

Université de Montréal

**La compétition et l'exploitation optimale des ressources
chez les parasitoïdes**

par

Félix-Antoine Robert

Département de Sciences Biologiques
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des Arts et Sciences
en vue de l'obtention du grade de M. Sc.
en Sciences Biologiques

Septembre, 2015

© Félix-Antoine Robert, 2015

Résumé

Les femelles parasitoïdes exploitant un agrégat d'hôtes doivent ajuster leurs comportements en fonction des facteurs environnementaux auxquels elles sont soumises, dont la présence de compétiteurs dans l'environnement. L'objectif de cette étude est de mesurer les impacts de la compétition sur les stratégies d'exploitation d'agrégats chez deux espèces de parasitoïdes non agressives. Les espèces *Trichogramma pintoi* et *T. minutum* (Hymenoptera : Trichogrammatidae), des parasitoïdes d'œufs de lépidoptères, furent utilisées et leurs temps de résidence dans l'agrégat, leurs mécanismes de prise de décision et le sexe des descendants alloués furent mesurés en l'absence de compétition et en situation de compétition directe et indirecte, intra- et interspécifique. *Trichogramma pintoi* privilégie une stratégie générale basée uniquement sur la qualité perçue de l'agrégat. À l'inverse, *T. minutum* privilégie une stratégie adaptée au type de la compétition (directe ou indirecte) et à la nature des compétiteurs (intra- ou interspécifiques), sans égards à la qualité de l'agrégat. La distinction de ces deux stratégies amène des perspectives de recherche intéressantes sur les impacts de la compétition à l'échelle du paysage, et est d'un intérêt certain pour ceux voulant améliorer l'efficacité des programmes et des élevages de masse utilisés en lutte biologique.

Mots-clés : Écologie comportementale, compétition, exploitation d'agrégats, parasitoïdes, temps de résidence, mécanismes de prise de décision, allocation des sexes, *Trichogramma pintoi*, *Trichogramma minutum*

Abstract

Female parasitoids must adjust their behavior in response to different environmental factors when foraging for hosts. One of the most important factors they must cope with is the presence of competitors in their environment. The objective of this study is to measure the effects competition has on the foraging strategies of non-aggressive parasitoids. We used the species *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), two egg parasitoids of lepidoteran species. We measured patch residence times, patch-leaving mechanisms and progeny sex allocation of females foraging alone, and of females foraging under direct or indirect, intra- or interspecific competition. *Trichogramma pintoii* females favoured a general strategy entirely based on the perceived quality of the patch, whereas *T. minutum* females favoured a strategy that was adapted to the type of competition (direct or indirect) and to the nature of the competitors (intra- or interspecific) they were subjected to, with no regards for the quality of the patch. The distinction between these two strategies brings forth interesting research opportunities regarding the effects of competition at the landscape level, and should be of interest for biological control practitioners wishing to increase the efficacy of biological control programs and of commercial mass rearings.

Keywords : Behavioral ecology, competition, patch exploitation, parasitoids, patch residence time, patch-leaving mechanisms, progeny sex allocation, *Trichogramma pintoii*, *Trichogramma minutum*

Table des matières

RÉSUMÉ	I
ABSTRACT	II
TABLE DES MATIÈRES	III
LISTE DES TABLEAUX	V
LISTE DES FIGURES	VII
LISTE DES SIGLES	X
REMERCIEMENTS	XI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
OBJECTIFS	3
HYPOTHÈSE ET PRÉDICTIONS.....	3
CHAPITRE 1 : CONCEPTS THÉORIQUES	6
1.1 LA VALEUR ADAPTATIVE	6
1.2 THÉORIES EN ÉCOLOGIE	8
1.2.1 <i>Théorie de la récolte optimale</i>	8
1.2.2 <i>Le sex-ratio et l'allocation des sexes</i>	17
1.3 LA COMPÉTITION CHEZ LES PARASITOÏDES.....	22
1.3.1 <i>La compétition directe</i>	22
1.3.2 <i>La compétition indirecte</i>	24
1.3.3 <i>La compétition intrinsèque</i>	26
1.4 LA COMPÉTITION ET L'EXPLOITATION OPTIMALE DES RESSOURCES	27
1.5 MODÈLES BIOLOGIQUES	35
1.5.1 <i>Les Trichogrammes</i>	35
1.5.2 <i>Ephestia kuehniella</i>	36
CHAPITRE 2 : PATCH EXPLOITATION BY NON-AGGRESSIVE PARASITIDS UNDER INTRA- AND INTERSPECIFIC COMPETITION	37
ABSTRACT	40
INTRODUCTION	41

