

UNIVERSITÉ DE MONTRÉAL

**Influence de la variété de laitue (*Lactuca sativa*) sur le puceron
(*Nasonovia ribisnigri*) et le parasitoïde (*Aphidius ervi*) dans le
contexte d'une relation tritrophique**

Par
Marie-Eve Lanteigne

Département de sciences biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
En vue de l'obtention du grade de maître ès (M.Sc.)
En sciences biologiques

Janvier 2014

Université de Montréal
Faculté des études supérieures
© Marie-Eve Lanteigne, 2014

Ce mémoire intitulé :

Influence de la résistance de la laitue (*Lactuca sativa*) sur le puceron (*Nasonovia ribisnigri*) et le parasitoïde (*Aphidius ervi*) dans le contexte d'une relation tritrophique

Présenté par :

Marie-Eve Lanteigne

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Jacques Brisson, président-rapporteur
Jacques Brodeur, directeur de recherche
Guy Boivin, co-directeur
Colin Favret, membre du jury

Résumé

Plusieurs recherches sont effectuées sur la laitue commercialisée (*Lactuca sativa* L.), afin d'améliorer sa résistance aux ravageurs. L'objectif de cette étude est d'examiner les impacts de la résistance de la laitue sur le puceron de la laitue, *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) (Hemiptera: Aphididae) et son parasitoïde, *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae).

La résistance de la laitue affecte négativement la valeur adaptative du puceron en augmentant sa mortalité et son temps de développement et en diminuant sa fécondité, sa taille et son poids. Cet impact sur la valeur adaptative du puceron affecte aussi négativement le parasitoïde qui s'y développe en diminuant le pourcentage d'émergence, la taille et le poids des adultes, et en diminuant la fécondité des femelles.

La femelle parasitoïde estime de manière absolue la qualité de ses hôtes puisqu'elle peut discriminer entre des hôtes de bonne et de faible qualité, sans expérience préalable. L'acceptation des hôtes de bonne qualité est similaire lorsqu'ils sont présentés successivement à la femelle; l'estimation de la valeur des hôtes est donc adéquate dès la première rencontre. Cependant, cet estimé absolu est modifié par l'expérience, puisque la femelle peut changer son exploitation selon la qualité des agrégats rencontrés. Lorsque des hôtes de basse qualité sont présentés successivement, l'acceptation de la femelle augmente. Accepter des hôtes de mauvaise qualité pour l'oviposition peut être préférable que de risquer de ne pas pondre tous ses œufs. L'utilisation d'une estimation absolue et relative par *A. ervi* peut mener à une exploitation optimale des agrégats.

Mots-clés : Valeur adaptative, ennemi naturel, puits écologique, contrôle biologique, résistance partielle d'une plante, gène Nr, troisième niveau trophique.

Abstract

New cultivars of commercialized lettuce (*Lactuca sativa* L.) with an improved resistance to pests are now available. The objective of this study was to examine the impacts of lettuce resistance on the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) (Hemiptera: Aphididae) and one of its parasitoids, *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae).

Lettuce resistance negatively affects aphid fitness by: increasing its mortality and developmental time and decreasing its fecundity, size and mass. This impact on aphid fitness also negatively impacts the parasitoid by decreasing its proportion of emergence, the size and mass of adults and decreasing fecundity of females.

Female parasitoids estimate hosts quality in an absolute way as they can discriminate between high and low quality hosts, without previous experience. High quality host acceptance remains constant when hosts are successively offered to a female, indicating that the female can adequately estimate host value without experience. However, this absolute estimate of host quality is modified through experience as the female changes her patch exploitation according to the quality of the patches she encounters. When low quality hosts are successively offered, female acceptance increases. Accepting low quality hosts for oviposition can be preferable to the risk of not using all her eggs. The two strategies combined, using an absolute and a relative estimation, could lead to optimal patch exploitation by *A. ervi*.

Keywords : Fitness, natural enemies, ecological sink, biological control, partial plant resistance, Nr gene, third trophic level.

Table des matières

RÉSUMÉ	I
ABSTRACT	III
LISTE DES TABLEAUX.....	VII
LISTE DES FIGURES	VIII
LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SIGLES	IX
REMERCIEMENTS	XI
CONTRIBUTION DES AUTEURS	XII
AVANT-PROPOS	ERREUR ! SIGNET NON DEFINI.
1. INTRODUCTION.....	1
1.1 Hypothèse de travail.....	3
1.2 Prédications.....	4
1.3 Objectifs de recherche	4
2. REVUE DE LITTÉRATURE.....	6
2.1 Valeur adaptative	6
2.2 Relation entre la plante hôte, l’herbivore et les ennemis naturels	7
<i>2.21 Mécanismes de défense des plantes</i>	<i>7</i>
<i>2.22 Résistance des plantes hôtes aux pucerons.....</i>	<i>9</i>
<i>2.23 Stratégies de défense des herbivores</i>	<i>12</i>
<i>2.24 Effets indirects d’une variété résistante sur les ennemis naturels</i>	<i>12</i>
<i>2.25 Puits écologiques.....</i>	<i>13</i>
<i>2.26 Reconnaissance de la qualité d’un hôte</i>	<i>14</i>
2.3 Modèles biologiques	16
<i>2.31 Laitue</i>	<i>16</i>
<i>2.32 Puceron.....</i>	<i>17</i>
<i>2.33 Ennemis naturels</i>	<i>21</i>
TEXTE DE TRANSITION	24
3. PARTIAL APHID RESISTANCE IN LETTUCE NEGATIVELY AFFECTS PARASITOIDS.....	25

3.1 Abstract	26
3.2 Introduction	27
3.3 Materials and Methods	29
3.31 <i>Plant genotypes</i>	29
3.32 <i>Aphids</i>	30
3.33 <i>Parasitoids</i>	30
3.34 <i>Aphid fitness</i>	31
3.35 <i>Parasitoid fitness</i>	33
3.36 <i>Statistical analyses</i>	34
3.4 Results	34
3.41 <i>Aphid fitness</i>	34
3.42 <i>Parasitoid fitness</i>	39
3.5 Discussion	40
3.6 Acknowledgments	44
TEXTE DE TRANSITION	45
4. PATCH EXPERIENCE CHANGES HOST SELECTION BEHAVIOUR OF THE APHID PARASITOID <i>APHIDIUS ERVI</i>	46
4.1 Abstract	47
4.2 Introduction	48
4.3 Materials and methods	50
4.31 <i>Plant genotypes</i>	50
4.32 <i>Aphids</i>	51
4.33 <i>Parasitoids</i>	52
4.34 <i>Experimental setup</i>	52
4.35 <i>Statistical analyses</i>	54
4.4 Results	54
4.5 Discussion	58
4.6 Acknowledgments	62
5. CONCLUSION GÉNÉRALE	63
6. BIBLIOGRAPHIE	67

Liste des tableaux

Table I . Mean (\pm SD) weight, tibia length and number of mature eggs of newly emerged (\pm 12 hours) *Aphidius ervi* reared on *Nasonovia ribisnigri* aphids that developed on either susceptible (S) or partially resistant (PR) lettuce. *Significant difference between treatments.....40

Liste des figures

Figure 1. Cycle de reproduction de <i>Nasonovia ribisnigri</i>	19
Figure 2. (1)Pucerons momifiés par <i>Aphidius</i> sp. (2) <i>Aphidius ervi</i> adulte insérant son ovipositeur dans un puceron.....	23
Figure 3. Mean cumulative percentage of <i>Nasonovia ribisnigri</i> mortality (\pm SD) at each larval instar when reared on susceptible (S; N = 91 individuals) or partially resistant (PR; N = 107) lettuce. *Significant difference between treatments.....	35
Figure 4. Developmental time of larval instars and total developmental time (L1 until adult stage) of <i>Nasonovia ribisnigri</i> (days; $X\pm$ SD) when reared on susceptible (S) and partially resistant (PR) lettuce. *Significant difference between treatments.....	36
Figure 5. Tibia length (mm; $X\pm$ SD) and weight (mg; $X\pm$ SD) of <i>Nasonovia ribisnigri</i> larval instars when reared on susceptible (S) and partially resistant (PR) lettuce. *Significant difference between treatments.....	37
Figure 6. Proportion of reproductive alate ($X\pm$ SD) (A), number of progeny per adult ($X\pm$ SD) (B), and adult longevity (days; $X\pm$ SD) (C) of <i>Nasonovia ribisnigri</i> reared on S or PR lettuce, and maintained at the adult stage, on PR or S lettuce.....	38
Figure 7. Number ($X\pm$ SD) of mummies produced in each three successive patches of 20 <i>N. ribisnigri</i> aphids exploited by <i>A. ervi</i> ; three different patch quality were offered to parasitoids (HQ, LQ, MQ).....	55
Figure 8. Sex ratio ($X\pm$ SD) of <i>Aphidius ervi</i> offspring (proportion of males) emerging from parasited <i>Nasonovia ribisnigri</i> following exploitation of three successive patches of 20 aphids; three different patch quality were offered to parasitoids (HQ, LQ, MQ).	57

Liste des abréviations et sigles

ANOVA	Analyse de variance/Analysis of variance
°C	Degré Celsius/Degree Celsius
Cm	Centimètre/Centimeter
g	Gramme/Gram
g/l	Gramme par litre/Gram per liter
h	Heure/Hour
GLM	Modèle linéaire généralisé/Generalized linear model
L :D	Indication de photopériode/Photoperiod indication
N	Nombre/Number
NA	Données non disponibles/Non available data
r.h.	Humidité relative/Relative humidity
SD	Écart-type/Standard error

"Le savoir humain sera rayé des archives du monde avant que nous ayons le dernier mot d'un moucheron."

Jean Henri Fabre, Souvenirs entomologiques

Remerciements

Cette étude a été financée par la Fondation de la Laitue du Québec. Elle a été réalisée avec la collaboration de l'Institut de recherche en Biologie Végétale (IRBV) et le Centre de recherche et de développement en horticulture (CRDH) d'Agriculture et Agroalimentaire Canada.

Je suis très reconnaissante à mes premiers professeurs d'entomologie, Jacques Boisvert et Jean-Pierre Bourassa, de m'avoir transmis leur passion pour l'entomologie. Ce domaine est une richesse qu'il me fait plaisir de connaître un peu plus à chaque jour.

Un grand merci à mes directeurs de recherche, Guy Boivin et Jacques Brodeur, et à Sylvie Jenni pour leur soutien moral et technique tout au long de ma maîtrise. Vos conseils avisés, nos conversations stimulantes, ainsi que vos nombreuses corrections à mon travail furent grandement appréciés. L'aide apportée par l'équipe technique du laboratoire d'entomologie me fût vraiment précieuse. Merci à Danielle Thibodeau, Josiane Vaillancourt et Julie Frénette, sans lesquelles je serais probablement encore dans mes expérimentations! Merci aussi aux étudiants gradués et aux stagiaires avec qui j'ai passé de si bons moments. Je garde un très bon souvenir de mon passage au CRDH.

Une pensée toute spéciale pour Maude qui m'a encouragée à tenter ma chance dans cette voie. En terminant, j'aimerais pouvoir exprimer toute ma gratitude à Louis-Vincent pour son appui, son aide et sa présence.

Contribution des auteurs

Les chapitres ont été rédigés par Marie-Eve Lanteigne dans le cadre de ce mémoire de maîtrise. Les expérimentations ont aussi été effectuées par Marie-Eve Lanteigne dans les laboratoires du Centre de Recherche et de Développement en Horticulture de Saint-Jean-sur-Richelieu (CRDH). Ces recherches ont été réalisées grâce à la collaboration de Jacques Brodeur, de l'Institut de recherche en biologie végétale, de Guy Boivin, d'Agriculture et Agroalimentaire Canada et de Sylvie Jenni, d'Agriculture et Agroalimentaire Canada. Ces collaborateurs sont aussi les co-auteurs de tous les chapitres qu'ils ont lus et corrigés maintes fois. Le premier chapitre, "*Partial plant resistance in lettuce affects negatively the third trophic level*", a été soumis à *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Le deuxième chapitre, "*Patch experience changes host selection behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi**", sera soumis à *Bulletin of Entomological Research*.

1. Introduction

En agriculture moderne, la résistance des plantes est une composante importante des programmes de gestion intégrée des cultures pour la régulation des arthropodes ravageurs et des maladies (Smith & Clement, 2012). L'utilisation de la résistance des plantes peut être économique pour les producteurs, puisque le contrôle contre les ravageurs est 'génétiquement' incorporé dans la semence et donc, dans son coût. De plus, cela peut réduire l'application de certains insecticides, souvent néfastes pour l'environnement. Cette méthode permet de contrôler plusieurs espèces de ravageurs, comme les pucerons, ce qui promeut la production de produits sains, sans résidus de pesticides.

L'utilisation de cultivars résistants peut, par contre, impliquer aussi quelques désavantages. Le transfert de la résistance par croisements interspécifiques peut être long et fastidieux (McCreight & Liu, 2012). En effet, la production d'un cultivar résistant peut prendre de cinq à dix ans (McCreight & Liu, 2012; Smith & Clement, 2012). Une adaptation des insectes ravageurs peut aussi survenir par un bris de la résistance, comme cela s'est produit pour le puceron des racines de la laitue (*Pemphigus bursarius* (L.)) en Europe, dix ans après la mise en marché d'une variété résistante (van der Arend, 2003). La résistance des plantes peut parfois être incompatible avec la lutte biologique (Bottrell, 1998), si des effets négatifs sur la biologie des ennemis naturels des herbivores apparaissent.

Les ennemis naturels sont l'une des composantes majeures régulant les populations d'organismes dans les écosystèmes. Par exemple, les ennemis naturels des

pucerons jouent un rôle important dans la réduction du nombre de pucerons en champs. Leur utilisation peut être le facteur décisif dans la prévention des dommages causés par les pucerons ravageurs (Powell & Pell, 2007). Les ennemis naturels sont couramment utilisés en lutte biologique.

Plusieurs exemples, provenant d'une variété de cultures, ont démontré que les parasitoïdes et les prédateurs ont souvent une performance réduite sur des cultivars possédant une certaine résistance aux herbivores (Bottrell, 1998; Weathersbee III et al., 2004; Sanders, 2007). Les insectes élevés sur des cultivars possédant une résistance aux herbivores peuvent donc représenter un puits écologique (trappe écologique causée par la non-profitabilité d'un hôte) pour leurs ennemis naturels, en diminuant la valeur adaptative de ceux-ci. Par exemple, lorsque la larve du papillon de nuit *Lymantria dispar* se nourrit sur *Populus nigra*, une réponse systémique est produite par la plante et cela retarde le taux de développement, de nutrition et de survie de la larve. Cette induction diminue d'autant le succès de développement du parasitoïde de la larve (*Glyptapanteles flavicoxis*) (Havill & Raffa, 2000). La plante hôte, en défavorisant l'herbivore, peut donc induire un impact négatif sur le parasitoïde.

Des recherches sont effectuées sur la laitue commercialisée (*Lactuca sativa* L.), afin d'améliorer sa résistance aux ravageurs. Le puceron le plus commun de la laitue de champ est le puceron de la laitue (*Nasonovia ribisnigri* (Mosley)), lequel est naturellement attaqué par des parasitoïdes et des prédateurs (Eenink & Dieleman, 1981). Un haut niveau de résistance aux pucerons de la laitue est conditionné par le gène Nr retrouvé chez la laitue *Lactuca virosa* L. Ce gène dominant a été transféré à quelques cultivars européens (ex. la laitue beurre *Lactuca sativa* var. Dynamite) (McCreight, 2008; Dedryver et al., 2010). Malheureusement, la résistance conférée par

les gènes dominants Nr a été contournée par *N. ribisnigri* (Thabuis et al., 2011), après la mise en marché à grande échelle de cultivars résistants.

Les pucerons de la laitue qui contournent la résistance totale peuvent démontrer une valeur adaptative réduite. Comme dans de nombreux autres modèles de relations tritrophiques (Bottrell, 1998; Weathersbee III et al., 2004; Sanders, 2007), les ennemis naturels du puceron de la laitue peuvent aussi voir leur valeur adaptative réduite. Cela peut entraîner une réduction de leur abondance et/ou de leur efficacité à réguler les populations de ravageurs.

À notre connaissance, aucune étude n'a porté sur l'impact de la résistance au puceron de la laitue sur le troisième niveau trophique, les ennemis naturels. Le système tritrophique, de la laitue, de son herbivore et du parasitoïde, offre l'opportunité d'examiner les interactions entre ces trois niveaux trophiques, ainsi que l'influence de chacun à l'intérieur de cette relation. Les modèles biologiques sont présentés plus en détails dans la section des concepts théoriques (revue de littérature).

