and augmentation of natural enemies, pp. 233-254. *Dans* Huffaker, C.B. et P.S. Messenger, eds. 1976. Theory and practice of biological control. Academic Press, New York, 788 p.
- Rabinovich, J.E. 1971. Population dynamics of *Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae), a parasite of Chaga's disease vector. Parasite size and vital space. *Revista de Biologia Tropical*, 19: 109-120.
- Raymond, B., A.C. Darby et A.E. Douglas. 2000. Intraguild predators and the spatial distribution of a parasitoid. *Oecologia*, 124: 367-372.

- Reissig, W.H. 1978. Biology and control of the obliquebanded leafroller on apples. *Journal of Economic Entomology*, 71: 804-809.
- Richardson, C.H. et E.R. Du Chanois, 1950. Codling moth infestation of the tops of apple trees. *Journal of Economic Entomology*, 43: 466-470.
- Rivero, A. 2000. The relationship between host selection behaviour and offspring fitness in a koinobiont parasitoid. *Ecological Entomology*, 25: 467-472.
- Rivero, A. et S.A. West. 2002. The physiological costs of being small in parasitic wasp. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 407-420.
- Roger, C., D. Coderre, C. Vigneault et G. Boivin. 2001. Prey discrimination by a generalist coccinellid predator: effect of prey age or parasitism? *Ecological Entomology*, 26: 163-172.
- Roitberg, B.D., J. Sircom, C. Roitberg, J.J.M. van Alphen et M. Mangel. 1993. Life expectancy and reproduction. *Nature*, 364: 108.
- Romeis, J., T.G. Shanower et C.P.W. Zebitz. 1997. Volatile plant infochemicals mediate plant preference of *Trichogramma chilonis*. *Journal of Chemical Ecology*, 23: 2455-2465.
- Romeis, J., T.G. Shanower et C.P.W. Zebitz. 1998. Physical and chemical plant characters inhibiting the searching behaviour of *Trichogramma chilonis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87: 275-284.
- Romeis, J., D. Babendreier, F.L. Wäckers et T.G. Shanower. 2005. Habitat and plant specificity of *Trichogramma* egg parasitoids-underlying mechanisms and implications. *Basic and Applied Ecology*, 6: 215-236.
- Rosenheim, J.A. et D. Rosen. 1991. Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influences of egg load and experience. *Journal of Animal Ecology*, 60: 873-893.
- Rosenheim, J.A. et D. Rosen. 1992. Influence of egg load and host size on host feeding behaviour by the parasitoid *Aphytis lingnanensis*. *Ecological Entomology*, 17: 263-272.
- Rosenheim, J.A., H.K. Kaya, L.E. Ehler, J.J. Marois et B.A. Jaffee. 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological Control*, 5: 303-335.

- Rossi, M.N. et H.G. Fowler. 2000. Ant predation of larval *Diatraea saccharalis* Fab. (Lep., Crambidae) in new sugarcane in Brazil. *Journal of Applied Entomology*, 124: 245-247.
- Rott, A.S., J. Häckermann, N. Brand, A. Vallat et S. Dorn. 2005. Parasitoid exploitation of the seasonal variation in host plant volatile emission for herbivore location. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115: 199-205.
- Rutledge, C.E. et R.N. Wiedenmann. 1999. Habitat preferences of three congeneric braconid parasitoids: implications for host-range testing in biological control. *Biological Control*, 16: 144-154.
- Sagarra, L.A., C. Vincent et R.K. Stewart. 2001. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera : Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91: 363-367.
- Salt, G. 1935. Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. *Proceedings of the Royal Society of London*, 117: 413-435.
- Salt, G. 1937. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. *Proceedings of the Royal Society of London*, 122: 57-75.
- Sanderson, E.D. et A.D. Jackson. 1909. The oblique-banded leaf roller, *Archips rosaceana* Harris. *Journal of Economic Entomology*, 2: 391-403.
- SAS Institute, 2002. JMP5.0.1 SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Sauphanor, B., M. Berling, J.F. Toubon, M. Reyes, J. Delnatte et P. Allemoz. 2006. Carpacse des pommes cas de résistance au virus de la granulose en vergers biologiques: Fruits et légumes. *Phytoma*, 590: 24-27.
- Schmidt, J.M. 1994. Host recognition and acceptance by *Trichogramma*, pp. 165-200. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds. 1994. *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford. 285p.
- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1985a. Host volume measurement by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: the roles of curvature and surface area. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39: 213-221.
- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1985b. The mechanism by which the parasitoid wasp *Trichogramma minutum* responds to host clusters. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39: 287-294.

- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1986. Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurement. *Journal of Experimental Biology*, 125: 271-285.
- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1987a. Measurement of host curvature by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*, and its effect on host examination and progeny allocation. *Journal of Experimental Biology*, 129: 151-164.
- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1987b. The effect of host spacing on the clutch size and parasitization rate of *Trichogramma minutum* Riley. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 43: 125-131.
- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1987c. The measurement of exposed host volume by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum* and the effects of wasp size. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 2837-2845.
- Schmidt, J.M. et J.J.B. Smith. 1989. Host examination walk and oviposition site selection of *Trichogramma minutum*: studies on spherical hosts. *Journal of Insect Behavior*, 2: 143-171.
- Simberloff, D., et P. Stiling. 1996. How risky is biological control? *Ecology*, 77: 1965-1974.
- Slansky, F. 1986. Nutritional ecology of endoparasitic insects and their hosts: an overview. *Journal of Insect Physiology*, 32: 255-261.
- Smith, S.M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology*, 41: 375-406.
- Smith, S.M., M. Hubbes et J.R. Carrow. 1986. Factors affecting inundative releases of *Trichogramma minutum* against the spruce budworm. *Journal of Applied Entomology*, 101: 29-39.
- Southard, S.G., M.W. Houseweart, D.T. Jennings et W.A. Halteman. 1982. Size differences of laboratory reared and wild populations of *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Canadian Entomologist*, 114: 693-698.
- Stiling, P. et Simberloff, D. 2000. The frequency and strength of nontarget effects of invertebrate biological control agents of plant pests and weeds, pp. 31-43. *Dans* Follett, P.A. et J.J. Duan, eds. 2000. *Nontarget Effects of Biological Control*. Kluwer, Academic Publishers, Norwell, USA. 345p.

- Stinner, R.E. 1977. Efficacy of inundative releases. *Annual Review of Entomology*, 22: 515-531.
- Strand, M.R. et S.B. Vinson. 1983. Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Environmental Entomology*, 12: 1114-1119.
- Sutherland, O.R.W., C.H. Wearing et R.F.N. Hutchins. 1977. Production of a-farnesene, an attractant and oviposition stimulant for codling moth, by developing fruit of ten varieties of apple. *Journal of Chemical Ecology*, 3: 625-631.
- Suzuki, Y. et Y. Iwasa. 1980. A sex ratio theory of gregarious parasitoids. *Research on Population Ecology*, 22: 366-382.
- Suzuki, Y. et K. Hiehata. 1985. Mating systems and sex ratios in the egg parasitoids, *Trichogramma dendrolimi* and *T. papilionis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Animal Behaviour*, 33: 1223-1227.
- Suzuki, Y., H. Tsuji et M. Sasakawa. 1984. Sex allocation and effects of superparasitism on secondary sex ratios in the gregarious parasitoid, *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Animal Behaviour*, 32: 478-484.
- Taylor, T.A. et V.M. Stern. 1971. Host preferences studies with the egg parasite *Trichogramma semifumatum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 64: 1381-1390.
- Tran, L.C. et S.A. Hassan. 1986. Preliminary results on the utilization of *Trichogramma evanescens* Westw. to control the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* Guenee in the Philippines. *Journal of Applied Entomology*, 101: 18-23.
- Turlings, T.C.J., J.H. Tumlinson, F.J. Eller et W.J. Lewis. 1991. Larval damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro-habitat of its hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 58 : 75-82.
- Turlings, T.C.J., J.W.A. Scheepmaker, L.E.M. Vet, J.H. Tumlinson et W.J. Lewis. 1990. How contact foraging experiences affect preferences for host related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology*, 16: 1577-1589.
- Turlings, T.C.J., F.L. Wackers, L.E.M. Vet, W.J. Lewis et J.H. Tumlinson. 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids, pp. 51-78. *Dans* Papaj, D.R. et A.C. Lewis, eds. *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Chapman et Hall, New York. 422p.