MATERIALS AND METHODS.....	44
<i>Biological models and rearing</i>	44
<i>Females foraging alone</i>	45
<i>Females foraging with a competitor</i>	46
<i>Statistical analyses</i>	46
RESULTS.....	49
DISCUSSION	51
<i>Patch residence time and behavioral mechanisms</i>	51
<i>Host rejections</i>	53
<i>The rarity of self-, super- and multiparasitism events</i>	55
<i>Sex allocation</i>	56
CONCLUSION.....	57
REFERENCES.....	59
TABLE.....	65
FIGURES.....	66
CHAPITRE 3 : PATCH EXPLOITATION STRATEGIES OF PARASITIDS UNDER INDIRECT	
INTRA- AND INTERSPECIFIC COMPETITION.....	69
ABSTRACT	72
INTRODUCTION	73
MATERIALS AND METHODS.....	75
<i>Biological models and rearing</i>	75
<i>Experimental method</i>	76
<i>Statistical analyses</i>	77
RESULTS.....	79
DISCUSSION	81
REFERENCES.....	88
TABLES.....	93
FIGURES.....	95
CONCLUSION	99
BIBLIOGRAPHIE.....	I

Liste des tableaux

Tableau 1 : Tableau résumant les principales études ayant mesuré et analysé le temps de résidence de parasitoïdes dans des situations de compétition intra- et interspécifique. Tiré de Wajnberg (2006) avec l'ajout des publications plus récentes..... 31

Tableau 2 : Quelques études ayant analysé le sex-ratio de la progéniture obtenue dans différentes situations de compétition. Le sex-ratio ici fait référence à la proportion de mâles dans la progéniture. Lorsque le type de compétition est indiqué «Directe et Indirecte», cela indique que le protocole expérimental ne permettait pas de distinguer la compétition directe de la compétition indirecte..... 33

Tableau 3: The per-treatment outputs of the Cox proportional hazard models for *Trichogramma pintoï* and *T. minutum* exploiting a patch of 16 *Ephestia kuehniella* eggs. The regression coefficients (β), standard errors (SE) and hazard ratios ($\exp(\beta)$) of the behaviors having a significant effect ($P < 0.05$) on the patch-leaving tendency are shown. Likelihood ratio tests were used to obtain the χ^2 and p-values..... 65

Tableau 4: The per-treatment outputs of the Cox proportional hazard models for *Trichogramma pintoï* and *T. minutum* exploiting 16 *Ephestia kuehniella* eggs. Only the covariates that significantly affected the patch-leaving tendency are shown ($p < 0.05$), along with the associated regression coefficients (β), standard errors (SE) and hazard ratios ($\exp(\beta)$). Likelihood ratio tests were used to obtain the χ^2 and p-values. 93

Tableau 5: Combined results of the effects of direct and indirect competition on the foraging strategies of *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* foraging on patches of 16 *Ephesia kuehniella* eggs under intra- or interspecific competition. Patch residence time (PRT) and progeny sex ratio (proportion of males) are set against the standard of females foraging under no competition. Patch leaving mechanisms shown are those found to significantly increase the patch-leaving tendency, unless otherwise stated (downward arrow). Direct competition data modified from Robert *et al.* (*submitted*). 94

Liste des figures

Figure 1: Représentation graphique du théorème de la valeur marginale de Charnov (1976). Le temps marginal pour quitter l'agrégat représente l'intersection de la tangente avec la courbe. Le temps de résidence augmente dans des agrégats de meilleures qualités et lorsque le temps de déplacement entre les agrégats est plus grand. Figure reproduite de Boivin *et al.* (2004)..... 10

Figure 2: Représentation graphique du modèle de Waage (1979). La tendance initiale à rester dans l'agrégat (Q_x) est proportionnelle à la qualité de l'agrégat. Suite à la ponte d'un œuf, la tendance à rester est augmentée (A) ou diminuée (B). L'amplitude de l'incrément est dépendante du temps depuis la dernière ponte. L'individu quitte l'agrégat lorsque sa motivation à rester atteint le seuil s^* . Les flèches noires et rouges représentent respectivement des pontes dans des agrégats riches et pauvres. Reproduit de van Alphen *et al.* (2003)..... 16

Figure 3: Patch residence time (Mean \pm SE) for *Trichogramma pintoï* and *T. minutum* exploiting a patch of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under direct competition. Differences among treatments were determined via a Cox proportional hazard model, using *treatment* as the only covariate, followed with a post-hoc Tukey analysis. Separate models were made for *T. pintoï* and *T. minutum*..... 66

Figure 4: Primary sex ratios (Mean \pm SE) of *Trichogramma pintoï* and *T. minutum* exploiting a patch of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under direct competition. Assessments of significance were made via GLMs with a quasibinomial error distribution. As no significant differences

were found, post-hoc tests were not necessary. Separate models were made for *T. pinto* and *T. minutum*..... 67

Figure 5: Logistic regression models projecting the probability of oviposition (dashed) or of antennal rejection (solid black) upon encountering an *Ephestia kuehniella* egg through time for *Trichogramma pinto* and *T. minutum*. Survival curves for each treatment are shown (solid gray). Dotted lines represent 95% confidence intervals. The time scales of the projections are the same, except for the single female *T. pinto* treatment due to longer patch residence times. 68

Figure 6: Patch residence times for *Trichogramma pinto* and *T. minutum* exploiting patches of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under indirect competition. Significant differences were assessed using the Cox proportional hazard model, using the single covariate *treatment*, followed by a post-hoc Tukey analysis. Error bars represent SE. Separate models were run for each species..... 95