1.1 Hypothèse de travail

Notre hypothèse de recherche est qu'une résistance contre un herbivore affecte négativement la valeur adaptative de celui-ci et, par le fait même, de ses ennemis naturels. Le premier niveau trophique, en défavorisant le deuxième niveau trophique, peut donc entrer en un potentiel conflit d'intérêt avec le troisième niveau trophique et ainsi, le désavantager.

1.2 Prédiction

Plusieurs prédictions découlent de cette hypothèse:

1. Le développement de *N. ribisnigri* est ralenti, sa taille et son poids réduits, et sa fécondité moindre lorsque les individus sont élevés sur de la laitue résistante par rapport à la laitue susceptible.
2. La valeur adaptative du parasitoïde de pucerons *Aphidius ervi* (Haliday) se développant dans les hôtes élevés sur de la laitue résistante diminue en comparaison avec ceux se développant dans les pucerons élevés sur de la laitue susceptible. Cette valeur adaptative sera estimée par le nombre d'œufs présents à l'émergence dans les ovaires de la femelle, la taille et des paramètres populationnels.
3. Les différents cultivars de laitue, source de nourriture du puceron, influencent le comportement d'acceptation de l'hôte du parasitoïde. Le parasitoïde discrimine entre les pucerons élevés sur de la laitue résistante ou susceptible; celui-ci démontre une acceptation plus élevée envers les hôtes de laitue susceptible. Le parasitoïde reconnaît son hôte de manière relative (avec comparaison avec d'autres pucerons) et absolue (sans comparaison).

1.3 Objectifs de recherche

Les objectifs de cette recherche sont :

1. De comparer les effets de la laitue résistante sur le développement et la fécondité du puceron de la laitue avec ceux de la laitue susceptible;
2. De mesurer l'impact de la qualité nutritive du puceron (élevé sur de la laitue susceptible versus résistante) sur la valeur adaptative du parasitoïde par divers

- paramètres: les comportements de ponte (acceptation, préférence), le taux de parasitisme et la valeur adaptative individuelle.
3. D'observer la reconnaissance de la qualité nutritionnelle de l'hôte par le parasitoïde afin de savoir si le parasitoïde discrimine les pucerons de manière relative (en comparaison avec d'autres pucerons) ou absolue (sans comparaison).

En plus de contribuer à l'enrichissement des connaissances en écologie comportementale, cette étude a un intérêt agronomique. En raison de l'importance de la problématique du puceron sur la laitue à travers le monde (McCreight & Liu, 2012), on préconise le développement et la mise sur le marché de variétés de laitues résistantes aux pucerons. Il est donc essentiel d'examiner les impacts de ces nouvelles variétés de laitues sur la chaîne trophique.

2. Revue de littérature

La revue de littérature présente l'état des connaissances actuelles sur la problématique, ainsi que sur les notions s'y rattachant. Tout d'abord, le concept de la valeur adaptative est introduit, puisque celui-ci est un concept clef de l'étude. Les relations entre les plantes hôtes, les herbivores et les ennemis naturels sont, par la suite, examinées. Parmi les relations entre ces trois protagonistes, les mécanismes de défense des plantes, les stratégies de défense des herbivores, les effets indirects d'une variété résistante sur les ennemis naturels des herbivores, les puits écologiques et la reconnaissance qualitative d'un hôte, sont étudiés. La revue de littérature se termine par une présentation des modèles biologiques utilisés dans cette étude c'est-à-dire, la plante hôte résistante, le puceron et un de ses ennemis naturels, le parasitoïde.

2.1 Valeur adaptative

La valeur adaptative individuelle (direct fitness) se mesure par la production de sa progéniture. La valeur adaptative inclusive réfère quant à elle à la somme de la valeur adaptative individuelle et de la valeur adaptative indirecte assurée par la reproduction des parents non descendants (Krebs & Davies, 1997). La science de l'écologie comportementale vise principalement à analyser, dans une perspective évolutionniste, le comportement des organismes. De plus, cette étude se fait dans l'optique que ces organismes agissent constamment en optimisant leur taux de gain de valeur adaptative, afin de maximiser leur gain à vie. Comme les larves de parasitoïdes obtiennent les ressources pour la croissance, le développement et la survie, d'un hôte unique, la valeur adaptative du parasitoïde est associée à la qualité de l'hôte (Godfray, 1994). Plusieurs descripteurs peuvent être utilisés afin d'estimer la valeur adaptative chez les parasitoïdes : la taille, la longévité, la fécondité, l'habilité à l'accouplement, et ceux-ci

sont tous positivement corrélés avec le gain en valeur adaptative à vie d'un individu (Boivin, 2010).

Les modèles classiques de stratégie de recherche d'une proie ou d'un hôte (Mac Arthur & Pianka, 1966; Stephens & Krebs, 1986) se basent sur le contenu en énergie d'une proie, le temps de manipulation de celle-ci (le temps nécessaire pour attaquer la proie et la consommer) et la fréquence de rencontre des hôtes. Par exemple, les gros hôtes contiennent plus de ressources pour le développement d'un parasitoïde et, tout autre facteur étant égal, sont vraisemblablement de meilleure qualité. Ils peuvent par contre nécessiter plus de temps à maîtriser (Chau & Mackauer, 2000). Le parasitoïde effectue donc un compromis entre la qualité et la quantité nutritionnelle de l'hôte et le temps de manipulation (Barrette et al., 2009).

2.2 Relation entre la plante hôte, l'herbivore et les ennemis naturels

2.21 Mécanismes de défense des plantes

Plusieurs mécanismes de défense des plantes existent, dont la synthèse de métabolites secondaires. Les plantes peuvent synthétiser une large gamme de métabolites secondaires, incluant des alcaloïdes et des terpénoïdes toxiques pour les herbivores et les pathogènes des plantes (Smith & Clement, 2012). Deux types de défense des plantes vis-à-vis les herbivores sont connus: les défenses induites et les défenses constitutives. Les défenses induites permettent à la plante de réduire les coûts de production de défenses chimiques en ne synthétisant les composés de défense qu'après un dommage initial par un herbivore ou un pathogène (Wittstock & Gershenzon, 2002). Cette stratégie s'avère risquée lorsque l'attaque initiale est trop

rapide ou sévère et empêche le déploiement efficace des défenses induites par le dommage. Les défenses constitutives peuvent agir comme une barrière physique diminuant l'accès pour les arthropodes (ou la pénétration des pathogènes), servir de dissuasif à l'alimentation ou à la ponte (molécules phagorépulsives ou toxiques accumulées et stockées dans la plante), et affecter le développement, la reproduction et la qualité de l'herbivore. Les plantes sujettes aux attaques régulières et fréquentes devraient investir davantage dans les défenses constitutives (Wittstock & Gershenson, 2002).

La résistance de la plante hôte se définit comme étant la somme des qualités génétiquement héritées qui résulte en un cultivar qui sera moins endommagé par un arthropode ravageur, comparé à un cultivar susceptible c'est-à-dire, ne possédant pas ces qualités (Smith & Clement, 2012). Trois types de résistance, induites ou constitutives, des plantes aux herbivores existent: antixénose, antibiose, tolérance. Face aux pucerons, ces trois types s'observent (van Emden, 2007).

- L'antixénose, aussi connu comme la non-préférence, est une altération du comportement de l'insecte. Ce type de résistance conduit les insectes à rejeter une plante particulière pour la ponte, la nutrition et/ou l'exploitation (Dogimont et al., 2010). Chez les pucerons, cette résistance à la colonisation peut se manifester par une forte production d'ailés immigrants qui quittent la plante en peu de temps (van Emden, 2007).
- L'antibiose affecte le potentiel biotique de l'insecte comme sa croissance, son développement et sa reproduction (Dogimont et al., 2010). L'antixénose et l'antibiose sont, par contre, des mécanismes qui peuvent parfois être confondus, puisque leurs déterminismes génétiques peuvent être identiques.

- La troisième forme de résistance est la tolérance, c'est-à-dire l'aptitude de la plante à produire un rendement similaire, en présence comme en absence du ravageur, ou à supporter une forte infestation sans symptôme (Thomas, 2011).

2.22 Résistance des plantes hôtes aux pucerons

Dans le cadre d'une gestion durable d'une culture, la résistance génétiquement déterminée de celle-ci constitue un outil efficace et respectueux de l'environnement. La sélection de germoplasmes pour la résistance aux pucerons a conduit à la découverte de génotypes résistants chez plusieurs espèces cultivées et ce, contre plusieurs espèces de pucerons (Dogimont et al., 2010). Par exemple, des gènes de résistance sont connus chez les espèces cultivées contre le puceron du soja (*Aphis glycines* Matsumura), le puceron du pois (*Acyrtosiphon pisum* (Harris)), le puceron russe du blé (*Diruaphis noxia* (Kudjumov)) et bien d'autres (Dogimont et al., 2010). La résistance des plantes aux pucerons tend à augmenter avec l'âge du plant et varie selon les variétés végétales (van Emdem, 2007; McCreight & Liu, 2012).

Plusieurs recherches ont été effectuées sur la laitue cultivée (*Lactuca sativa* L.), afin d'améliorer sa résistance aux ravageurs. Le puceron le plus commun de la laitue de champ est le puceron de la laitue (*Nasonovia ribisnigri* (Mosley)), lequel est naturellement attaqué par des parasitoïdes et des prédateurs. Il existe, chez la laitue *L. virosa*, un gène dominant Nr qui donne à la plante une résistance totale au puceron de la laitue. Une résistance partielle peut aussi être conférée par un allèle récessif, nr, au même locus (Eenink & Dieleman, 1983; McCreight, 2008). La résistance partielle peut, seule ou comme composante d'une gestion intégrée des insectes nuisibles, retarder ou prévenir l'émergence de génotypes de pucerons pouvant contourner la résistance

complète apportée par le gène Nr, là où la résistance complète n'a pas été largement déployée (McCreight & Liu, 2012). La résistance partielle au puceron de la laitue procure donc un niveau de protection qui a une valeur potentielle pour la production de laitue.

Les mécanismes de défense induits par le gène Nr sont l'antibiose (van der Arend, 2003; Dogimont et al., 2010) et l'antixénose (Liu & McCreight, 2006). Les composés chimiques qui interviennent directement dans les mécanismes de défense de la laitue au puceron de la laitue demeurent, par contre, inconnus. Une réduction considérable de la durée de la prise alimentaire phloémienne est observée chez les pucerons s'alimentant de laitue résistante; la résistance semble donc être localisée au niveau de la sève élaborée du phloème (van Helden et al., 1993). Le facteur de résistance dans le vaisseau du phloème peut être autant une barrière chimique que mécanique. Aucune étude ne semble avoir été effectuée afin de savoir si la résistance de la laitue empêche la transmission de maladies par l'herbivore.

Le gène Nr est situé sur un fragment de chromosome de *L. virosa* qui, lorsque inséré dans un génome de *L. sativa*, est lié avec un phénotype de la plante indésirable d'un point de vue agronomique (Jansen, 1996). En fait, les plantes homozygotes pour le gène Nr démontrent une croissance réduite, une coloration plus pâle et une dégradation accélérée de la chlorophylle dans les vieilles feuilles. En brisant ce lien, il est possible de produire des plantes résistantes aux pucerons et de bonne qualité agronomique (Jansen, 1996). Le gène dominant Nr a d'ailleurs été transféré à quelques cultivars européens de laitue cultivée (*L. sativa*) qui sont présentement commercialisés (ex. : Dynamite). Malheureusement, ce gène dominant (Nr) a été contourné par le puceron de la laitue après la mise en marché à grande échelle de ces cultivars résistants (Dedryver et al., 2010).

Les gènes de résistance aux pucerons ont une efficacité limitée dans le temps due, en grande partie, aux variations génotypiques de chaque puceron et à leur mode de reproduction. La plupart des espèces de pucerons démontrent un mode de reproduction holocyclique, c'est-à-dire que la phase de multiplication parthénogénétique est entrecoupée d'une phase de reproduction sexuée (Blackman & Eastop, 1984). Ce mode de reproduction permet un haut taux de reproduction et peu de brassage génétique. Le mécanisme d'évitement de la résistance peut se faire par la détoxification des effecteurs de la résistance ou la perte de reconnaissance entre le gène de résistance de la plante et le gène d'avirulence de l'herbivore, soit un gène qui code pour une protéine spécifiquement reconnue par la plante hôte, possédant le gène de résistance correspondant (Thomas, 2011). Le cadre de l'interaction gène pour gène chez les hémiptères suggère que le produit du gène d'avirulence doit se trouver dans les composantes de la salive (Kaloshian & Walling, 2005).

Dans l'objectif de minimiser les risques de développement d'une résistance des pucerons à la résistance de la laitue, des efforts ont porté sur la sélection de nouveaux types de résistances aux pucerons. Ainsi, deux nouvelles sources uniques de résistance au puceron de la laitue ont été identifiées chez *L. serriola* et *L. virosa*; la nature génétique de ces résistances reste encore à déterminer (McCreight, 2008). Le développement de cultivars de laitue avec un large spectre de résistance aux pucerons est un véritable défi, puisque les sources connues de résistance aux espèces de pucerons sont fortement spécifiques (Reinink et al., 1994). Par exemple, l'effet du gène Nr sur le puceron vert du pêcher (*Myzus persicae* (Sulzer)) est partiel et la présence de ce gène n'affecte aucunement le puceron de la pomme de terre (*Macrosiphum*

euphorbiae (Thomas)), ou le puceron brun des feuilles du groseillier (*Hyperomyzus lactucae* (L.)) (Reinink & Dieleman, 1989).

2.23 Stratégies de défense des herbivores

Les herbivores utilisent plusieurs stratégies de défense contre les prédateurs et les parasitoïdes. Les traits de défense des herbivores contre les parasitoïdes peuvent être groupés dans trois catégories majeures : (1) les caractéristiques de l'hôte qui réduisent la probabilité d'être repéré par le parasitoïde, (2) les défenses comportementales et morphologiques qui réduisent la probabilité d'oviposition par le parasitoïde et (3) les mécanismes physiologiques qui tuent les parasitoïdes en développement (ex. : la séquestration de toxines de la plante et l'encapsulation) (Gross, 1993). Certains herbivores ont aussi développé des mécanismes biochimiques qui leur permettent de se nourrir sur un hôte toxique (ex. : détoxification), d'utiliser les toxines comme signal dans la recherche d'une plante hôte adéquate, de séquestrer les toxines pour leur propre défense contre les prédateurs ou comme précurseurs de phéromones (Wittstock & Gershenzon, 2002).

2.24 Effets indirects d'une variété résistante sur les ennemis naturels

Une relation tritrophique entre une plante résistante, un herbivore et ses ennemis naturels, peut mener à un accroissement de l'efficacité des ennemis naturels. Par exemple, dans le cas de la tordeuse des bourgeons du tabac, plusieurs parasitoïdes et prédateurs attaquent les premiers stades larvaires, de petite taille, mais n'attaquent pas les larves de plus grosse taille (Gould et al., 1991). Les larves se nourrissant sur un plant résistant sont donc plus susceptibles d'être mangées ou parasitées, puisque

celles-ci conservent leur petite taille plus longtemps, par rapport aux larves élevées sur des plants susceptibles.

Des effets indirects et négatifs sur les ennemis naturels des herbivores peuvent survenir si la résistance de la plante réduit la qualité de l'herbivore ou si les ennemis naturels sont exposés aux toxines des plantes contenues dans les tissus de l'herbivore (van Emden, 1995). Le développement de parasitoïdes (*Aphidius rhopalosiphi* De Stefani Perez) élevés sur le puceron des céréales (*Metopolophium dirhodum* (Walker)), s'étant développé sur une variété de blé partiellement résistante (Rapier), a été suivi durant plus d'une dizaine de générations (van Emden, 2007). La taille, le nombre d'œufs par femelle et la quantité d'émergences diminuent chez les parasitoïdes s'étant développés sur les hôtes de variété résistante. Plusieurs exemples, provenant d'une diversité de cultures, ont démontré que les parasitoïdes et les prédateurs ont souvent une performance réduite sur des plantes possédant une certaine résistance aux herbivores (Bottrell, 1998; Weathersbee III et al., 2004; Sanders, 2007). Cela remet ainsi en question la compatibilité de la lutte biologique et l'utilisation de cultivars résistants. Les insectes élevés sur des cultivars possédant une résistance aux herbivores peuvent donc représenter un puits écologique pour leurs ennemis naturels, en diminuant leur valeur adaptative.