- Tyson, R., H. Thistlewood et G.J.R. Judd. 2007. Modelling dispersal of sterile male codling moths, *Cydia pomonella*, across orchard boundaries. *Ecological modelling*, 205: 1-12.
- Van den Assem, J., J.J.A. van Iersel et R.L. Los-den Hartogh. 1989. Is being large more important for female than for male parasitic wasps? *Behavior*, 108: 160-195.
- Van den Bosch, R., T.F. Leigh, L.A. Falcon, V.M. Stern, D. Gonzales et K.S. Hagen. 1971. The developing program of integrated control of cotton pests in California, pp. 377-394. *Dans* Huffaker, C.B., eds. 1979. *Biological Control*, Plenum, New York. 511p.
- Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis. 1991. Tortricid pests : their biology, natural enemies and control. *World crop pests. Volume 5*. Amsterdam, Elsevier. 808p.
- Van Driesche, R.G. et T.S.Jr. Bellows. 1996. *Biological control*. Chapman et Hall. Toronto. 539p.
- Van Mele, P. et N.T.T. Cuc. 2000. Evolution and status of *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) as a pest control agent in citrus in the Mekong Delta, Vietnam. *International Journal of Pest Management*, 46: 295-301.
- Van Mele, P. et N.T.T. Cuc. 2001. Farmer's perceptions and practices in use of *Dolichoderus thoracicus* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) for biological control of pests of sapodilla. *Biological Control*, 20: 23-29.
- Vet, L.E.M. et M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37: 141-172.
- Vet, L.E.M., D.R. Papaj. 1992. Effects of experience on parasitoid movement in odour plumes. *Physiological Entomology*, 17: 90-96.
- Vet, L.E.M., W.J. Lewis et R.T. Carde. 1995. Parasitoid foraging and learning, pp. 65-101. *Dans* Carde, R.T. et W.J. Bell. (Eds.) *Chemical Ecology of Insects*, 2. Chapman et Hall, New York. 433p.
- Vincent, C. et D. Coderre. 1992. *La lutte biologique*. Gaëtan Morin éditeur. 671 p.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual reviews of Entomology*, 21: 109-133.

Vinson, S.B. et G.F. Iwantsch. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 25: 397-419.

Visser, M.E. 1995. The effect of competition on oviposition decisions of *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Animal Behaviour*, 49: 1677-1687.

Waage, J.K. et J.A. Lane. 1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. II. Sex allocation and local mate competition in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*, 53: 417-426.

Waage, J.K. et N.S. Ming. 1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. I. Optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*, 53: 401-415.

Wajnberg, E. 1993. Genetic variation in sex allocation in a parasitic wasp. Variation in sex pattern within sequences of oviposition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 69: 221-229.

Wajnberg, E. 1994. Intra-population genetic variation in *Trichogramma*, pp. 245-271. *Dans* Wajnberg, E. et S.A. Hassan, eds. 1994. *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford. 285p.

Walde, S.J., R.F. Luck, D.S. Yu et W.W. Murdoch. 1989. A refuge for red scale: the role of size-selectivity by a parasitoid wasp. *Ecology*, 70: 1700-1706.

Wapshere, A.J. 1989. A testing sequence for reducing rejection of potential biological control agents for weeds. *Annals of Applied Biology*, 114: 515-526.

Way, M.J., M.E. Cammell et M.R. Paiva. 1992. Studies on egg predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. *Bulletin of Entomological Research*, 82: 425-432.

Way, M.J., M.R. Paiva et M.E. Cammell. 1999. Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den & Schiff.) by the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal. *Agricultural and Forest Entomology*, 1: 27-31.

Weires, R. et H. Riedl. 1991. Other tortricids on pome and stone fruits: North American species, pp. 413-434. *Dans* Van der Geest, L.P.S. et H.H. Evenhuis, eds. 1991. *Tortricid pests: their biology, natural enemies and control*. World crop pests. Volume 5. Amsterdam, Elsevier. 808p.

Werren, J.H. 1984. A model for sex ratio selection in parasitic wasps: local mate competition and host quality effects. *Netherlands Journal of Zoology*, 34: 81-96.

Yu, D.S.K. et R. Byers. 1994. Inundative release of *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae) for control of European corn borer in sweet corn. *The Canadian Entomologist*, 126: 291-301.

Yu, D.S.K., J.E. Laing et E.A.C. Hagley. 1984. Dispersal of *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in an apple orchard after inundative releases. *Environmental Entomology*, 13: 371-374.