Figure 7: Primary sex ratios of *Trichogramma pinto* and *T. minutum* exploiting patches of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under indirect competition. Significance was assessed via GLMs with a quasibinomial error distribution. A post-hoc Tukey analysis was performed for to assess significant differences in the sex ratios of *T. minutum*. Separate models were run for each species. 96

Figure 8: Logistic regression projecting the probability of accepting parasitized hosts for *Trichogramma pinto* and *T. minutum* exploiting patches of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under

indirect competition. Treatments were: females foraging under no competition (black), under intraspecific competition (blue) and under interspecific competition (red). Using a global GLMM, no significant difference was found between species. No difference was found between intra- and interspecific competition, although these were significantly different from females foraging under no competition (see text of Results for statistical information). Probabilities are plotted over the rank of oviposition as patch residence times varied between individuals..... 97

Liste des sigles

ESS : « *Evolutionary stable strategy* », Stratégie évolutive stable

GUT : « *Giving up time* », Temps d'abandon

LMC : « *Local mate competition* », Compétition locale pour un partenaire

PRT : « *Patch residence time* », Temps de résidence dans l'agrégat

MVT : « *Marginal value theorem* », Théorème de la valeur marginale

Remerciements

Je désire, d'abord et avant tout, remercier mes directeurs de recherche Jacques Brodeur et Guy Boivin. Leur support, leur patience et leur bonne humeur ont été d'une aide incalculable. C'est en grande partie grâce à eux si mon expérience à la maîtrise fut si plaisante.

Je désire également remercier les techniciennes du laboratoire d'Agriculture et Agroalimentaire Canada à St-Jean-sur-Richelieu : Josiane Vaillancourt, Danielle Thibodeau et Julie Frenette, ainsi que l'étudiant d'été Ayaz Khan, pour avoir maintenu les élevages, pour leur assistance technique et pour avoir pris le temps de répondre à toutes mes questions.

Je salue tous les membres du laboratoire de l'IRBV pour avoir mis de la vie dans le labo et pour avoir alimenté de longues discussions plus ou moins sérieuses, mais combien divertissantes! Pour leur écoute et leur aide au niveau de la rédaction, des statistiques et des concepts théoriques, je remercie particulièrement Paul Abram, Alexandre Leblanc et Jean-Philippe Parent.

J'aimerais finalement remercier ma famille et mes amis pour leurs encouragements et leur soutien, sans oublier mon python Kâa qui m'a inspiré avec son calme et son sang-froid tout au long de cette aventure.

Introduction générale

L'écologie comportementale est une approche évolutive à l'étude de l'écologie et du comportement animal (Bolhuis et Giraldeau, 2005). À l'aide des théories et modèles d'optimisation, cette discipline tente d'expliquer comment le comportement des individus peut être optimal du point de vue de sa valeur adaptative (Danchin *et al.*, 2008). Elle se base sur le fait que chaque individu est constamment confronté à des choix et doit prendre les décisions qui lui seront le plus profitables selon son état physiologique et le contexte environnemental. Cela n'implique pas que les individus sont conscients des choix et de leurs conséquences, mais plutôt que la sélection naturelle sélectionne les individus qui adoptent le comportement le plus avantageux (Danchin *et al.*, 2008).

Les théories de la récolte optimale de ressources («Optimal foraging») et de l'allocation des sexes («Optimal sex allocation») ont été, et sont encore, le sujet de plusieurs études théoriques et expérimentales. Les modèles de la valeur marginale («Marginal value theorem»; MVT de Charnov (1976) et de la compétition locale pour un partenaire («Local mate competition»; LMC) de Hamilton (1967) sont parmi les plus importants modèles en écologie comportementale. Des études ont été menées auprès d'oiseaux, de mammifères, d'invertébrés (Frank, 1990; Nonacs, 2001; Wajnberg, 2006), de plantes (Campbell, 2000; Louâpre, 2011) et même auprès d'humains (Louâpre *et al.*, 2010). Ces modèles ont également été beaucoup étudiés chez les parasitoïdes. Le lien étroit existant entre la valeur adaptative et le comportement chez les parasitoïdes en font de très bons modèles biologiques pour tester des hypothèses en écologie comportementale (Godfray, 1994). De plus, leur usage fréquent en

lutte biologique fait en sorte qu'il y a un avantage économique indéniable à l'étude du comportement des parasitoïdes.