2.25 Puits écologiques

Dans un écosystème, chaque population d'insecte existe comme un système source-puits à une faible échelle spatiale : certaines composantes de l'écosystème génèrent des individus (sources) et d'autre consomment ceux-ci (puits) (Woiwod et al., 2001). Par exemple, dans une association hôte-parasitoïde, une punaise invasive en

Amérique du Nord, *Halyomorpha halys* Stål, agit comme un puits d'œufs pour un parasitoïde indigène des œufs, *Telenomus podisi* Ashmead (Abram et al., 2013). Ce parasitoïde accepte les œufs d'*H. halys* à un taux comparable à une espèce native d'hôte, même si les œufs d'*H. halys* sont non viables pour le développement des parasitoïdes. La punaise invasive agit donc comme une trappe écologique pour la population de *T. podisi*, puisque la femelle parasitoïde investit des œufs qui ne se développeront pas.

Les femelles parasitoïdes doivent sélectionner adéquatement l'environnement, ainsi que leur hôte, afin de se reproduire. Ces femelles doivent repérer et évaluer l'hôte avant l'oviposition, afin de satisfaire les besoins métaboliques, nutritionnels et écologiques du parasitoïde immature qui s'y développera (Brodeur & Boivin, 2004). Lorsque les femelles ne perçoivent pas la mauvaise qualité d'un hôte et l'acceptent pour y déposer leurs œufs, la valeur adaptative de leurs descendants peut être réduite ou nulle (Sanders, 2007). Comme la résistance d'une plante hôte à un puceron peut diminuer la valeur adaptative d'un parasitoïde, la résistance peut donc agir comme un puits pour la descendance de ce parasitoïde. Lorsque qu'une quantité importante de plants possédant une résistance est regroupée, par exemple en champs, cela peut avoir un impact négatif pour l'écosystème, en modifiant le patron des relations trophiques.

2.26 Reconnaissance de la qualité d'un hôte

Chez les parasitoïdes de pucerons, l'acte d'oviposition se compose de la reconnaissance suivie de l'acceptation de l'hôte (Michaud & Mackauer, 1994; Muratori et al., 2006). Un hôte peut être reconnu visuellement et par contact antennaire avec des signaux chimiques dans la cuticule du puceron (Hatano et al., 2008). L'acceptation finale

de l'hôte dépend de l'estimation de la qualité de l'hôte effectuée lors du contact de l'ovipositeur dans celui-ci (Hatano et al., 2008).

Les femelles fécondées de certains hyménoptères parasitoïdes peuvent réguler le ratio des sexes de leur progéniture en relation avec la qualité de l'hôte attaqué (Godfray, 1994; Jarošík et al., 2003). Le ratio des sexes de la progéniture émergeant de petits hôtes tend à être biaisé en faveur des mâles et le ratio des sexes de la progéniture émergeant de gros hôtes tend à être biaisé en faveur des femelles. Un modèle d'optimalité de changement du ratio des sexes selon la qualité de l'hôte (Host-Quality model) a été développé par Charnov (1979) et Charnov et al. (1981). Ce modèle prédit que la qualité de l'hôte va avoir un impact sur le ratio des sexes, mais uniquement lorsque différentes qualités d'hôtes sont disponibles pour la femelle parasitoïde. Le ratio des sexes déterminé par la femelle à l'oviposition peut aussi être modifié par une mortalité différentielle, des mâles et des femelles, durant le développement immature (Wellings et al., 1986).

Une femelle parasitoïde peut estimer la qualité d'un agrégat de différentes façons : (i) avec un savoir inné avant la recherche, (ii) selon de l'information recueillie lors de l'exploitation de précédents agrégats, (iii) selon l'information perçue en arrivant dans l'agrégat et (iv) en échantillonnant l'agrégat d'hôtes (Louâpre et al., 2011). Ces estimations peuvent être utilisées seules, ou conjointement, pour avoir une perception juste de la qualité d'un agrégat. Le parasitoïde de larves de drosophiles, *Asobara tabida* Nees, estime la qualité d'un agrégat relativement à celle des agrégats précédents, en plus de percevoir les signaux chimiques à l'arrivée (Louâpre et al., 2011). Le parasitoïde de pucerons *A. colemani* juge la taille de l'hôte en comparant la disponibilité des petits et des gros hôtes (Jarošík et al., 2003). Une femelle récoltant de l'information des agrégats

précédents peut éventuellement ajuster sa stratégie d'exploitation des hôtes, relativement à son expérience. Ce type de décision comportementale peut être perçu comme une mise à jour Bayésienne. Le point central d'un modèle Bayésien est la dépendance du comportement présent sur l'information préalablement connue et les expériences précédentes (McNamara et al., 2006; Valone, 2006). Les décisions comportementales basées sur l'estimation de l'environnement changent après chaque échantillonnage de l'environnement, convergeant ainsi vers l'optimalité.

2.3 Modèles biologiques

2.31 Laitue

La laitue cultivée (*L. sativa* L.) a été développée à partir de la laitue sauvage (*L. scariola* L.) originaire de la région est de la Méditerranée (Emmett, 1992). Depuis, plusieurs cultivars de laitue sont couramment développés et cultivés, afin d'accroître la résistance aux insectes, la performance en champ et la tolérance aux perturbations écologiques. La laitue est une espèce auto-pollinisatrice obligatoire; le pollen est répandu des anthères avant l'émergence du stigma, assurant une autopollinisation complète (Davey & Anthony, 2011).

La variété de laitue Estival est une laitue considérée comme étant "susceptible" aux pucerons puisqu'elle ne possède pas le gène de résistance Nr. Cette laitue pommée produit une pomme lourde et est très résistante à la montaison dans des conditions de croissance à jours longs (Jenni & Emery, 2009). Cette variété de laitue est issue d'un programme d'amélioration génétique de la laitue et est particulièrement bien adaptée

aux sols organiques et aux conditions climatiques de l'est du Canada (Jenni & Emery, 2009).

Dans une étude portant sur la résistance de cultivars au puceron de la laitue (McCreight & Liu, 2012), plusieurs génotypes stables ont été identifiés comme étant partiellement résistants au puceron de la laitue (CGN05332, PI273597, PI491093). La résistance partielle exprimée chez ces variétés de laitue permet aux pucerons de la laitue de se reproduire et de maintenir une population réduite sur celle-ci (McCreight & Liu, 2012). Le génotype stable PI491093 est une laitue sauvage, *L. serriola*. L'expression de la résistance partielle de ce génotype est variable dans des tests d'infestation contrôlée, mais procure un niveau de résistance potentiellement utile contre le puceron de la laitue en champs naturellement infestés (McCreight & Liu, 2012).

2.32 Puceron

Les pucerons, la superfamille des Aphidoidea, comptent environ 4000 espèces, principalement réparties dans les régions tempérées du monde (Dixon, 1987). En zone tempérée, environ une espèce végétale sur quatre est attaquée par les pucerons, et pratiquement toutes les plantes d'intérêt agricole (Dedryver et al., 2010). Les pucerons ont une alimentation phloémienne, c'est-à-dire qu'ils absorbent la sève élaborée des plantes, détournant à leur profit une partie des éléments nutritifs de la plante (Dedryver et al., 2010). Ces insectes possèdent un appareil buccal de type piqueur-suceur qui est formé d'un rostre, à l'intérieur duquel des stylets longs et souples coulissent, afin de perforer les tissus végétaux, puis d'y prélever la sève (Miyazaki, 1987). Les pucerons peuvent avoir un fort impact économique, puisqu'ils infligent différents types de dégâts directs (dû aux prélèvements de sève pouvant ainsi causer des déformations, une

baisse de rendement des plantes, des chloroses, etc.) et indirects (transmission de phytovirus, maladies cryptogamiques, etc.) sur les végétaux (Miles, 1989). Environ une centaine d'espèces de pucerons exploitent avec succès l'environnement agricole et sont considérées d'une importance économique significative (Blackman & Eastop, 2007; Dedryver et al., 2010).

Plusieurs pucerons, retrouvés en Amérique du Nord, sont le fruit d'une invasion biologique assez récente. Par exemple, le puceron du soya, *Aphis glycines* Matsumura, de provenance asiatique, est maintenant établi en Amérique du Nord, y causant de sérieux dommages dans les productions commerciales de soya. Ce puceron a été détecté pour la première fois au Wisconsin, en 2000 (Rhainds et al., 2007). Un des ravageurs les plus importants du blé et de l'orge est le puceron russe du blé, *Diruaphis noxia* (Kudjumov), découvert en Amérique du Nord en 1986 (Liu et al., 2010). Le puceron de la laitue (*N. ribisnigri*) est de provenance européenne et devient un sérieux problème sur la laitue au Canada (Colombie-Britannique) en 1981 (Mc Creight, 2008). Le puceron de la pomme de terre (*M. euphorbiae*) est l'un des rares pucerons ravageurs de culture en champ cosmopolite dont l'origine est indubitablement d'Amérique du Nord (Blackman & Eastop, 2007).

La plupart des espèces de pucerons démontrent un mode de reproduction holocyclique, c'est-à-dire que la phase de multiplication parthénogénétique est entrecoupée d'une phase de reproduction sexuée (Blackman & Eastop, 1984). De plus, la majorité des espèces de pucerons retrouvées sur la laitue sont dioecique; c'est-à-dire que la plante hôte est différente entre l'hiver et l'été. Par exemple, les plantes hôtes primaires (durant l'hiver) des pucerons de la laitue sont les *Ribes* spp. (ex. : *grossularia*, *nigrum*, *alpinum*, *ussuriense*) et les plantes hôtes secondaires (durant l'été) sont

principalement des Asteraceae liguliflores (*Cichorium*, *Crepis*, *Hieracium*, *Lactuca*, *Lampsana*) (Blackman & Eastop, 1984). Certains membres des Orobanchaceae (*Euphrasia*, *Veronica*) et Solanaceae (*Nicotina*, *Petunia*) sont aussi fréquemment colonisés (Blackman & Eastop, 1984).

Les pucerons holocycliques dioeciques s'accouplent et pondent sur l'hôte primaire à l'automne. Les pucerons hivernent ensuite sous forme d'œufs et la phase parthénogénétique reprend au printemps, suite à l'éclosion des œufs (Figure 1) (Vernon & Mackenzie, 1994). Le mode de reproduction parthénogénétique permet aux pucerons de donner naissance à de nombreuses générations d'ailés et d'aptères pendant l'été et donc, de se multiplier extrêmement rapidement. Leur haut taux de reproduction, ainsi que leur cycle de vie court, font de la gestion des pucerons un véritable défi.

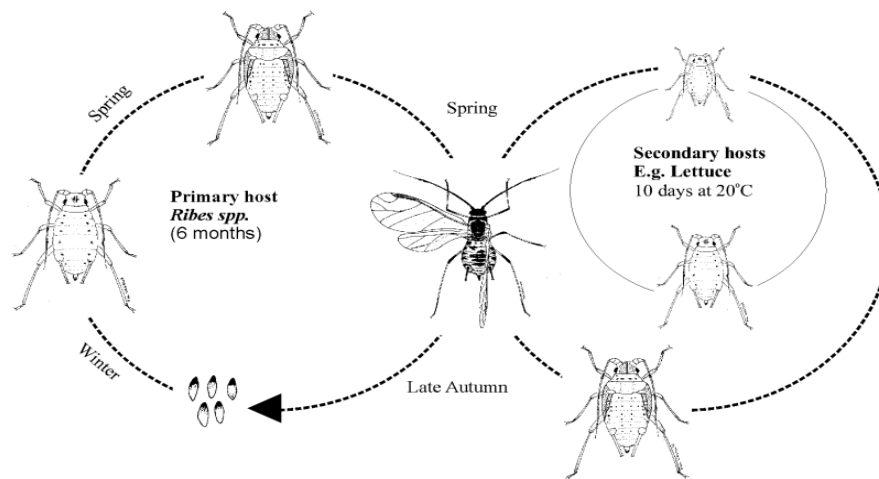


Figure 1. Cycle de reproduction de *N. ribisnigri*. Source: Vegetable industry development project, Australian Vegetable Industry Development Network, http://savegido.arris.com.au/index.php?page=lettuce_aphid_detected_in_victoria.

La plante hôte des pucerons influence leurs paramètres de valeur adaptative. Ainsi, le temps de développement d'un puceron, sa fécondité et sa survie peuvent différer sur deux cultivars d'une même espèce (Morgan et al., 2001; Brewer & Elliott, 2004; Liu & MC Creight, 2006; Razmjou et al., 2006). Le puceron du coton *Aphis gossypii* Glover a un temps de développement 20% plus long sur 'Aramon' comparé à 'Sporu', deux cultivars de concombre (*Cucumis sativus* L.) (van Steenis & El-Khawass, 1995). De même, le taux intrinsèque de croissance de la population sur le cultivar 'Aramon' est 15% plus faible que sur le cultivar 'Sporu'.

Nasonovia ribisnigri (Mosley)

Les pesticides de contact sont peu efficaces contre *N. ribisnigri* puisque cette espèce se retrouve principalement à l'intérieur de la tête de la laitue, sur les nouvelles feuilles. Les pucerons ailés engendrent de multiples infestations secondaires, des applications fréquentes de pesticides sont donc nécessaires. En somme, le contrôle des pucerons de la laitue est assez onéreux, puisque les pucerons peuvent ré-infester le champ en tout temps, de mai à septembre.

Le puceron de la laitue cause des dommages esthétiques, rendant le plant impropre à la vente. Les sites d'alimentation du puceron sur le plant sont souvent marqués par des nécroses et des boursouflures. Le puceron excrète du miellat, formant ainsi une couche collante sur les feuilles, où les résidus (exuvies et autres) de pucerons restent collés (Emmett, 1992). De plus, cette abondante substance sucrée sécrétée par le puceron permet à la fumagine (Ascomycetes) de croître sur les feuilles et peut diminuer l'action photosynthétique de la plante (Dedryver et al., 2010). Le puceron de la laitue transmet la mosaïque du concombre et peut-être la jaunisse de la betterave

type ouest (Vernon & Mackenzie, 1994). Il n'y a pas d'indices qu'il soit vecteur de la mosaïque de la laitue.

2.33 Ennemis naturels

Certains virus représentent des agents infectieux pour les pucerons, mais les principaux ennemis naturels microbiens de ces insectes au champ sont les champignons, principalement retrouvés dans la division des Zygomycota et Ascomycota (Völkl et al., 2007). Une variété d'espèces prédatrices retrouvées dans les ordres des Coléoptères (coccinelles, carabes, staphylins, cantharides), Diptères (syrphes, cécidomyies), Neuroptères (chrysopes, hémerobes), Hétéroptères (anthocorides, mirides, nabides) et Dermaptères (forficules) (Völkl et al., 2007) attaquent les pucerons. Parmi les insectes parasitoïdes, toutes les espèces de la sous-famille Aphidiinae (Hyménoptères : Braconidae), quelques genres dans la famille des Aphelinidae (Hyménoptères) et quelques espèces de la famille des Cecidomyiidae (Diptères) se développent comme endoparasitoïdes de pucerons, avec une larve complétant son développement dans chaque hôte (Völkl et al., 2007; Boivin et al., 2012). Les ennemis naturels des pucerons jouent un rôle important dans la réduction du nombre de pucerons en champs. Leur utilisation en lutte biologique peut être le facteur décisif dans la prévention des dommages causés par les pucerons ravageurs (Powell & Pell, 2007).

Aphidius ervi Haliday

Aphidius ervi est un microhyménoptère cosmopolite de la famille des Braconidae (Stary, 1978). Il parasite un large éventail de pucerons pouvant être retrouvés sur plusieurs familles de plantes hôtes, comme les *Poaceae* et les *Leguminosae*. Cette espèce est généraliste au niveau de l'habitat, mais spécialiste modérée au niveau de

l'hôte (Stilmant et al., 2008). Le comportement de nutrition des pucerons sur les plantes peut induire une émission de composés volatils par celles-ci, servant de substance attractive pour ce parasitoïde. Par le fait même, *A. ervi* répond faiblement aux plantes non endommagées ou aux composés chimiques induits par d'autres pucerons non hôtes se nourrissant (Powell et al., 1998; Battaglia et al., 2000). Depuis plusieurs années, ce parasitoïde est devenu un des parasitoïdes les plus utilisés dans les programmes de lutte contre les pucerons (Powell & Wright, 1988).