Un individu exploitant les ressources d'un environnement doit adapter ses comportements aux différents facteurs biotiques et abiotiques auquel il est soumis afin d'optimiser ses efforts de recherche. Un des facteurs importants auquel il doit faire face est la présence de compétiteurs dans l'habitat. Chez les parasitoïdes, la compétition peut prendre plusieurs formes (Boivin et Brodeur, 2006). Elle peut se faire entre individus de la même espèce (intraspécifique) ou d'espèces différentes (interspécifique), et elle peut être directe, c'est-à-dire que les individus exploitent la même ressource au même moment, ou indirecte, lorsqu'il y a un délai d'exploitation entre les individus. Toutes ces formes de compétition peuvent avoir un impact sur le comportement d'un individu et la dynamique populationnelle (Boivin et Brodeur, 2006). À ce jour, l'essentiel de la recherche portant sur l'exploitation d'agrégats et la compétition chez les parasitoïdes c'est concentré sur des espèces qui engagent des combats avec leurs compétiteurs et/ou qui adoptent des comportements de garde une fois l'agrégat de ressource exploité (ex : Field *et al.*, 1998; Batchelor *et al.*, 2005; Goubeault *et al.*, 2005; Cusumano *et al.*, 2011; Lizé *et al.*, 2012; Mohamad *et al.*, 2015). Peu d'auteurs (voir Visser *et al.*, 1990; 1992; Le Lann *et al.*, 2011) se sont attardés aux espèces qui n'engagent pas de luttes agressives avec leurs compétiteurs, malgré le fait que ces espèces représentent la majorité des espèces de parasitoïdes (Boivin et Brodeur, 2006).

Objectifs

L'objectif de cette étude est de comparer les effets de la compétition sur les stratégies d'exploitation d'agrégat de parasitoïdes non agressifs. Nous avons évalué comment la nature (intra- et interspécifique) et le type de compétition (directe et indirecte) influencent le temps de résidence (TDR) dans l'agrégat, les mécanismes comportementaux liés au TDR et l'allocation des sexes de la progéniture chez deux espèces de parasitoïdes d'œufs de lépidoptères : *Trichogramma pintoi* Voegelé et *T. minutum* Riley (Hymenoptera : Trichogrammatidae). À ce jour, aucune étude n'a encore étudié les stratégies d'exploitation d'agrégat en s'attardant à la fois au TDR et à l'allocation des sexes de la progéniture. De plus, les effets et les mécanismes de la compétition intraspécifique versus interspécifique ont été très peu étudiés.

Cette étude nous permet d'approfondir les connaissances dans les domaines de l'exploitation optimale et de l'allocation des sexes. Il s'agit de questions cruciales à l'avancement de l'écologie comportementale, particulièrement en ce qui a trait à la compétition chez les espèces non agressives. Les parasitoïdes étant très utilisés en lutte biologique, il est important de bien connaître leur biologie et leur comportement pour le développement de meilleurs programmes de lutte biologique (Brodeur & Boivin, 2004).

Hypothèse et prédictions

La théorie du temps d'exploitation optimal et la théorie de l'allocation des sexes prédisent que le nombre d'individus exploitant un agrégat influence le temps de résidence d'un individu dans l'agrégat et le sex-ratio de la progéniture déposé. En situation de

compétition, le temps de résidence observé et le sex-ratio déposée devraient être différents des optima prédits pour une femelle seule. De plus, afin d'obtenir un taux de gain de valeur adaptative optimal, une femelle devrait ajuster son temps de résidence dans l'agrégat et le sex-ratio de sa progéniture en fonction du type de compétition et de la nature du ou des compétiteurs auxquels elle est confrontée (compétition directe ou indirecte, intra- ou interspécifique). Notre hypothèse est donc que les temps de résidences et l'allocation des sexes de la progéniture chez les femelles parasitoïdes devraient changer en fonction de la présence ou de l'absence de compétiteurs, de la nature de ces compétiteurs, ainsi que du type de compétition auquel les femelles sont confrontées.

Dans le cadre de notre étude, les femelles exploitant des agrégats de ressources sans compétition constituaient l'étalon (traitement « contrôle »). Nos prédictions pour les expériences effectuées sont les suivantes.

En situation de compétition directe intraspécifique :

1. Une augmentation du temps de résidence moyen par rapport aux femelles parasitoïdes sans compétition, suite à l'interférence causée par le superparasitisme
2. Une augmentation du nombre de mâles pondus dans l'agrégat par rapport aux femelles sans compétition

En situation de compétition directe interspécifique :

3. Une augmentation du temps de résidence moyen par rapport aux femelles parasitoïdes sans compétition, suite à l'interférence causée par le multiparasitisme
4. Aucun changement dans le nombre de mâles pondus dans l'agrégat par rapport aux femelles sans compétition, puisque les deux espèces ne peuvent se reproduire entre elles

En situation de compétition indirecte intraspécifique :

5. Une baisse du temps de résidence moyen par rapport aux femelles parasitoïdes sans compétition, puisque l'agrégat est de moins bonne qualité
6. Une augmentation du nombre de mâles pondus dans l'agrégat par rapport aux femelles sans compétition

En situation de compétition indirecte interspécifique :

7. Une baisse du temps de résidence moyen par rapport aux femelles parasitoïdes sans compétition, puisque l'agrégat est de moins bonne qualité
8. Une légère augmentation du nombre de mâles pondus dans l'agrégat par rapport aux femelles sans compétition, puisque celui-ci est de moins bonne qualité

Chapitre 1 : Concepts théoriques

1.1 La valeur adaptative

La valeur adaptative («*fitness*») représente la capacité d'un individu à transmettre ses gènes aux prochaines générations (Sibly et Calow, 1985; Bolhuis et Giraldeau, 2005). Il s'agit d'un concept central à l'écologie comportementale, car la prémisse principale de la discipline allègue que le comportement des individus a évolué de manière à optimiser leurs gains de valeur adaptative (Danchin *et al.*, 2008; Goodenough *et al.*, 2010). Les changements physiologiques, morphologiques et comportementaux qui surgissent dans une population sont assujettis à de fortes pressions de sélection et ils ne peuvent être sélectionnés que si la somme des gains et coûts liés aux changements avantage les individus affectés (Boivin, 2010). Le processus naturel de sélection favorise donc l'apparition et le maintien de traits et de stratégies comportementales (alimentation, reproduction, défense, etc.) stables. On parle alors de stratégies évolutives stables («*evolutionary stable strategy*», ESS). Maynard Smith (1974) a défini une ESS comme étant la stratégie la plus avantageuse pour un individu, même lorsque confrontée à elle-même. Celle-ci ne peut donc pas se faire envahir, d'un point de vue évolutif, par une autre stratégie.

On peut estimer les gains ou pertes de valeur adaptative d'un individu à l'aide de descripteurs («*proxies*») (Roitberg *et al.*, 2001). Des descripteurs comme la taille, la longévité, la fécondité, entre autres, peuvent refléter, directement ou indirectement, la valeur adaptative d'un individu (Godfray, 1994; Roitberg *et al.*, 2001; Boivin, 2010). Par exemple, chez l'hirondelle *Hirundo rustica* Linnaeus, la longueur de la queue des mâles est corrélée à leur capacité à séduire les femelles : les mâles à longue queue ayant un meilleur succès

reproducteur que les mâles ayant la queue courte (Møller, 1990). Chez *Trichogramma euproctidis* Girault (Hymenoptera : Trichogrammatidae), un parasitoïde d'œufs de lépidoptères, il a été démontré que la taille de l'adulte affecte sa valeur adaptative (Boivin et Lagacé, 1999). La taille est positivement corrélée au nombre et à la taille des gamètes, ainsi qu'à la longévité des adultes, ce qui augmente les probabilités d'avoir plus de descendants (Durocher-Granger *et al.*, 2011). Cependant, la relation entre ces descripteurs et la valeur adaptative n'est pas nécessairement linéaire. Par exemple, lorsque *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera : Trichogrammatidae) se développe dans un vieil hôte, on observe une réduction de taille de 13,5%, mais la vitesse de marche et la fécondité diminuent de 48,8% et 77,9% respectivement par rapport à un individu se développant dans un jeune hôte (Roitberg *et al.*, 2001). Dans ce cas, la taille des individus ne reflète pas adéquatement leur capacité de reproduction. On ne peut donc pas se fier à un seul descripteur lorsque l'on veut évaluer les gains ou pertes de valeur adaptative chez une espèce.

La valeur adaptative d'un individu s'évalue de manière relative, car le succès d'un individu à transmettre ses gènes est toujours relatif au succès du reste de la population (Maynard Smith, 1974; Roitberg *et al.*, 2001; Dugatkin, 2004). La valeur adaptative individuelle représente les gains de valeur adaptative d'un individu tel qu'estimé par la production de descendants directs (Krebs et Davies, 1997), alors que la valeur adaptative inclusive représente la somme de la valeur adaptative individuelle et des gains octroyés par la reproduction de parents proches (ex. frères et sœurs) (Hamilton, 1964).

1.2 Théories en écologie

L'idée que le comportement a évolué de façon à maximiser les gains de valeurs adaptatives à vie chez les individus fait directement référence aux notions d'optimisation (Danchin *et al.*, 2008). Les modèles d'optimisation s'avèrent des outils mathématiques très importants à l'étude de l'écologie comportementale (Danchin *et al.*, 2008). Il est important de comprendre que les théories et les modèles ne sont pas conçus de manière à maximiser les gains de valeurs adaptatives à un moment quelconque de la vie d'un individu, mais bien pour maximiser ses gains à long terme. Ainsi, la stratégie adoptée ne sera pas nécessairement celle qui amènera le plus de gains dans le moment présent. Un parallèle peut être fait avec des principes économiques où les modèles d'optimisation utilisés en économie peuvent, sans modifications majeures, s'appliquer à l'écologie (Rapport et Turner, 1977).

1.2.1 Théorie de la récolte optimale

La théorie de la récolte optimale (« Optimal Foraging Theory ») tente d'identifier, à l'aide de modèles d'optimisation, les stratégies optimales qu'un animal devrait adopter lorsqu'il exploite une ressource sous différentes conditions (Stephens et Krebs, 1986). Cette théorie regroupe plusieurs modèles qui répondent chacun à un ou quelques aspects du domaine plus large qu'est l'exploitation de l'environnement. Par exemple, le modèle de la diète optimale tente de répondre à la question «Quoi manger?», alors que d'autres modèles tentent d'expliquer comment les individus interprètent et utilisent l'information perçue dans l'environnement (Stephens et Krebs, 1986; Stephens, 2007; Goodenough *et al.*, 2010). Le

modèle qui nous intéresse dans cette section est le modèle (ou théorème) de la valeur marginale.