Aphidius ervi est une espèce haplodiploïde (comme les hyménoptères en général), ce qui signifie que la femelle est diploïde (i.e., son génome contient une copie des chromosomes de chacun des deux parents) et que le mâle est haploïde (i.e., son génome contient seulement une copie des chromosomes de la mère) (Gullan & Cranston, 2005). Les œufs fertilisés permettent le développement de femelles diploïdes, tandis que les œufs non-fertilisés donnent des mâles haploïdes (parthénogénèse). Le sexe de chaque descendant peut être contrôlé par la mère (Godfray, 1994). *Aphidius ervi* dépose ses œufs à l'aide de son ovipositeur à l'intérieur des pucerons. L'œuf donne naissance à une larve qui passe par quatre stades larvaires, se développant à l'intérieur du puceron hôte. On dit que le puceron est momifié lorsque l'apparence extérieure du puceron se modifie; il devient globuleux et change de couleur. Durant ce processus de momification, la larve du parasitoïde tisse un cocon de soie à l'intérieur de la cuticule de son hôte, ce processus entraîne le durcissement et l'assèchement de la cuticule du puceron (Godfray, 1994). Lorsqu'*A. ervi* atteint le stade adulte, celui-ci découpe un orifice dans le puceron momifié et en émerge, environ quatre jours plus tard.



1.



2.

Figure 2. (1) Pucerons momifiés par un *Aphidius* sp. (2) *Aphidius ervi* adulte insérant son ovipositeur dans un puceron. Source : Société Viridaxis, www.viridaxis.com/index.html, Université catholique de Louvain.

Aphidius ervi démontre une stratégie d'oviposition plastique en réponse aux différentes espèces et stades larvaires d'hôtes (He et al., 2011). Par exemple, dans une expérimentation de non-choix avec le puceron de la digitale (*Aulacorthum solani* (Harris)), *A. ervi* a un succès d'oviposition significativement plus élevé lorsqu'il attaque le deuxième stade larvaire de son hôte. Par contre, dans un test de non-choix avec le puceron vert du pêcher (*M. persicae*), *A. ervi* obtient un taux plus élevé de parasitisme au troisième et quatrième stade larvaire. Les résultats des études effectuées par Henry et al. (2006, 2009) suggèrent que les femelles d'*A. ervi* recherchent leur hôte de façon consistante avec la théorie de recherche optimale, effectuant un compromis entre le temps de manipulation et le retour en valeur adaptative pour la grosseur et le nombre de descendants.

Texte de transition

Les deux prochains chapitres sont rédigés sous forme d'articles scientifiques, en anglais. Ces chapitres présentent les expérimentations effectuées, l'analyse des résultats, puis une discussion portant sur les résultats. L'effet de la résistance partielle de la laitue sur le puceron de la laitue et un de ses parasitoïdes, *A. ervi*, a été mesuré dans le premier chapitre : "*Partial aphid resistance in lettuce negatively affects parasitoids*". Le deuxième chapitre, "*Patch experience changes host selection behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi**", investigate le comportement de sélection de l'hôte par *A. ervi* lorsque la femelle exploite différents agrégats de *N. ribisnigri*.

3. Partial aphid resistance in lettuce negatively affects parasitoids

Marie-Eve Lanteigne^{1,2}, Jacques Brodeur², Sylvie Jenni¹ & Guy Boivin¹

¹

Horticultural Research and Development Centre (HRDC), Agriculture and Agri-Food
Canada, 430 boul. Gouin, Saint-Jean-sur-Richelieu, Québec, Canada, J3B 3E6

²

Institut de Recherche en Biologie Végétale, Département de sciences biologiques,
Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, Québec, Canada, H1X 2B2

Keywords

Nasonovia ribisnigri, *Aphidius ervi*, ecological sink, biological control, plant resistance,
tritrophic interaction

3.1 Abstract

Resistance to the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Mosley) (Hemiptera: Aphididae), a major pest of cultivated lettuce (*Lactuca sativa* L.), is governed by two alleles, Nr (complete resistance) and nr (partial resistance). This study investigated the effects of partial plant resistance on the lettuce aphid and one of its parasitoids, *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae). Aphids were reared on susceptible (*L. sativa* var. Estival; S) or partially resistant (*Lactuca serriola* PI 491093; PR) lettuce, and next parasitized by *A. ervi* females. Fitness proxies were measured for both aphids and parasitoids. Developmental time to adult stage took longer for alate and apterous aphids (an average of 3.5 and 1.5 additional days, respectively) on PR than on S lettuce and fecundity of alate aphids reared on PR lettuce was reduced by 37.8% relative to those reared on S lettuce. Size (tibia length) and weight of aphids reared on PR lettuce were lower than for aphids reared on S lettuce, from the third and second instar onward, respectively. Parasitism of aphids reared on PR plants resulted in lower parasitoid offspring emergence (-49.9%), lower adult female (-30.3%) and male (-27.5%) weight, smaller adult female (-17.5%) and male (-11.9%) size, and lower female fecundity (37.8% fewer eggs) than when parasitoids developed from aphids reared on S plants. Our results demonstrate that partial aphid resistance in lettuce negatively affects both the second and third trophic levels. Host plant resistance in cultivated lettuce may therefore create an ecological sink for aphid parasitoids.

3.2 Introduction

Components of host plant quality such as nutrients, resistance to herbivory and environmental variables (e.g. nitrogen fertilisation) affect herbivore fitness (Awmack & Leather, 2002) and, eventually, the third trophic level, i.e. the natural enemies of the herbivore (Ode, 2006). Host plant resistance is defined by the sum of genetically inherited attributes that result in species or varieties being less susceptible to feeding damage by herbivores than plants without those attributes (Smith & Clement, 2012). Three types of host plant resistance to herbivores, induced or constitutive, have been characterized (Smith & Clement, 2012): 1) antixenosis, also known as no-preference, affects herbivore behaviour leading to plant rejection or delayed acceptance; 2) antibiosis reduces herbivore fitness by impairing developmental and reproductive parameters; 3) tolerance wherein plants have the capacity to produce a similar yield regardless of herbivory.

All of the above types of host plant resistance can be effective against aphids (van Emden, 2007). Several resistance genes have been identified such as Rag1, Rag2 or Rag3 genes against the soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura), RAP1 gene against the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* (Harris)), and Ra or Lra genes against the lettuce root aphid (*Pemphigus bursarius* (L.)) (Dogimont et al., 2010). Aphids able to survive on resistant plants typically incur a sub-lethal reduction in fitness. For example, the development time of the cotton aphid *Aphis gossypii* Glover reared on a partially resistant cucumber cultivar (Aramon) is approximately 20% longer than when reared on a susceptible cultivar (Sporu) (van Steenis & El-Khawass, 1995). Aphid size and behaviour can also be affected when aphids feed on resistant host plants. The resultant smaller aphids can be less able to defend themselves against natural enemies (van

Emden, 1995), but they can also be less attractive and suitable for those natural enemies (Kouamé & Mackauer, 1991).

As parasitoids obtain resources for growth and survival from a single host individual, their fitness is closely linked to the overall quality of the hosts attacked (Godfray, 1994). It is thus expected that hosts reared on low quality food, such as a resistant plant, may negatively impact the fitness of parasitoids (Ode, 2006). One recent study indicates that *Aphidius colemani* Viereck performs poorly on soybean aphids feeding on a resistant cultivar than on soybean aphids feeding on a susceptible cultivar; fewer mummies were produced and parasitoid offsprings weighed less when they emerged from aphids reared on resistant plants (Ode & Crompton, 2013).

Resistance to the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* Mosley (Hemiptera: Aphididae), biotype 0 was first reported in wild lettuce, *Lactuca virosa* L., accession IVT 280 and was characterized as complete (i.e., virtually no aphid survival) (Eenink et al., 1982 a, b). Subsequent studies showed that aphid resistance was due to the Nr gene that was then transferred to cultivated lettuces (McCreight, 2008). Resistant cultivars are now commercialized at a large scale (McCreight, 2008), the resistant cultivar IVT 280 being the source of resistance for all currently available aphid-resistant lettuce cultivars (McCreight & Liu, 2012). Complete and partial resistance to *N. ribisnigri* are conditioned by two alleles, Nr (complete resistance) and nr (partial resistance) (McCreight & Liu, 2012), known to cause antibiosis (van der Arend, 2003) and antixenosis (Liu & McCreight, 2006) as well as having sub-lethal negative fitness effects on surviving individuals.

Recent studies report the occurrence of resistance-breaking *N. ribisnigri* biotypes in Europe (Thabuis et al., 2011). Aphids that bypass lettuce resistance may experience fitness reduction similar to aphids developing on partially resistant host plants. The current study investigates under laboratory conditions the effects of lettuce partial resistance on fitness of *N. ribisnigri* and one of its parasitoids, *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae).

3.3 Materials and Methods

3.31 Plant genotypes

The susceptible variety, *L. sativa* var. Estival, a heavy crisphead lettuce susceptible to *N. ribisnigri*, possesses neither the Nr gene nor the nr gene (Jenni & Emery, 2009). The wild lettuce *L. serriola* accession PI 491093 shows partial resistance to *N. ribisnigri* due to a single dominant gene (Nr) that appears to be identical to the gene for complete resistance in *L. virosa* accession IVT 273 and allelic to the gene for complete resistance in *L. virosa* accession IVT280 (McCreight & Liu, 2012). The seeds were provided by the U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Salinas, CA, U.S.A.

Seedlings of susceptible (S) and partially resistant (PR) lettuce were cultivated in climate-controlled rooms at $18\pm 2^{\circ}\text{C}$, $50\% \pm 10\%$ r.h., and with a 16L:8D photoperiod. Plants were watered daily, fertilized three times/week with 20N-8N-20K (0.75 g/l) and two times/week with 14N-0P-14K (1.0 g/l) while watering. Because plant resistance to aphids tends to increase with age and the rate of this increase can differ between varieties (van Emden & Bashford, 1971), all plants used were of similar age (40-50 days old) to minimize variation in plant resistance.

3.32 Aphids

Nasonovia ribisnigri colonies were established from individuals collected in Sainte-Clotilde (Québec, Canada) and maintained on S lettuce plants (*L. sativa* var. Estival) at $17 \pm 1^\circ\text{C}$, $50\% \pm 10\%$ r.h. and under a L14:D10 photoperiod.

In order to obtain cohorts of *N. ribisnigri* of specific age classes, about 60 apterous, parthenogenetic adult aphids were left in 2.5 cm diameter clip-on cages (about 5 aphids per cage) on a lettuce plant of a given treatment for 12 h (Barrette et al., 2010). Clip-on cages were made of Petri dishes held onto the lettuce leaf by a hairgrip (van Helden et al., 1993). A hole sealed by muslin attached with transparent glue was present for aeration. After 12 h, adults were removed and five offspring were left in each cage. Alate and apterous individuals were further distinguished in all experiments and treated separately.

3.33 Parasitoids

Aphidius ervi is a cosmopolitan micro-hymenopteran that parasitizes a large range of aphid species (Stilmant et al., 2008). It demonstrates a plastic oviposition strategy in response to host species and larval instars (He et al., 2011). The host is recognized visually and by antennal contact, but final acceptance depends on host quality perceived by ovipositor insertion.

Mummified aphids with *Aphidius* inside were purchased from Koppert (Québec, Canada) and colonies were maintained on *N. ribisnigri* reared on S lettuce seedlings kept at $16 \pm 1^\circ\text{C}$, $50\% \pm 10\%$ r.h. and a L18:D6 photoperiod.

Cohorts of *A. ervi* females were obtained by exposing second-instar aphids to female parasitoids (parasitoid: host ratio of 1:10) in Petri dishes (2.5 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce. After a period of 4 h, the parasitoid was removed and aphids were placed in Petri dishes (12 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce and a moist filter paper and reared until parasitoid emergence. Newly-emerged parasitoids had access to dilute honey solution (20%) and males and females were kept together in Petri dishes (12 cm diameter) to allow mating. Female parasitoids used in experiments were mated, 36 ± 12 h-old, naïve (no previous host experience) and randomly selected (Barrette et al., 2010).

All experiments were performed at $20 \pm 1^\circ\text{C}$, $50 \pm 10\%$ r.h., and with a L16:D8 photoperiod.

3.34 Aphid fitness

The following fitness proxies were measured for *N. ribisnigri* reared on either S or PR lettuce: mortality, total developmental time, tibia length, fresh weight, proportion of reproductive aphids, number of progeny per adult and longevity. To determine developmental time and mortality, first-instar aphids aged 6 ± 6 hours were reared on either S or PR lettuce. Aphids were placed in groups of five in clip-on cages (two cages per plant) along the rib of a central leaf of the plant. A total of 100 aphids were tested per treatment (5 aphids X 2 cages X 10 plants) with experiments being conducted in six blocks separated in time. Aphid instars were noted daily until death, exuviae being used to determine molting (Diaz & Fereres, 2005).

To measure growth rate, 250 first-instar aphids (6 ± 6 h) were reared on either S or PR lettuce (5 aphids X 2 cages X 25 plants). For each larval instar and per treatment, 50

aphids were individually weighed with an *Ohaus Analytical Plus* balance (precision 10^{-5} g). In addition, the two hind tibiae of each individual were removed and measured using a numerical image analysis software linked to a video camera (Pixel-Link μ Scope), under 8X magnification. Tibia length is considered a reliable proxy of insect size (Ismail et al., 2010; Kant et al., 2012). For each individual, the mean length of the two hind tibiae was used in the analyses.

To measure the effect of host plant resistance on *N. ribisnigri* fecundity, 20 alate adults (± 6 h after molting) were placed individually in clip-on cages on either S or PR lettuce plants (maximum three cages per plant). Alates were selected because the majority of aphids that develop on PR lettuce are alate (van der Arend, 2003). Four treatments were selected to discriminate between the impacts of the host plant experienced by aphids during either their immature or reproductive life on total fecundity.

- (i) *N. ribisnigri* reared on S lettuce, then kept on S lettuce at the adult stage;
- (ii) *N. ribisnigri* reared on S lettuce, then transferred to PR lettuce at the adult stage (± 12 h after molting to the adult stage);
- (iii) *N. ribisnigri* reared on PR lettuce, then kept on PR lettuce at the adult stage;
- (iv) *N. ribisnigri* reared on PR lettuce, then transferred to S lettuce at the adult stage (± 12 h after molting to the adult stage).

Offspring production was monitored daily and aphid nymphs were removed every second day. The experiment was conducted until death of the female aphid.

3.35 Parasitoid fitness

We compared the fitness of parasitoids that developed on aphids reared on either S or PR lettuce plants. To obtain first-instar aphid cohorts (± 6 h), 100 *N. ribisnigri* adults were left for 12 h on either S or PR lettuce (5 aphids X 2 cages X 10 plants). Adults were removed and first-instar aphids were reared to their second instar. Second-instar aphids were then placed in Petri dishes (2.5 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce. This type of lettuce was chosen because *A. ervi* spends less time on excised leaves of PR than on S lettuce (M.E. Lanteigne, personal observation), probably because PR lettuce has more prominent trichomes than S lettuce (Sütterlin & van Lenteren, 1997). Female parasitoids were left in Petri dishes at a parasitoid: host ratio of 1:10 for 4 hours. Parasitoids were then removed and parasitized aphids were moved to the same type of lettuce (PR or S) on which they had developed.

To compare *A. ervi* larval development within its host before mummification, 16 parasitized aphids from each treatment were dissected eight days after parasitism. Parasitoid larvae were removed from the aphid and their diameter measured (as described above for aphid tibia).

To measure *A. ervi* successful parasitism in aphids from PR or S lettuce and parasitoid fitness proxies, about 500 aphids from each treatment were parasitized (under previously described conditions) and reared on the same type of lettuce (40 aphids per plant) kept in muslin cages. A minimum of 4 blocks, separated in time, were performed for S (4 replicates) and PR lettuce (9 replicates). Higher aphid mortality on PR lettuce led to additional replicates. Mummies obtained from each treatment were isolated in plastic capsules until emergence. Newly-emerged parasitoids were provided with dilute honey

solution (20%), and their development time noted. Newly-emerged adults (± 12 h) were sexed, weighed with a precision balance, and the length of their two hind tibiae measured. Females were then dissected and the number of mature eggs determined under a microscope (10 X magnification), mature eggs having a lemon shape (Barrette et al., 2009).

3.36 Statistical analyses

Mean percent *N. ribisnigri* mortality per aphid instar was compared between S and PR lettuce with an exact binomial test. To compare mean developmental time, weight, and tibia length for each instar when reared on S or PR lettuce, we used either t-tests or Wilcoxon tests, depending on whether parametric assumptions were upheld or not. Since residuals of ANOVAs were non-normally distributed when analysing aphid longevity and progeny number, we used a GLM with Gamma errors (reciprocal link function) and Poisson errors (log link function), respectively. Percentages of reproducing aphids were compared using a Chi-square test. Survival of *A. ervi* immatures was analyzed with an exact binomial test. Parasitoid larva diameter, emergence, adult weight, adult tibia length and egg number were compared with t-tests or Wilcoxon tests, depending on whether parametric assumptions were upheld or not. Sex ratios were compared with a Chi-square test. All statistical analyses were carried out using R software version 2.15.2 (R Development Core Team, 2012).

3.4 Results

3.41 Aphid fitness

Total mortality of *N. ribisnigri* during immature development was much higher on PR lettuce (84.3 \pm 21%) than on S lettuce (4.4 \pm 8.1%), the difference being significant at each

larval instar (Figure 3). For each instars, aphid development was longer on PR than on S lettuce, but a significant difference was noted only for apterous fourth instars. ($W=79.5$, $P=0.016$) (Figure 4). However, *N. ribisnigri* total developmental time was significantly longer on PR than on S lettuce for both apterous ($W=32.5$, $P<0.0001$) and alate ($W=35$, $P<0.0001$) individuals (Figure 4).

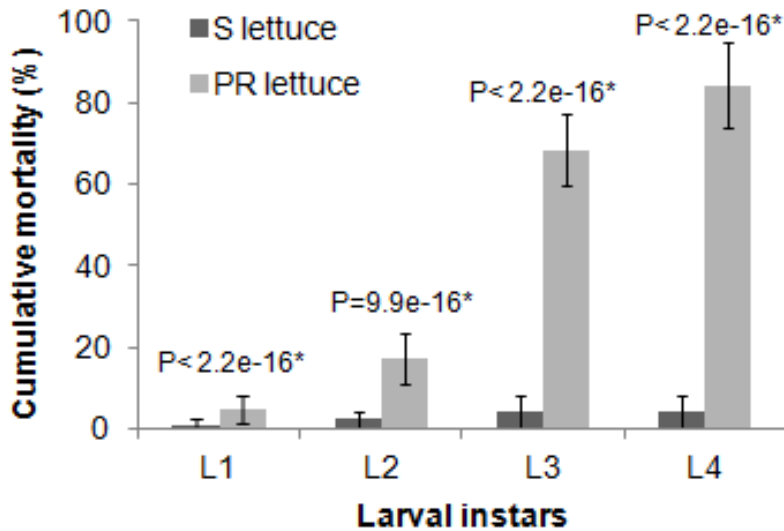


Figure 3. Mean cumulative percentage of *Nasonovia ribisnigri* mortality (\pm SD) at each larval instar when reared on susceptible (S; $N = 91$ individuals) or partially resistant (PR; $N = 107$) lettuce. *Significant difference between treatments.

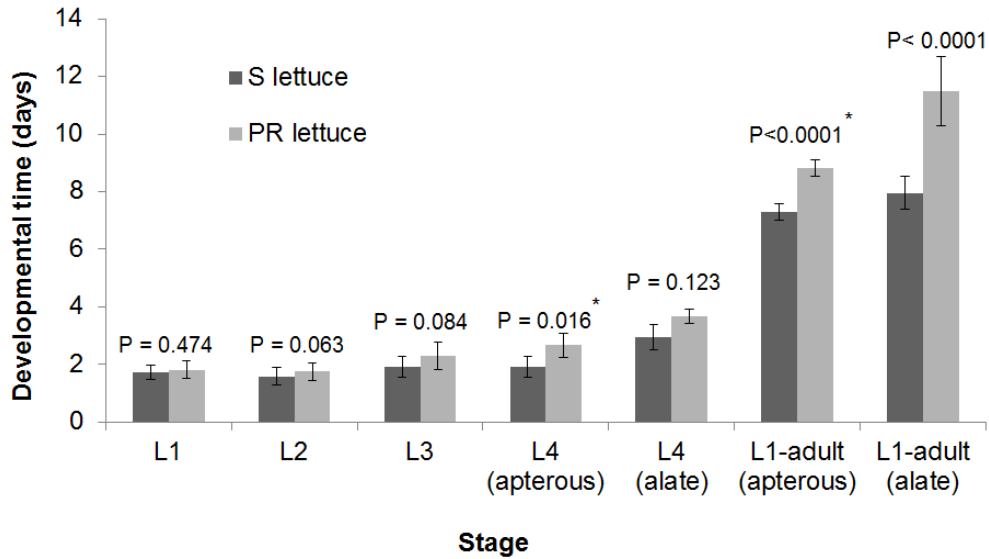


Figure 4. Developmental time of larval instars and total developmental time (L1 until adult stage) of *Nasonovia ribisnigri* (days; $X \pm SD$) when reared on susceptible (S) and partially resistant (PR) lettuce. *Significant difference between treatments.

Since the weight and the tibia length of *N. ribisnigri* adults were similar for alate and apterous aphids on both lettuce types (weight on S lettuce: $t=0.991$, $P=0.327$; weight on PR lettuce: $t=-1.385$, $P=0.174$; tibia length on S lettuce: $t=0.855$, $P=0.397$; tibia length on PR lettuce: $t=0.955$, $P=0.346$), data were pooled. Aphids that developed on S lettuce were significantly heavier from the second larval stage (L2) to the adult stage than aphids reared on PR lettuce (Figure 5) (L1: $W=17$, $P=0.95$; L2: $W=2558.5$, $P<0.0001$; L3: $W=3105.5$, $P<0.0001$; L4: $W=2604$, $P<0.0001$; Adult: $W=1622.5$, $P<0.0001$). Similarly, aphids reared on PR lettuce had shorter tibia than aphids reared on S lettuce, the difference being significant from the third larval instar onward (Figure 5) (L1: $W=1134$, $P=0.268$; L2: $W=1538$, $P=0.623$; L3: $W=226$, $P<0.0001$; L4: $W=2167$, $P<0.0001$; Adult: $W=1755$, $P<0.0001$).

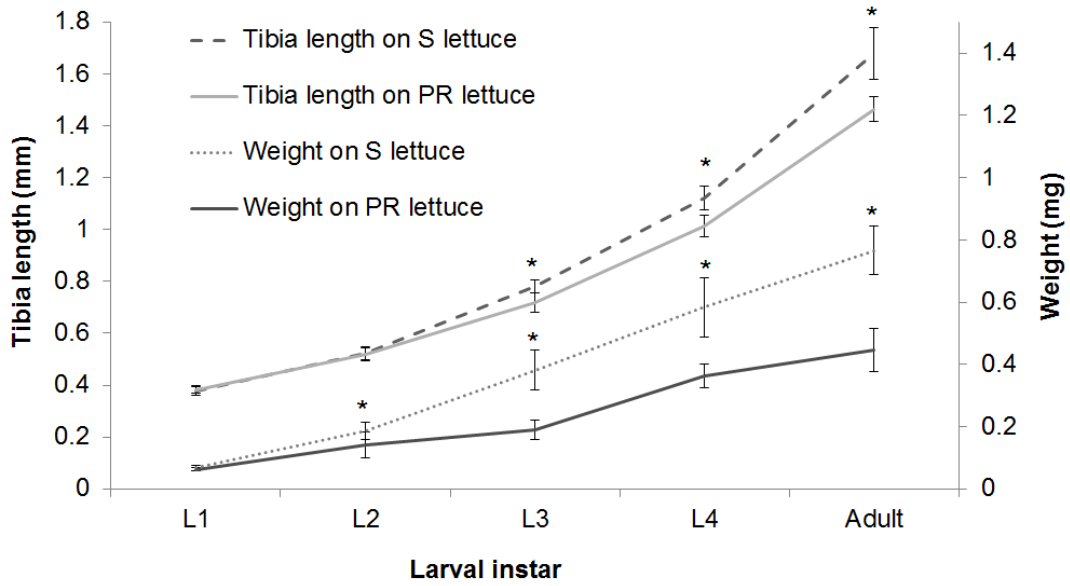


Figure 5. Tibia length (mm; $X \pm SD$) and weight (mg; $X \pm SD$) of *Nasonovia ribisnigri* larval instars when reared on susceptible (S) and partially resistant (PR) lettuce. *Significant difference between treatments.

The type of lettuce on which immature aphids were reared and the type of lettuce on which adult aphids were placed did not significantly affect the proportion of reproductive aphids when compared to aphids reared and kept at the adult stage on S lettuce (developed on S and transferred on PR lettuce at the adult stage, 75% ($X^2=0.94$, $P=0.33$); developed on PR and transferred on S lettuce, 50% ($X^2=0$, $P=1.00$); developed on PR and maintained on PR lettuce, 47.4% ($X^2=1.23$, $P=0.267$)) in comparison (Figure 6A). There was a significant interaction between lettuce type during immature development and lettuce type at the adult stage on the number of progeny per adult ($z=5.84$, $P<0.0001$); transferring aphids to PR plants reduced the number of progeny per adult when aphids were reared on S plants. However, for immature aphids reared on PR plants, no difference in the number of progeny per adult was detected when aphids were

transferred to S plants (Figure 6B). In the absence of significant interaction ($t=-1.765$, $P=0.082$), the type of lettuce onto which immature aphids were reared had no impact on longevity ($t=1.144$, $P=0.256$) (Figure 6C). However, independently of the type of plants where immature aphids were reared, adults feeding on PR plants had a significant reduced longevity ($t=-3.69$, $P<0.001$).

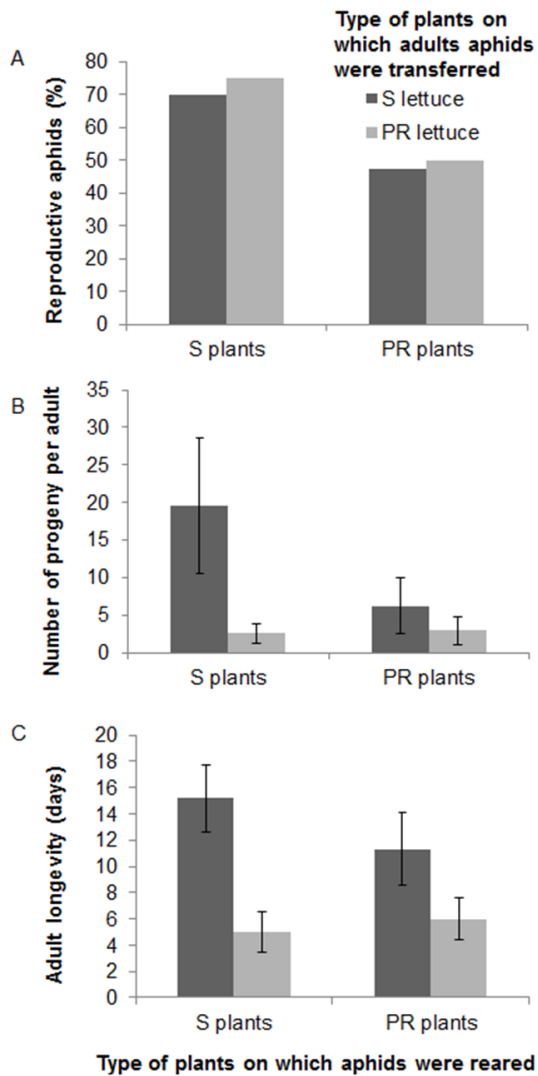


Figure 6. Proportion of reproductive alate ($X\pm SD$) (A), number of progeny per adult ($X\pm SD$) (B), and adult longevity (days; $X\pm SD$) (C) of *Nasonovia ribisnigri* reared on S or PR lettuce, and maintained at the adult stage on PR or S lettuce.

3.42 Parasitoid fitness

When aphids were dissected eight days after parasitism, *A. ervi* larvae were significantly larger in aphids developing on S ($486.4 \pm 184.7 \mu\text{m}$) than on PR ($298.6 \pm 137.4 \mu\text{m}$) lettuce ($W=267$, $P<0.0001$). Fewer parasitoids emerged from aphids reared on PR than on S lettuce ($\chi^2=169.24$, $P<0.0001$). Only 33 (5.9%) *A. ervi* emerged from the 557 aphids reared on PR lettuce that had been stung by a female parasitoid, whereas 254 (55.8%) parasitoids emerged from the 455 stung aphids reared on S lettuce. However, parasitoid immature developmental time was similar for individuals developing in aphids reared on S or PR lettuce, for both females (S: 16.9 ± 1.24 days; PR: 17.3 ± 1.1 days; $t=-0.941$, $P=0.365$) and males (S: 16.1 ± 1.3 days; PR: 16.2 ± 1.6 days; $t=-0.283$, $P=0.78$).

Although a lower proportion of females emerged from aphids reared on PR lettuce (33.3%) than from aphids reared on S lettuce (48.8%), there was no significant difference ($\chi^2=1.835$, $P=0.176$).

Parasitoid females ($W=103.5$, $P<0.01$) and males ($W = 252.5$, $P<0.001$) emerging from aphids reared on S lettuce were significantly heavier than individuals emerging from aphids reared on PR lettuce (Table I). Tibias were longer for females ($W=147$, $P<0.001$) and males ($W=270$, $P<0.0001$) emerging from aphids reared on S lettuce than on PR lettuce (Table I). Furthermore, significantly more mature eggs were found in the ovaries of parasitoid females emerging from aphids reared on S rather than PR lettuce (Table I) ($W=93$, $P=0.006$).

Table I . Mean (\pm SD) weight, tibia length and number of mature eggs of newly emerged (\pm 12 hours) *Aphidius ervi* reared on *Nasonovia ribisnigri* aphids that developed on either susceptible (S) or partially resistant (PR) lettuce. *Significant difference between treatments.

	Males		Females	
	S lettuce	PR lettuce	S lettuce	PR lettuce
Weight (mg)	0.33 \pm 0.07	0.23 \pm 0.08*	0.40 \pm 0.08	0.29 \pm 0.08*
Tibia length (μ m)	621.9 \pm 45.0	513.1 \pm 77.9*	706.1 \pm 39.9	622.3 \pm 62.9*
Number of eggs	NA	NA	146.2 \pm 36.9	90.9 \pm 38.8*

3.5 Discussion

Partial plant resistance had a negative impact on both the lettuce aphid and its parasitoid, as observed in other tritrophic systems (e.g., Lundgren et al., 2009; Orr & Boethel, 1985). Survival of *N. ribisnigri* was reduced on PR lettuce compared to S lettuce as observed in other studies where aphids were reared on resistant lettuce (van Helden et al., 1993; Liu & McCreight, 2006; McCreight, 2008; McCreight & Liu, 2012). Total developmental time of *N. ribisnigri* was longer for both alate (3.5 days more) and apterous (1.5 days more) aphids when developing on PR rather than S lettuce. A similar result was observed for *A. gossypii* reared on cucumber (*Cucumis sativus* L.), where developmental time was approximately 20% longer on resistant than on susceptible cultivar (van Steenis & El-Khawass, 1995). Both the size and weight of *N. ribisnigri* were also lower when reared on PR lettuce. Aphid growth and developmental rate are affected by a wide range of both intrinsic and extrinsic factors such as diet quality, plant phenology, climate, maternal experience and morph (Awmack & Leather, 2007). Studies on the feeding behaviour of *N. ribisnigri* on susceptible vs. resistant lettuce using electrical penetration graph showed that *N. ribisnigri* spends less time ingesting sieve-element contents on resistant than on susceptible lettuce (Montllor & Tjallingii, 1989; van

Helden et al., 1993). For aphids that survived for a long period on resistant plants, our results show that growth rate was reduced suggesting that feeding is strongly suppressed. As aphids were confined on PR plants, the diet quality and the low uptake of sieve-element were probably the main factors impacting aphid fitness.

An increase in developmental time on partially resistant cultivar has consequences on the age distribution of aphid populations (van Steenis & El-Khawass, 1995). The resultant higher proportion of immatures in the aphid population could increase total parasitism rates because most aphidiine parasitoids show a preference for immature aphids over adults (Barrette et al., 2009). Smaller aphids may also be less able to defend themselves against natural enemies, and predators would require more individuals of small than large prey before satiation (van Emden, 1995). Furthermore, aphids that develop slowly are exposed to natural enemies for longer period of time. Those effects on aphid's fitness could thus bring an increase in parasitism or in quantity of prey consumed by predators, thereby an additional beneficial effect of partial plant resistance on natural enemies via the host aphid.

Interestingly, our results showed that *N. ribisnigri* reproduction is strongly influenced by the host plant experienced during the adult vs. immature stage. Fecundity and longevity of adult aphids were higher on S than on PR lettuce regardless of the host plant type used by larval instars. Moreover, the interaction between lettuce type during immature development and lettuce type at the adult stage also influenced aphid fecundity. In reproductive adults of many parthenogenetic aphid species, the distribution of embryo size is bimodal: the embryo complement comprises a few large and well-developed embryos and many small, undeveloped embryos (Douglas, 2003). When resources are limited, nutrients are committed only to those embryos that can develop to

parturition (Douglas, 2003), possibly reducing the total number of progeny. Furthermore, at the adult stage, host plant quality may impose a trade-off between longevity and reproduction for the aphid, thereby affecting both parameters.