Le théorème de la valeur marginale

Dans la nature, il n'est pas rare que les ressources exploitées par les individus soient organisées en agrégats répartis de manière hétérogène dans l'environnement. Développé par Charnov (1976), le théorème de la valeur marginale (MVT) tente de modéliser la période optimale qu'un individu devrait investir à exploiter un agrégat de ressources afin de maximiser ses gains de valeur adaptative à long terme. Le MVT prédit que le temps d'exploitation d'un agrégat augmente en fonction de la qualité de l'agrégat et du temps de déplacement moyen requis pour trouver un nouvel agrégat (Figure 1) (Charnov, 1976). Dans un environnement contenant des agrégats riches et distants les uns des autres, chaque agrégat devrait être exploité plus longtemps que s'il était pauvre et à proximité.

La qualité d'un agrégat diminue au fur et à mesure qu'il est exploité, de sorte que son rendement instantané diminue progressivement. Selon le modèle, chaque agrégat d'un environnement devrait être exploité jusqu'au même seuil de rentabilité avant d'être abandonné (Charnov, 1976; Wajnberg, 2006). Ce seuil représente théoriquement le niveau de rentabilité moyen des agrégats de l'environnement. Si on prend l'exemple d'une femelle parasitoïde exploitant un agrégat d'hôtes, la rentabilité de l'agrégat peut se traduire par le nombre d'ovipositions effectuées par unité de temps. Ainsi, le rythme de ponte moyen juste avant le départ des femelles devrait toujours être similaire, peu importe la qualité initiale de l'agrégat. Ceci fut observé chez les femelles *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera : Trichogrammatidae), où des parcelles à qualité variable étaient exploitées

jusqu'au même niveau de profitabilité (Wajnberg *et al.*, 2000), mais pas chez *Anaphes victus* Huber (Hymenoptera : Mymaridae), où la valeur marginale de gain de valeur adaptative variait en fonction de la qualité de l'agrégat (Boivin *et al.*, 2004). Ceci suggère que des facteurs biologiques peuvent limiter la validation du MVT.

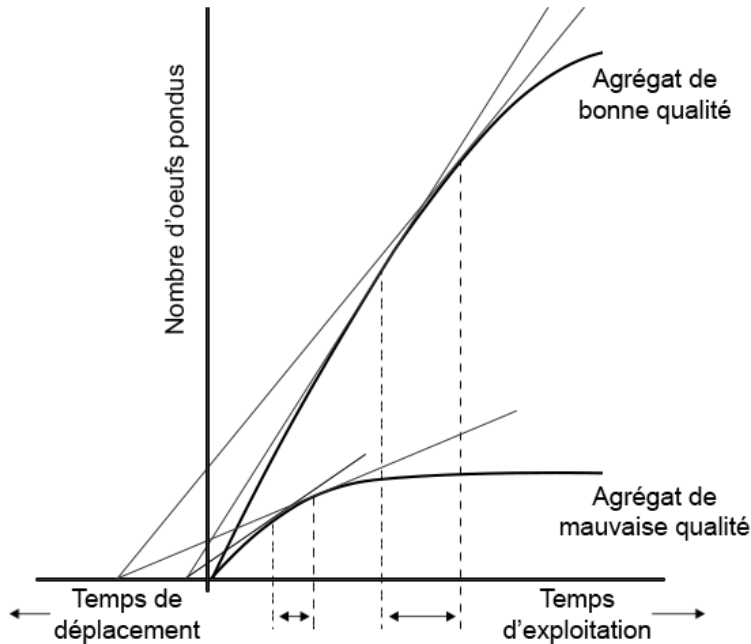


Figure 1: Représentation graphique du théorème de la valeur marginale de Charnov (1976). Le temps marginal pour quitter l'agrégat représente l'intersection de la tangente avec la courbe. Le temps de résidence augmente dans des agrégats de meilleures qualités et lorsque le temps de déplacement entre les agrégats est plus grand. Figure reproduite de Boivin *et al.* (2004).

Limites du MVT

Plusieurs études ont démontré des disparités entre la théorie du MVT et les résultats expérimentaux (Nonacs, 2001). Le MVT repose sur trois postulats qui rendent le modèle trop réducteur pour refléter fidèlement ce qui est observé dans la nature (Wajnberg 2006). Le premier postulat, et probablement le plus important, stipule que les individus sont omniscients,