Partial lettuce resistance to *N. ribisnigri* also had direct detrimental consequences on *A. ervi* fitness. Aphid hosts reared on PR lettuce were of low quality for parasitoid development, survival, size and reproduction. Because endoparasitic larvae rely exclusively on the host for nutrition, variation in the host's size and growth potential is a main limiting condition (Sequeira & Mackauer, 1994). Moreover, aphid parasitoid fecundity is generally assumed to vary with size, large females producing more eggs than small females (Cloutier et al. 1981; Shu-sheng, 1985). Reduction in weight, size and fecundity of *A. ervi* could therefore mainly be explained by the reduced *N. ribisnigri* size and/or nutritional quality. Similar effects of partial host resistance on the third trophic level have been reported in other tritrophic systems involving Aphidiinae (van Emden, 2007; Ode & Crompton, 2013). The poor quality of *N. ribisnigri* host reared on PR lettuce is also reflected in the tendency towards a parasitoid male-biased sex ratio. In *A. ervi* populations, sex-ratio of the progeny emerging from smaller hosts is male-biased (Wellings et al., 1986).

Each insect population exists within a source-sink system at a small spatial scale: some areas/resources generate individuals (source) while others consume individuals (sink) (Woiwod et al., 2001). For example, in North America, the invasive stink bug, *Halyomorpha halys* Stål acts as an egg sink for an indigenous egg parasitoid, *Telenomus podisi* Ashmead (Abram et al., 2013). This parasitoid accepts *H. halys* eggs at a rate comparable to a suitable, native host species even though *H. halys* eggs are not suitable for parasitoid development. The invasive stink bug causes the female

parasitoid to invest eggs that do not result in offspring production and therefore acted as an ecological trap for parasitoid populations. Similarly, PR lettuce may act as an ecological sink for aphid parasitoids. Our results showed that *A. ervi* accepted aphids reared on PR lettuce for oviposition, but a very low proportion of parasitized aphids developed into adults that have reduced fitness compared to parasitoids developing in aphids reared on S lettuce.

The presence of large areas of resistant or partially resistant crops could have a negative impact on agroecosystems through changes in trophic relationships. When herbivores are by-passing host plant resistance and as a result have a reduced fitness, we can expect negative effects on parasitoid populations. Many studies have focused on tritrophic effects of plant quality on natural enemies fitness (reviewed by Ode, 2006), but the consequences of resistant host plants on natural enemy populations remain poorly understood. In natural ecosystems, the negative effects of resistant phenotypes of wild plants should be smaller on natural enemies as resistant plants are sparsely distributed and express different levels and/or types of resistance. Female parasitoids experience a lower probability of encountering a host that developed on a resistant plant in a natural ecosystem than in an agroecosystem. Further studies are therefore desirable to provide a better understanding of the female parasitoid decision to accept low quality hosts.

3.6 Acknowledgments

We thank Danielle Thibodeau, Julie Frenette and Josianne Vaillancourt for their technical assistance and Paul Abram for his precious help in English. This research was financially supported by the Lettuce Foundation of Québec.

Texte de transition

L'effet de la résistance partielle de la laitue sur le puceron de la laitue et un de ses parasitoïdes, *A. ervi*, a été mesuré dans le premier chapitre. Nos résultats supportent l'hypothèse que la résistance partielle de la laitue, conférée par le gène nr, affecte négativement les deuxième et troisième niveaux trophiques. Ces résultats suggèrent que la résistance de la plante hôte peut mener à un puits écologique pour les parasitoïdes.

La décision de la femelle parasitoïde d'accepter un hôte affectant la valeur adaptative de ses descendants peut être prise parce que : (i) le parasitoïde ne reconnaît pas la mauvaise qualité de son hôte, (ii) le parasitoïde n'a aucune autre expérience d'oviposition préalable ou (iii) le parasitoïde ne peut pas comparer son hôte avec des hôtes de différente qualité à l'intérieur du même environnement. L'objectif du deuxième chapitre est d'investiguer le comportement de sélection de l'hôte par *A. ervi* lorsque la femelle exploite différents agrégats de *N. ribisnigri*.

4. Patch experience changes host selection behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi*

Marie-Eve Lanteigne^{1,2}, Jacques Brodeur², Sylvie Jenni¹ & Guy Boivin¹

¹

Horticultural Research and Development Centre (HRDC), Agriculture and Agri-Food Canada (AAFC), 430 boul. Gouin, Saint-Jean-sur-Richelieu, Québec, Canada, J3B 3E6

²

Institut de Recherche en Biologie Végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, Québec, Canada, H1X 2B2

Keywords

Nasonovia ribisnigri, ecological sink, partial plant resistance, trophic interactions, host quality assessment, foraging strategy

4.1 Abstract

We investigated host selection behaviour by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) when exploiting colonies of the lettuce aphid *Nasonovia ribisnigri* Mosley (Hemiptera: Aphididae). Sequences of three patches of different qualities were offered to a female parasitoid for two hours. High quality patches (HQ) consisted of 20 *N. ribisnigri* reared on susceptible lettuce; low quality patches (LQ) consisted of 20 *N. ribisnigri* reared on partially resistant lettuce and mixed quality patches (MQ) consisted of equal numbers (10) of aphids reared on both lettuce types. Parasitized aphids were then left to develop until parasitoid emergence. On the first patch encountered, the mean number of *A. ervi* mummies produced was significantly higher for HQ host patches (7.1 ± 5.0) than for LQ host patches (3.8 ± 4.5), indicating that patch quality assessment is absolute (with an innate knowledge before foraging) in *A. ervi*. This initial patch quality assessment can be modified with experience. When female *A. ervi* encountered a MQ patch, they modified their exploitation level on the following patch. Females increased their level of host acceptance on the third patch when three LQ patches were offered successively; accepting low-quality hosts could be preferable when better hosts are not currently available in the habitat. The two strategies combined, using an absolute and a relative estimation, could lead to optimal patch exploitation by *A. ervi*.

4.2 Introduction

The value of hosts used by female insect parasitoids varies according to their species, age, size, parasitism status and availability (density, travel time between patches) (Boivin et al., 2004). Accordingly, females must evaluate patch and host quality in order to optimize their foraging decisions (Godfray, 1994). Female parasitoids can estimate patch quality in a given habitat by (i) relying on information gleaned from the exploitation of previous patches (the forager gleans and retains information from patch to patch), (ii) using information perceived on arrival in the patch (the forager perceives sensory cues of plausible presence of resource) or (iii) sampling the patch (to inspect resource items gives the forager more accurate information of the estimate of patch quality) (Louâpre et al., 2011). Female parasitoids can estimate host quality visually and by antennal contact, but final acceptance depends of the host quality perceived by ovipositor insertion (Godfray, 1994). A foraging female endoparasitoid gleaning information from patch to patch can learn the distribution of resources among the patches and thereby estimate the probability of encountering a given patch type. The female could then adjust its foraging strategy according to these information, such behaviour being considered as Bayesian (McNamara et al., 2006; Valone, 2006).

Bayesian updating provides optimal learning rules in many foraging situations (McNamara et al., 2006; Valone, 2006), the central feature being the dependance of a given present behaviour on prior information and current experience (McNamara et al., 2006). The behavioural decision based on the estimate of the environment quality changes after each sample of the environment, possibly converging towards optimality. For foraging parasitoids, the behaviors expected to be modified by an estimation of host quality and host patch quality include the acceptance or rejection of hosts based on their

quality relative to the average host quality in the habitat and the duration of the exploitation of a given patch (patch residence time).

Aphidius ervi Haliday (Hymenoptera: Braconidae) is a cosmopolitan hymenopteran that parasitizes a large range of aphid host species (Stilmant et al., 2008). This parasitoid demonstrates plasticity in its oviposition strategy in response to different host species and larval stages (He et al., 2011). Sex-ratio of *A. ervi* at emergence shows a significant male bias in small hosts (Wellings et al., 1986). A study exploring the learned component to host color morphs preference in *A. ervi* (Langley et al., 2006) showed that this species exhibit an inherent preference for green aphid morphs of the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* (Harris)), but this preference shows plasticity; initial encounters with red aphid morphs lead to a greater probability of subsequent orientation towards red aphids. Results of this study suggest that *A. ervi* is able to combine previous experience with sampling information to change foraging decisions.

We have recently shown that *A. ervi* performs poorly on lettuce aphids (*Nasonovia ribisnigri* Mosley (Hemiptera: Aphididae)) reared on a partially aphid-resistant cultivar relative to an aphid-susceptible cultivar (Lanteigne et al., previous chapter). Fewer mummies were produced when aphids were reared on partially resistant plants, adult parasitoids were smaller, had a lower weight, and females had a lower fecundity (Lanteigne et al., previous chapter). Several resistant host plant cultivars have been developed against *A. ervi* hosts (Dedryver et al., 2010). However, the impact of such low quality hosts on host acceptance and allocation decisions by female *A. ervi* remains to be explored.

In this study, host plant resistance has been used to generate aphids of different quality. We investigated the host acceptance behaviour of *A. ervi* females when foraging on patches of high-quality hosts (HQ), reared on susceptible lettuce, low-quality hosts (LQ), reared on partially resistant plants and mixed-quality hosts (MQ). Six combinations (treatments) of three-patches sequence were offered to a female parasitoid. We used the number of parasitized aphids to quantify the host selection behaviour by *A. ervi* in relative (i.e., with patch experience or through sampling different host quality in a current patch) or absolute (i.e. with an innate knowledge before foraging) terms. Results contribute to determine whether *A. ervi* combines prior knowledge with current sample information to update estimates of environmental parameters in a Bayesian sampling context.

4.3 Materials and methods

4.31 Plant genotypes

Complete and partial resistance to *N. ribisnigri* are conditioned by two alleles: *Nr* (complete resistance) and *nr* (partial resistance) (McCreight & Liu, 2012) known to cause antibiosis (van der Arend, 2003) and antixenosis (Liu & McCreight, 2006). The susceptible variety *Lactuca sativa* var. Estival (hereafter S lettuce), a heavy crisphead lettuce, does not possess the *Nr* gene (Jenni & Emery, 2009) and was used to rear high-quality (HQ) aphids in our experiments. The wild lettuce *L. serriola* accession PI 491093 (hereafter PR lettuce) is partially resistant to *N. ribisnigri* and was used to produce low-quality (LQ) aphids. The partial resistance to lettuce aphid is due to a single dominant gene that appears to be identical to the gene for complete resistance in *L. virosa* accession IVT 273 and allelic to the gene for complete resistance in *L. virosa* accession IVT280, the source of resistance for all currently available aphid-resistant lettuce

cultivars (McCreight & Liu, 2012). Seeds were provided by the U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Salinas, CA, USA.

Seedlings of S and PR lettuces were cultivated in climate-controlled rooms at $18\pm 2^{\circ}\text{C}$, $50\%\pm 10\%$ r.h. with a L16:D8 photoperiod. Plants were watered daily, fertilized 3 times/week with 20N-8P-20K (0.75 g/l) and 2 times/week with 14N-0P-14K (1.0 g/l) while watering. Plant resistance to aphids tends to increase with age and the rate of this increase differs between varieties (van Emden & Bashford, 1971). In order to minimize variation in plant resistance, all plants used were of a similar age (40-50 days old).

4.32 Aphids

Nasonovia ribisnigri colonies were established from individuals collected in Sainte-Clotilde (Québec, Canada) and maintained on susceptible lettuce plants (*L. sativa* var. Estival) at $17 \pm 1^{\circ}\text{C}$, $50\% \pm 10\%$ r.h. and under a L14:D10 photoperiod.

In order to obtain cohorts of *N. ribisnigri* of specific age classes, about 60 apterous, parthenogenetic adult aphids were left in 2.5 cm diameter clip-on cages (about 5 aphids per cage) on a lettuce plant of a given treatment for 12 h (Barrette et al., 2010). Clip-on cages were made of Petri dishes held onto the lettuce leaf by a hairgrip (van Helden et al., 1993). A hole sealed by muslin attached with transparent glue was present for aeration. After 12 h, adults were removed and five offsprings were left to develop until the third instar. Based on the development time of *N. ribisnigri* under our rearing conditions on S and PR lettuce, third-instar nymphs were four days old. Aphids reared on PR lettuce have a lower weight and a smaller size than aphids reared on S lettuce (Lanteigne et al., previous chapter).

4.33 Parasitoids

Aphidius ervi is a cosmopolitan micro-hymenopteran that parasitizes a large range of aphid species (Stilmant et al., 2008). It demonstrates a plastic oviposition strategy in response to host species and larval instars (He et al., 2011). The host is recognized visually and by antennal contact, but final acceptance depends on host quality perceived by ovipositor insertion.

Mummified aphids with *Aphidius* inside were purchased from Koppert (Québec, Canada) and colonies were maintained on *N. ribisnigri* reared on S lettuce seedlings kept at $16 \pm 1^\circ\text{C}$, $50\% \pm 10\%$ r.h. and a L18:D6 photoperiod.

Cohorts of *A. ervi* females were obtained by exposing second-instar aphids to female parasitoids (parasitoid: host ratio of 1:10) in Petri dishes (2.5 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce. After a period of 4 h, the parasitoid was removed and aphids were placed in Petri dishes (12 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce and moist filter paper and reared until parasitoid emergence. Newly-emerged parasitoids had access to dilute honey solution (20%) and males and females were kept together in Petri dishes (12 cm diameter) to allow mating. Female parasitoids used in experiments were mated, 36 ± 12 h-old, naive (no previous host experience) and randomly selected (Barrette et al., 2010).

4.34 Experimental setup

To measure the level of patch exploitation, three patches of 20 third-instar aphids, confined within a Petri dish (2.5 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce, were successively offered to a female parasitoid. Three types of patch were offered to the

parasitoid: patches of high-quality hosts (HQ), reared on susceptible lettuce, low-quality hosts (LQ), reared on partially resistant plants and mixed-quality hosts (MQ), half of HQ hosts and half of LQ hosts on the same patch. Parafilm was used to seal the top of the Petri dishes. This aphid density is commonly encountered on infested lettuce by *N. ribisnigri* (M.E. Lanteigne, personal observation). The parasitoid was constrained to remain in each patch for two hours, to allow enough time for the female to exploit the patch. The parasitoid was then transferred with an aspirator to the next patch within 30 seconds.

Six treatments were tested:

- (i) Three consecutive patches of 20 LQ aphids;
- (ii) Three consecutive patches of 20 HQ aphids;
- (iii) 20 LQ aphids, 20 LQ aphids, 20 HQ aphids;
- (iv) 20 HQ aphids, 20 HQ aphids, 20 LQ aphids;
- (v) 20 HQ aphids, 20 MQ aphids, 20 HQ aphids;
- (vi) 20 LQ aphids, 20 MQ aphids, 20 LQ aphids.

Sixteen replicates were performed per treatment. At the end of the experiment, the parasitoid was removed and the aphids were placed in Petri dishes (12 cm diameter) with an excised leaf disc of S lettuce on moist filter paper and reared under the above-mentioned conditions until emergence of parasitoids. The number of mummified aphids and the offspring secondary sex ratio (number of males/total number of parasitoids) were determined. As percentage of non-emerged parasitoids were low for all type of patch (HQ=10.26±17.24, LQ=9.79±21.21, MQ=10.63±20.93), those data were not taken into account in the results. All experiments were performed at 20±1°C, 50 ± 10% r.h., and with a L16:D8 photoperiod.

4.35 Statistical analyses

The mean number of mummies from the first patch was calculated for both HQ (38 replicats) and LQ (37 replicas) patches and compared using a Wilcoxon test (parametric assumptions were not upheld). To examine the effect of previous patch experience on patch exploitation, we compared the number of mummies from each patch by treatment with neutral predictions (i.e., without previous patch experience effect) using a contingency table with chi-square. Neutral predictions were based on data obtained with exploitation of a patch by a parasitoid without experience (mean number of mummies in first patch for both HQ and LQ patches). Prediction for the MQ patch was intermediate between predictions of HQ and LQ patches. Sex ratios for each patch within a treatment were also compared using a chi-square test. All statistical analyses were carried out using R software version 2.15.2 (R Development Core Team, 2012).

4.4 Results

On the first patch encountered, the number of *A. ervi* mummies produced was significantly higher for HQ patches (7.1 ± 5.0) than for LQ patches (3.8 ± 4.5) ($W = 2270$, $P < 0.001$). For each of the three patches, the average number of mummies produced remained similar with neutrals predictions in the second (HQ, HQ, HQ), third (LQ, LQ, HQ) and fourth (HQ, HQ, LQ) treatment (Figure 7). The number of mummies remained constant for the first two patches of the first treatment (LQ, LQ, LQ) but significantly increased in the third patch (Figure 7). In treatments 5 and 6, where a MQ patch was offered in the middle of the sequence, the number of mummies produced decreased and increased when the MQ patch followed a HQ and LQ patch, respectively (Figure 7) but stayed constant in the third patch (Figure 7).

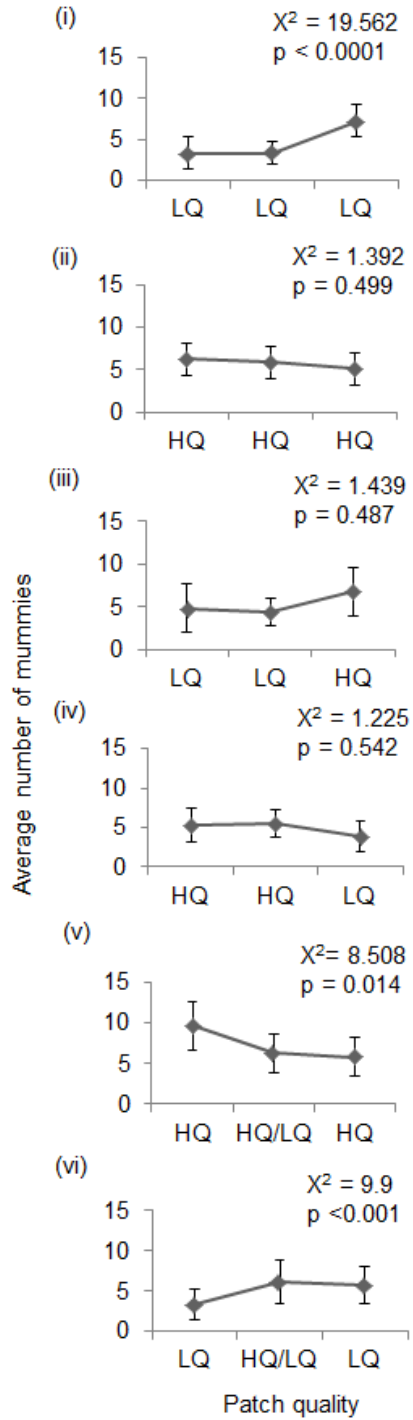


Figure 7. Number ($X \pm SD$) of mummies produced in each three successive patches of 20 *N. ribisnigri* aphids exploited by *A. ervi* ; three different patch quality were offered to parasitoids (HQ, LQ, MQ).

The secondary sex-ratios of parasitoid offspring (Figure 8) remained statistically constant for the three patches of the first (LQ, LQ, LQ), fourth (HQ, HQ, LQ), fifth (HQ, MQ, HQ) and sixth (LQ, MQ, LQ) treatments but decreased significantly in the second (HQ, HQ, HQ) and third (LQ, LQ, HQ) treatments (Figure 8).

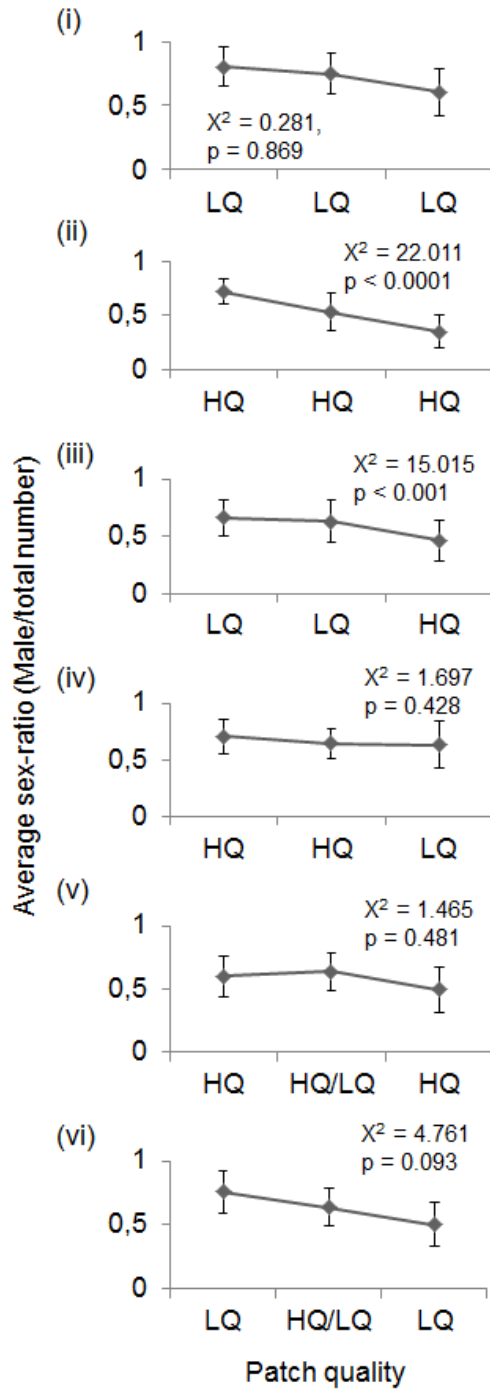


Figure 8. Sex ratio ($X \pm SD$) of *Aphidius ervi* offspring (proportion of males) emerging from parasited *Nasonovia ribisnigri* following exploitation of three successive patches of 20 aphids; three different patch quality were offered to parasitoids (HQ, LQ, MQ).

4.5 Discussion

Aphidius ervi females have the capacity to assess host quality in an absolute way; the average number of mummified *N. ribisnigri* in the first patch encountered was significantly higher for HQ patches (16.5% more mummies) than for LQ patches. Naive females thus use their innate knowledge and do not need experience with high and low quality aphids to assess host quality (Boivin et al., 2004).

Our results reveal that Bayesian updating process, as well as other mechanisms, are involved in host patch exploitation by *A. ervi*. When females moved from one HQ patch to another (treatment 2), the number of mummies remained constant, indicating that the females were not changing their patch exploitation strategies and can thus adequately estimate the first patch quality. While maintaining an optimal patch exploitation strategy when only high quality patches are encountered can be explained without Bayesian sampling, their behaviour does not exclude such sampling. If the estimate of the environmental parameters by the female is close to the real value in the first patch, the behavioural decision will stay similar in following similar quality patches. However, when three patches of LQ were offered successively to the parasitoid female, the exploitation level did not stay constant but rather increased in the third patch (treatment 1). As females only changed their patch exploitation in the third patch, increase in host exploitation results from others factors (like time limitation) than comparison between patch qualities. In a poor environment, the female reproductive success is likely to become time-limited as females could be unable to exploit enough suitable hosts in their life-time (van Baaren et al., 2005). *Aphidius ervi* could thus change her host exploitation relatively to patch experience because ovipositing in a low-quality host could be preferable if there is no access to better-quality hosts.

We predicted that female parasitoids would change their host selection behaviour after encountering patches containing MQ hosts. Females should favor HQ hosts and reject more frequently LQ hosts, following models predicting that host patch exploitation strategy by parasitoids to be fundamentally dynamic (Houston et al., 1988; Mangel, 1989). According to these models, the motivation to oviposit is determined by the interplay of physiological states variables (i.e., egg load and lifespan) and ecological state variables (i.e., host quality and host availability) (van Baaren et al., 2005). Our results did not support these predictions for *A. ervi*. When parasitoids were offered patches of MQ hosts, their level of exploitation increased when it followed a LQ patch and decreased when it followed a HQ patch. This was expected as MQ patch represent a higher quality patch than LQ and a lower quality patch than HQ. However, the level of exploitation then remained constant for the third patch, regardless of whether it was a HQ or LQ patch. *Aphidius ervi* thus seems to adjust her patch exploitation after each patch sampled, as a Bayesian forager. However, for a Bayesian forager, each sampling experience provides additional information, so that the estimate of environmental parameters gets closer to its real value as the number of samples increases (McNamara et al., 2006). As the patch exploitation does not increase for HQ or decrease for LQ in the third patch, it suggests that the parasitoid response implied works with a time extension. The parasitoid was allowed to compare between host qualities in the second patch so they could perceive the hosts heterogeneity. Female could then have adapted their exploitation behaviour in function of this perception, in order to select optimal patch exploitation for LQ and HQ hosts patch and continue to use this strategy in following patches.

In all treatments, except treatment four (HQ, HQ, LQ), offspring sex ratio tends to decrease along with the three patches offered, regardless of patch quality. Typically in aphid parasitoids, relatively more males are allocated to small hosts than to large hosts (Wellings et al., 1986). Where a HQ patch was offered after two LQ patches (treatment 3), a decrease in the sex-ratio of the progeny was expected, due to an increase in host quality. However, the tendency to a decreasing sex-ratio regardless of patch quality remains difficult to explain. It is possible that inexperienced females underestimate patch quality therefore allocate a male biased sex-ratio in first patches. We previously observed that patch exploitation could function with an innate estimation; this suggests that the female behavioural decision could differ from patch exploitation and sex allocation. Female could update their estimation of patch quality with previous experiences in order to allocate an optimal sex-ratio.

In regard of *A. ervi* ecology, the two strategies combined, using an absolute and a relative estimation, could lead to optimal host patch exploitation. Host quality could be unpredictable in a generation, due to change in host quality (size) in a given environment, but also between-generational, due to seasonal variations (Sequeira & MacKauer, 1993). In the innate estimate strategy, natural selection will probably select an estimate that is close to the average value of patch quality and, in the course of generations, females will use a marginal rate of fitness gain that will lead to optimal patch residence time, like proposed by the Marginal Value Theorem (Boivin et al., 2004). This strategy could be advantageous when there is a low variability between generations and a high variability within a generation. As *A. ervi* can discriminate between HQ and LQ patches without previous experience, females could adequately exploit their first patch. This innate estimation could then be improved by the female through environment sampling, so the female could then adjust her exploitation. As the size of *A. ervi* can

change during the season (Sequeira & MacKauer, 1993), females could change their strategy to the available host quality.

These results have implications in agro ecosystems where both susceptible and resistant cultivars are presents so different patch quality are encountered by a foraging parasitoid. As the patch exploitation of *A. ervi* remained similar after mixing patch quality, we could expect that the comparison between HQ and LQ hosts could decrease the total parasitism in a susceptible field near a resistant field. Contrarily, the presence of susceptible culture near resistant cultures could increase total parasitism in the resistant field. These results can provide an avenue of interest for the utilisation of susceptible lettuce in field of resistant plants. Insert patches of susceptible plants near resistant cultures could improve the natural detrimental effects on herbivores of parasitoids.

4.6 Acknowledgments

We thank Danielle Thibodeau, Julie Frenette and Josianne Vaillancourt for technical assistance and Paul Abram for his precious help in English. This research was financially supported by the Lettuce Foundation of Québec.

5. Conclusion générale

Les objectifs de cette étude étaient d'examiner les impacts de la résistance de la laitue sur le deuxième et le troisième niveau trophique. Les effets de la laitue partiellement résistante sur le développement et la fécondité du puceron de la laitue ont été comparés avec ceux de la laitue susceptible et l'impact de la qualité nutritive du puceron (élevé sur de la laitue susceptible versus résistante) sur la valeur adaptative du parasitoïde a été mesuré. La reconnaissance de la qualité des pucerons comme hôte par la femelle a été étudiée, afin de savoir si celle-ci reconnaît ses hôtes de manière absolue et/ou relative.

Les résultats du premier chapitre nous ont permis de démontrer que la résistance partielle au puceron nuit, non seulement au deuxième niveau trophique, mais aussi au troisième niveau trophique, comme observé dans d'autres systèmes tritrophiques (Kauffman & Flanders, 1985; Orr & Boethel, 1985, 1986; van Emden, 2007; Ode & Crompton, 2013). Nos résultats ont démontré qu'*A. ervi* accepte les pucerons de la laitue partiellement résistante pour la ponte, malgré qu'un nombre réduit de parasitoïdes se développe jusqu'au stade adulte. Les parasitoïdes émergeant de ces pucerons de faible qualité ont une valeur adaptative réduite. Puisque les cultures résistantes aux pucerons sont couramment utilisées en agriculture (Dogimont et al., 2010) et que ces cultures impliquent une concentration importante de plants résistants, la résistance des plantes hôtes peut représenter un puits écologique pour les ennemis naturels des herbivores. Ce puits écologique pourrait avoir comme effet de diminuer la densité de population de parasitoïdes dans un écosystème donné. Les conséquences de la présence de plantes hôtes résistantes sur les populations d'ennemis naturels restent encore mal comprises et de nouvelles études seraient désirables.

Les résultats du deuxième chapitre nous permettent de conclure que la femelle parasitoïde peut estimer la qualité de ses hôtes de manière absolue et relative. Une femelle *A. ervi* possède une estimation innée de la qualité des hôtes et exploite un premier agrégat en fonction de cette estimation. La stratégie de l'estimation innée est avantageuse lorsque la qualité des hôtes varie peu entre les générations et varie fortement à l'intérieur d'une génération. L'estimation de la qualité de l'hôte par la femelle devrait toujours être proche de la valeur réelle de l'hôte, malgré la grande variabilité intragénérationnelle (Boivin et al., 2004). Avec les expériences passées, la femelle *A. ervi* peut ajuster son estimation des agrégats, afin de s'adapter aux ressources présentes dans l'environnement. Cette stratégie s'observe aussi chez d'autres espèces de parasitoïdes. Par exemple, le parasitoïde d'œufs *Anaphes victus* exploite plus intensément des agrégats de faible qualité lorsqu'ils sont successivement présentés à la femelle (van Baaren et al., 2005). Due aux variations saisonnières, la qualité des hôtes (taille, poids, etc.) d'*A. ervi* peut largement varier entre les générations (Sequeira & MacKauer, 1993). Une estimation relative par rapport aux expériences précédentes peut donc être une bonne stratégie pour s'adapter aux variations saisonnières.

Ces résultats apportent une meilleure compréhension de l'impact de la résistance de la laitue sur le troisième niveau trophique et donc, de l'impact potentiel que peut avoir une forte concentration de plants partiellement résistants en champ. La diminution de la valeur adaptative des ennemis naturels pourrait causer une diminution des densités de population de ces ennemis naturels à proximité des champs partiellement résistants et donc, une diminution de la régulation des ravageurs. Néanmoins, la diminution des populations de pucerons créée par la résistance en champs affectera aussi la réponse des ennemis naturels. Ceux-ci peuvent être moins

attirés par les champs partiellement résistants, puisqu'ils contiennent moins d'hôtes ou de proies. Ainsi, les populations d'ennemis naturels pourraient être peu touchées par la résistance de la plante hôte.

Le phénomène impliquant une baisse de la valeur adaptative des parasitoïdes est réversible, puisque l'effet de la qualité de la plante hôte influence le phénotype du parasitoïde et non son génotype. Par exemple, les effets négatifs de la variété partiellement résistante sur les parasitoïdes sont réversibles chez un parasitoïde (*A. rhopalosiphi*) élevé sur le puceron des céréales (*M. dirhodum*) s'étant développé sur une variété de blé partiellement résistante (Rapier) (van Emden, 2007). Chez les parasitoïdes de pucerons s'étant développés sur une variété résistante, une réduction de taille de 11% est observée à la première génération et la taille décroît jusqu'à 15% à la dixième génération. Le nombre d'œufs par femelle diminue de 21% à la première génération et de 56% à la cinquième génération. De plus, la proportion de femelles émergeant diminue de 54% à 44% et l'émergence des adultes (mâles et femelles) a diminué de 30%. Lorsque les parasitoïdes élevés durant plus d'une dizaine de générations sur des pucerons de blé résistants sont mis en contact avec des pucerons élevés sur du blé susceptible, la descendance de ces parasitoïdes retrouve une valeur adaptative comparable aux parasitoïdes s'étant développés sur les pucerons de blé susceptible et ce, dès la première génération (van Emden, 2007). Un petit parasitoïde pondant dans un hôte de bonne qualité peut donc engendrer une descendance de meilleure valeur adaptative que la sienne. Par contre, pondre dans un hôte de bonne qualité peut être plus difficile pour un petit parasitoïde que pour un gros. Plus le puceron est gros, relativement au parasitoïde, plus le temps de manipulation du puceron par le parasitoïde peut être élevé (Chau & Mackauer, 2000). Le taux de gain de valeur adaptative pour le parasitoïde sera donc diminué. Les parasitoïdes développés dans des

pucerons de laitue partiellement résistante peuvent donc ne pas avoir le même effet dans l'écosystème que les parasitoïdes développés dans des hôtes de bonne qualité.

Cultiver une laitue résistante avec des zones tampons, c'est-à-dire avec une certaine proportion de laitue susceptible adjacente à la laitue résistante, pourrait aussi augmenter l'acceptation des pucerons développés sur la laitue partiellement résistante comme hôtes par le parasitoïde. En effet, la femelle modifie son exploitation des agrégats selon son expérience. Exploiter des agrégats d'hôtes mixtes (hôtes élevés sur l'un ou l'autre des deux types de laitue) augmente son exploitation des agrégats d'hôtes de laitue partiellement résistante. De plus, comme les parasitoïdes se développant sur des hôtes de laitue susceptible démontrent une meilleure valeur adaptative, la lutte biologique par les parasitoïdes pourrait être bonifiée par la laitue susceptible. Un avantage pourrait donc être apporté par l'utilisation de zones tampons en champs de laitue résistante.