c'est-à-dire qu'ils ont une connaissance parfaite de la qualité et de la distribution des agrégats dans l'environnement (Iwasa *et al.*, 1981; Wajnberg, 2006; Wajnberg *et al.*, 2006). Il est très peu probable que ce soit le cas en nature bien que l'on considère que les animaux sont capables d'acquérir et d'analyser de l'information sur leur environnement lorsqu'ils l'exploitent. Il a été démontré que certaines espèces de parasitoïdes, notamment *Aphelinus asychis* Walker (Hymenoptera : Aphelinidae) et *A. victus*, estiment la qualité de l'environnement à partir du ou des premiers agrégats visités et sont capables de réviser leurs estimations au fur et à mesure que les femelles explorent l'environnement (Li *et al.*, 1993; van Baaren *et al.*, 2005). Cette stratégie peut être avantageuse lorsque la qualité de l'environnement varie peu au cours d'une même génération, mais qu'elle fluctue de manière significative entre les générations (Boivin *et al.*, 2004). À l'inverse, lorsque la variation intragénérationnelle est grande et que la variation intergénérationnelle est faible, donc que l'environnement est très variable à court terme tout en maintenant une qualité constante à long terme, il peut être avantageux pour un individu d'avoir une estimation innée de la qualité de l'environnement (McNamara et Houston, 1985; Boivin *et al.*, 2004). C'est le cas notamment de *T. brassicae*, dont les femelles ont une estimation innée de la valeur moyenne des agrégats de l'environnement (Boivin *et al.*, 2004).

Le deuxième postulat du MVT stipule que les individus n'ont aucune contrainte temporelle et physiologique quant à leur espérance de vie et leur capacité de reproduction (Yamada, 1988). Or, tous les animaux font face à de telles contraintes (prédation, maladies, nombre de gamètes disponibles, etc.). En particulier, les insectes parasitoïdes ont en général une courte espérance de vie et des ressources limitées (Godfray, 1994; van Alphen *et al.*, 2003), ils devront donc adapter leurs stratégies d'exploitations en fonction de ces contraintes,

même si cela vient à l'encontre du MVT. Par exemple, les femelles *A. victus* qui approchent la fin de leur vie demeurent plus longtemps dans les agrégats que ce qui est prédit par le MVT (Wajnberg *et al.*, 2006). Chez *Diglyphus begini* Ashmead (Hymenoptera : Eulophidae), une espèce pro-ovigénique (qui ne produit pas d'oocytes supplémentaires durant sa vie adulte), l'intensité de recherche d'hôtes des femelles est directement liée à la quantité d'oocytes qui leur est disponible (Minkenbergh *et al.*, 1992) : plus celles-ci ont d'oocytes disponibles, plus leurs efforts d'exploitation sont grands (Minkenbergh *et al.*, 1992). Les mâles aussi peuvent être soumis à des contraintes physiologiques qui influencent leurs stratégies d'exploitation d'agrégats. On soupçonne que les mâles répondent également au MVT lorsque l'accouplement avec les femelles se fait sur l'agrégat de naissance (Martel *et al.*, 2008). Ainsi, au fur et à mesure que le nombre de femelles vierges diminue, cela devient plus profitable pour les mâles de quitter l'agrégat avant qu'ils n'aient épuisé leur stock de sperme que de rester pour s'accoupler avec des femelles ayant déjà été fécondées (Martel *et al.*, 2008). Chez certaines espèces cependant, les mâles n'ont pas cette possibilité. Les mâles du genre *Melittobia*, des hyménoptères parasitoïdes grégaires de pupes ou de prépupes de guêpes solitaires et d'abeilles, n'ont souvent pas d'yeux composés ni d'ailes fonctionnelles ce qui les empêche de se disperser lorsque les possibilités d'accouplement deviennent moins favorables (Abe *et al.*, 2009).

Le troisième postulat stipule qu'un individu est seul à exploiter l'environnement (Yamamura et Tsuji, 1987). Dans la nature, il n'est pourtant pas rare que des individus entrent en compétition pour l'accès à un agrégat de ressources (Maynard Smith, 1974; Yamamura et Tsuji, 1987; Godfray, 1994). Les interactions entre individus auront un impact sur leurs stratégies d'exploitations, que ce soit des interactions directes ou indirectes (Lebreton, 2009).

Les différents types de compétition et leur impact sur l'exploitation d'agrégats seront discutés davantage dans une prochaine section.

Il est également important de préciser que le MVT permet de prédire les comportements attendus de manière qualitative, mais rarement de manière quantitative. Malgré un grand nombre d'études supportant le MVT de manière qualitative (Nonacs, 2001; Wajnberg, 2006), la plupart des études ayant tenté une approche quantitative ont sous-estimé le temps de résidence théorique par rapport au temps de résidence réel (Nonacs, 2001).

Les mécanismes de prises de décisions

Bien que le modèle du MVT permet d'exprimer le temps de résidence optimal sous forme mathématique, il est improbable que les animaux prennent la décision de demeurer ou non sur un agrégat en se basant sur des formules algébriques. Cela nous fait donc poser la question : comment un individu fait-il pour décider de rester ou de partir d'un agrégat?