6. Bibliographie

Abram PK, Garipey TD, Boivin G & Brodeur J (2013) An invasive stink bug as an evolutionary trap for an indigenous egg parasitoid. *Biological Invasions*, in press, doi:10.1007/s10530-013-0576-y.

van der Arend JM (2003) The possibility of *Nasonovia ribisnigri* resistance breaking biotype development due to plant host resistance: a literature study. *Eucarpia leafy vegetables*. (ed. by TJJ van Hintum, A Lebeda, D Pink & JW Schut) CGN, Gravenzande, The Netherlands, pp. 75-81.

Awmack CS & Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817-844.

Awmack CS & Leather SR (2007) Growth and development: Aphids as a crop pests. (ed. by HF van Emden & R Harrington) CAB international, Cambridge, MA, pp. 469-514.

van Baaren J, Boivin G & Outreman Y (2005) Patch exploitation strategy by an egg parasitoid in constant or variable environment. *Ecological Entomology* 30: 502-509.

Barrette M, Wu GM, Brodeur J, Giraldeau LA & Boivin G (2009) Testing competing measures of profitability for mobile resources. *Oecologia* 158: 757-764.

Barrette M, Boivin G, Brodeur J & Giraldeau LA (2010) Travel time affects optimal diets in depleting patches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 593-598.

- Battaglia D, Poppy G, Powell W, Romano A, Tranfaglia A & Pennacchio F (2000) Physical and chemical cues influencing the oviposition behaviour of *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 94: 219-227.
- Blackman RL & Eastop VF (1984) *Aphids on the world's crops: An identification guide*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Blackman RL & Eastop VF (2007) Taxonomic issues. *Aphids as a crop pests*. (ed. by HF van Emden & R Harrington) CAB international, Cambridge, UK, pp. 1-29.
- Boivin G (2010) Phenotypic plasticity and fitness in egg parasitoids. *Neotropical Entomology* 39: 457-463.
- Boivin G, Fauvergue X & Wajnberg E (2004) Optimal patch residence time in egg parasitoids: innate versus learned estimate of patch quality. *Oecologia* 138: 640-647.
- Boivin G, Hance T & Brodeur J (2012) Aphid parasitoids in biological control. *Canadian Journal of Plant Science* 92: 1-12.
- Bottrell DG (1998) Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification : A realistic strategy ? *Annual Review of Entomology* 43: 347-367.
- Brewer MJ & Elliott NC (2004) Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulations. *Annual Reviews in Entomology* 49: 219-242.

- Brodeur J & Boivin G (2004) Functional ecology of immature parasitoids. *Annual Review of Entomology* 49: 27-49.
- Charnov EL (1979) The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *The American Naturalist* 113: 465-480.
- Charnov EL, Los-den Hartogh RL, Jones WT & van den Assem J (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Chau A & Mackauer M (2000) Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae): A preference for small pea aphids. *European Journal of Entomology* 97: 347-353.
- Cloutier C, McNeil JN & Regnière J (1981) Fecundity, longevity, and sex ratio of *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitizing different stages of its host, *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist* 113: 193-198.
- Davey MR & Anthony P (2011) *Lactuca*. Wild crop relatives: Genomic and breeding resources. (ed. by C Kole) Springer, Heidelberg, Germany, pp. 115-128.
- Dedryver C-A, Le Ralec A & Fabre F (2010) The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies* 333: 539-553.
- Diaz BM & Fereres A (2005) Life table and population parameters of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) at different constant temperatures. *Environmental Entomology* 34: 527-534.

- Dixon AFG (1987) The way of life of aphids: Host specificity, speciation and distribution. World crop pests: Aphids their biology, natural enemies and control. (ed. by P Harrewijn & AK Minks) Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 197-207.
- Dogimont C, Bendahmane A, Chovelon V & Boissot N (2010) Host plant resistance to aphids in cultivated crops: Genetic and molecular bases, and interactions with aphid populations. *Comptes Rendus Biologies* 333: 566-573.
- Douglas AE (2003) The nutritional physiology of aphids. *Advances in Insect Physiology* 31: 73-140.
- Eenink AH & Dieleman FL (1981) Resistance of lettuce to *Nasonovia ribisnigri*: Research on the occurrence of differential interactions between host and aphid genotypes and on the inheritance of resistance. *Bulletin SROP* 4: 41-46.
- Eenink AH & Dieleman FL (1983) Inheritance of resistance to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri* in the wild lettuce species *Lactuca virosa*. *Euphytica* 32: 691-695.
- Eenink AH, Dieleman FL & Groenwold R (1982a) Resistance of lettuce (*Lactuca*) to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri*. Inheritance of the resistance. *Euphytica* 31: 301-304.
- Eenink AH, Groenwold R & Dieleman FL (1982b) Resistance of lettuce (*Lactuca*) to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri*. Transfer of resistance from *L. virosa* to *L. sativa* by interspecific crosses and selection of resistant breeding lines. *Euphytica* 31: 291-299.

- van Emden HF (1995) Host plant-Aphidophaga interactions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 52: 3-11.
- van Emden HF (2007) Host-plant resistance. *Aphids as crop pests.* (ed. by HF van Emden & R Harrington) CAB international, Cambridge, UK, pp. 447-468.
- van Emden HF & Bashford MA (1971) The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 14: 349-360.
- Emmett B (1992) Pest of composite crops: Lettuce. *Vegetable crop pests.* (ed. by RG McKinlay) CRC Press, Boca Raton, FL, USA, pp. 74-86.
- Godfray HCJ (1994) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Gould F, Kennedy GG & Johnson MT (1991) Effects of natural enemies on the rate of herbivore adaptation to resistant host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 58: 1-14.
- Gross P (1993) Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology* 38: 251-273.
- Gullan PJ & Cranston PS (2005) *The insects. An outline of entomology.* 2nd edn. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Hatano E, Kunert G, Michaud JP & Weisser WW (2008) Chemical cues mediating aphid location by natural enemies. *European Journal of Entomology* 105: 797-806.

- Havill NP & Raffa KF (2000) Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. *Ecological Entomology* 25: 171-179.
- He X, Wang Q & Teulon D (2011) Host age preference behavior in *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Behavior* 24: 447-455.
- van Helden M, Tjallingii WF & Dieleman FL (1993) The resistance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) to *Nasonovia ribisnigri*: Bionomics of *N. ribisnigri* on near isogenic lettuce lines. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 66: 53-58.
- Henry LM, Ma B & Roitberg B (2009) Size-mediated adaptive foraging: a host-selection strategy for insect parasitoids. *Oecologia* 161: 433-445.
- Henry LM, Roitberg BD & Gillespie DR (2006) Covariance of phenotypically plastic traits induces an adaptive shift in host selection behaviour. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 273: 2893-2899.
- Houston A, Clark C, McNamara J & Mangel M (1988) Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332: 29-34.
- Ismail M, Vernon P, Hance T & van Baaren J (2010) Physiological costs of cold exposure on the parasitoid *Aphidius ervi*, without selection pressure and under constant or fluctuating temperatures. *BioControl* 55: 729-740.
- Jansen JPA (1996) Aphid resistance in composites. United States Patent 5977443.

- Jarošík V, Holy I, Lapchin L & Havelka J (2003) Sex ratio in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) in relation to host size. *Bulletin of Entomological Research* 93: 255-258.
- Jenni S & Emery GC (2009) Estival lettuce. *Canadian Journal of Plant Science* 89: 99-101.
- Kaloshian I & Walling LL (2005) Hemipterans as plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 43: 491-521
- Kant R, Minor M, Trewick S & Sandanayaka W (2012) Body size and fitness relation in male and female *Diaeretiella rapae*. *BioControl* 57: 759-766.
- Kauffman WC & Flanders RV (1985) Effects of variably resistant soybean and lima bean cultivars on *Pediobius foveolatus* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of the mexican bean beetle, *Epilachna varivestis* (Coleoptera: Coceinellidae). *Environmental Entomology* 14: 678-682.
- Kouamé KL & Mackauer M (1991) Influence of aphid size, age and behaviour on host choice by the parasitoid wasp *Ephedrus californicus*: a test of host-size models. *Oecologia* 88: 197-203.
- Krebs JR & Davies NB (1997) The evolution of behavioural ecology. *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (ed. by JR Krebs & NB Davies) Blackwell Publishing, Sunderland, UK, pp. 3-12.

- Langley S, Tilmon K, Cardinale B & Ives A (2006) Learning by the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae), alters individual fixed preferences for pea aphid color morphs. *Oecologia* 150: 172-179.
- Liu X, Marshall JL, Stary P, Edwards O, Puterka G, Dolatti L, El Bouhssini M, Malinga J, Lage J & Michael Smith C (2010) Global phylogenetics of *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae), an invasive aphid species: Evidence for multiple invasions into North America. *Journal of Economic Entomology* 103: 958-965.
- Liu YB & McCreight JD (2006) Responses of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) to susceptible and resistant lettuce. *Journal of Economic Entomology* 99: 972-978.
- Louâpre P, Van Baaren J, Pierre JS & Van Alphen JJM (2011) Information gleaned and former patch quality determine foraging behavior of parasitic wasps. *Behavioral Ecology* 22: 1064-1069.
- Lundgren J, Hesler L, Tilmon K, Dashiell K & Scott R (2009) Direct effects of soybean varietal selection and *Aphis glycines*-resistant soybeans on natural enemies. *Arthropod-Plant Interactions* 3: 9-16.
- Mangel M (1989) An evolutionary interpretation of the 'motivation to oviposit'. *Journal of Evolutionary Biology* 2:157-172.
- Mac Arthur RH & Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100: 603-609.

- McCreight JD (2008) Potential sources of genetic resistance in *Lactuca* spp. to the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri* (Mosely) (Homoptera: Aphididae). HortScience 43: 1355-1358.
- McCreight JD & Liu Y-B (2012) Resistance to lettuce aphid (*Nasonovia ribisnigri*) biotype 0 in wild lettuce accessions PI 491093 and PI 274378. HortScience 47: 179-184.
- McNamara JM, Green RF & Olsson O (2006) Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. Oikos 112: 243-251.
- Michaud JP & Mackauer M (1994) The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps: I. Comparison between three *Aphidius* parasitoids of the pea aphid. Entomologia Experimentalis et Applicata 70: 273-283.
- Miles PW (1989) Specific response and damage caused by Aphidoidea, Vol. 2C: World crop pests: Aphids their biology, natural enemies and control. (ed. by AK Minks & P Harrewijn) Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 23-47.
- Miyazaki M (1987) Morphology of aphids, Vol. 2A: World crop pests: Aphids their biology, natural enemies and control. (ed. by AK Minks & P Harrewijn) Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 1-25.
- Montllor CB, & Tjallingii WF (1989) Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistant lettuce. Entomologia Experimentalis et Applicata 52: 103-111.

- Morgan D, Walters KFA & Aegerter JN (2001) Effect of temperature and cultivar on pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) life history. Bulletin of Entomological Research 91: 47-52.
- Muratori F, Ralec A, Lognay G & Hance T (2006) Epicuticular factors involved in host recognition for the aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*. Journal of Chemical Ecology 32: 579-593.
- Ode PJ (2006) Plant chemistry and natural enemy fitness: Effects on herbivore and natural enemy interactions. Annual Review of Entomology 51: 163-185.
- Ode PJ & Crompton DS (2013) Compatibility of aphid resistance in soybean and biological control by the parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae). Biological Control 64: 255-262.
- Orr DB & Boethel DJ (1985) Comparative development of *Copidosoma truncatellum* (Hymenoptera: Encyrtidae) and its host, *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae), on resistant and susceptible soybean genotypes. Environmental Entomology 14: 612-616.
- Orr DB & Boethel DJ (1986) Influence of plant antibiosis through four trophic levels. Oecologia 70: 242-249.
- Powell W & Pell JK (2007) Biological control: Aphids as a crop pests. (ed. by HF van Emden & R Harrington) CAB international, Cambridge, UK, pp. 469-514.

Powell W, Pennacchio F, Poppy GM & Tremblay E (1998) Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Biological Control* 11: 104-112.

Powell W & Wright AF (1988) The abilities of the aphid parasitoids *Aphidius ervi* Haliday and *A. rhopalosiphi* De Stefani Perez (Hymenoptera: Braconidae) to transfer between different known host species and the implications for the use of alternative hosts in pest control strategies. *Bulletin of Entomological Research* 78: 683-693.

R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Razmjou J, Moharramipour S, Fathipour Y & Mirhoseini SZ (2006) Effect of cotton cultivar on performance of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) in Iran. *Journal of Economic Entomology* 99: 1820-1825.

Reinink K & Dieleman FL (1989) Resistance in lettuce to the leaf aphids *Macrosiphum euphorbiae* and *Uroleucon sonchi*. *Annals of Applied Biology* 115: 489-498.

Reinink K, Dieleman FL & Groenwold R (1994) Inheritance of partial resistance to *Myzus persicae* in lettuce. *Euphytica* 80: 71-78.

Rhainds M, Roy M, Daigle G & Brodeur J (2007) Toward management guidelines for the soybean aphid in Quebec. I. Feeding damage in relationship to seasonality of

- infestation and incidence of native predators. *The Canadian Entomologist* 139: 728-741.
- Sanders CJ (2007) Host-plant mediated effects of transgenic maize on the insect parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Biological Control* 40: 362-369.
- Sequeira R & Mackauer M (1993) Seasonal variation in body size and offspring sex ratio in field populations of the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Oikos* 68: 340-346.
- Sequeira R & Mackauer M (1994) Variation in selected life-history parameters of the parasitoid wasp, *Aphidius ervi*: Influence of host developmental stage. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71: 15-22.
- Shu-sheng L (1985) Development, adult size and fecundity of *Aphidius sonchi* reared in two instars of its aphid host, *Hyperomyzus lactucae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 37: 41-48.
- Smith CM & Clement SL (2012) Molecular bases of plant resistance to arthropods. *Annual Review of Entomology* 57: 309-328.
- Stary P (1978) Seasonal relations between lucerne, red clover, wheat and barley agro-ecosystems through the aphids and parasitoids (Homoptera, Aphididae; Hymenoptera, Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 75: 296-311.

van Steenis MJ & El-Khawass KaMH (1995) Life history of *Aphis gossypii* on cucumber: Influence of temperature, host plant and parasitism. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 76 : 121-131.

Stephens DW & Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Stilmant D, Van Bellinghen C, Hance T & Boivin G (2008) Host specialization in habitat specialists and generalists. *Oecologia* 156: 905-912.

Sütterlin S & van Lenteren JC (1997) Influence of hairiness of *Gerbera jamesonii* leaves on the searching efficiency of the parasitoid *Encarsia formosa*. *Biological Control* 9: 157-165.

Thabuis APP, Teekens KC & Van Herwijnen ZO (2011) Lettuce that is resistant to the lettuce aphid *Nasonovia ribisnigri* biotype 1. World Intellectual Property Organization. PCT/EP2010/067588.

Thomas S (2011) Pressions de sélection exercées par les résistances génétiques du melon sur les populations d'*Aphis gossypii*. Doctoral dissertation, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Montpellier, France.

Valone TJ (2006) Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos* 112: 252-259.

Vernon RS & Mackenzie JR (1994) Laitue, endive, chicorée: Insectes: Puceron de la laitue. *Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada*. (ed. by C

- Richard & G Boivin) La société canadienne de phytopathologie et la société d'entomologie du Canada, Ottawa, Canada, pp. 176-177.
- Völkl W, Mackauer M, Pell JK & Brodeur J (2007) Predators, parasitoids and pathogens. Aphids as a crop pests. (ed. by HF van Emden & R Harrington) CAB international, Cambridge, UK, pp. 187-234.
- Weathersbee III AA, Mckenzie CL & Tang YQ (2004) Host plant and temperature effects on *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Aphidiidae), a native parasitoid of the exotic brown citrus aphid (Homoptera: Aphididae). *Annals of the Entomological Society of America* 97: 476-480.
- Wellings PW, Morton R & Hart PJ (1986) Primary sex-ratio and differential progeny survivorship in solitary haplo-diploid parasitoids. *Ecological Entomology* 11: 341-348.
- Wittstock U & Gershenzon J (2002) Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 300-307.
- Woiwod IP, Reynolds DR & Thomas CD (2001) Insect movement: mechanisms and consequences. CABI Publishing, NY, USA.