Les modèles les plus simples qui tentent de répondre à cette question sont à règles fixes: un individu peut quitter un agrégat en se basant sur (1) le temps qu'il est resté dans l'agrégat (stratégie à temps fixe), (2) le nombre de proies croisées (stratégie à nombre fixe), ou (3) le temps écoulé depuis la dernière proie rencontrée (stratégie basée sur un temps d'abandon fixe («*fixed giving up time*» ou «*fixed-GUT*»)) (Waage, 1979; Iwasa *et al.*, 1981; Wajnberg, 2006). Iwasa *et al.* (1981) ont démontré que ces stratégies peuvent être optimales sous certaines conditions. Dans le cas où les agrégats ont tous le même nombre de ressources disponibles, la stratégie à nombre fixe offre le meilleur rendement, suivie de la stratégie à temps fixe. Dans le cas où il y a une grande variance entre les agrégats, le «*fixed-GUT*» est la

meilleure stratégie. Cependant, ces stratégies ne tiennent pas compte du fait que les prédateurs ou les parasitoïdes exploitant un agrégat peuvent acquérir de l'information et réviser leur évaluation de l'environnement afin d'adopter des comportements plus complexes (Iwasa *et al.*, 1981; Pierre *et al.*, 2003; van Alphen *et al.*, 2003; Wajnberg, 2006).

En se basant sur ses travaux avec *Venturia canescens* Gravenhorst (Hymenoptera : Ichneumonidae), Waage (1979) émet l'hypothèse que les femelles parasitoïdes exploitant un agrégat d'hôtes entrent dans l'agrégat avec une motivation initiale à y rester. Cette motivation serait plus ou moins forte en fonction des stimuli de l'agrégat perçus par la femelle, tel que les kairomones émanant des hôtes. La motivation de la femelle diminue avec le temps jusqu'à un seuil, qu'on peut généraliser comme étant égal à zéro, puis elle quitte l'agrégat pour en chercher un autre. La différence entre la théorie de Waage (1979) et celle du «*fixed-GUT*» est qu'à chaque ponte la motivation de la femelle augmente. Ainsi, le seuil pour quitter l'agrégat est établi en fonction de toutes les pontes dans l'agrégat, et non seulement de la dernière (Iwasa *et al.*, 1981). Cela fait en sorte que la stratégie d'exploitation est beaucoup plus souple face à la variabilité aléatoire du temps entre les pontes (Waage, 1979).

Iwasa *et al.* (1981) ont présenté la première validation théorique de ce modèle. Ils ont démontré que la motivation pouvait être augmentée (mécanisme incrémentiel) ou diminuée (mécanisme décrementiel) et que ces mécanismes peuvent s'accorder aux prédictions du MVT (Figure 2). Le mécanisme incrémentiel serait optimal lorsqu'il y a une grande variabilité dans la richesse et la répartition des ressources dans l'environnement et lorsque l'information à propos de la qualité des agrégats n'est pas fiable; alors que le mécanisme décrementiel serait avantageux lorsque les ressources sont réparties de manière uniforme et lorsque la femelle peut estimer précisément la richesse de chaque agrégat rencontré (van Alphen *et al.*, 2003).

L'un ou l'autre de ces mécanismes fut observé chez plusieurs espèces de parasitoïdes (Strand et Vinson, 1982; van Alphen et Galis, 1983; Cloutier et Baudouin, 1990; Wajnberg *et al.*, 2000; van Alphen *et al.*, 2003; Boivin *et al.*, 2004). Cependant, certaines espèces peuvent osciller entre ces deux mécanismes en fonction de la répartition de leurs hôtes, tels que *V. canescens* (Waage, 1979; Driessen *et al.*, 1995) et *Cotesia rubecula* Marshall (Hymenoptera : Braconidae) (Vos *et al.*, 1998; Tenhumberg *et al.*, 2001). La ponte n'est pas l'unique comportement à avoir un effet sur le temps de résidence dans l'agrégat. van Alphen (1993) a suggéré l'existence d'effets combinés de mécanismes incrémentiels et décréentiels. Dans son modèle, chaque ponte augmente la motivation à exploiter l'agrégat, alors que chaque rejet d'hôte la diminue (van Alphen, 1993). Plusieurs études ont par la suite démontré l'existence de tels effets combinés (voir Wajnberg 2006 pour une revue de littérature).

Les analyses de survie sont les meilleurs outils statistiques disponibles présentement pour analyser les temps de résidence dans l'agrégat et les mécanismes comportementaux sous-jacents, et le modèle du risque proportionnel de Cox est particulièrement bien adapté à ce genre d'analyse (Cox, 1972; van Alphen, 1993; Collet, 1994; Wajnberg *et al.*, 1999). Ce modèle permet de calculer des ratios de risque (« *hazard rates* »), soit la probabilité qu'une femelle quitte l'agrégat à chaque unité de temps (Wajnberg *et al.*, 1999). Le modèle suppose que chaque individu a une tendance initiale à quitter l'agrégat (« *baseline hazard* ») et il permet ensuite de calculer comment différentes covariables quantitatives et/ou qualitatives influencent cette tendance. Une covariable ayant un ratio de risque supérieur à un augmente la tendance à quitter l'agrégat, alors qu'un ratio inférieur à un indique une diminution de la tendance à quitter l'agrégat (Cox, 1972; Wajnberg *et al.*, 1999). On peut éliminer graduellement les covariables non significatives par l'entremise des tests de maximum de

vraisemblance (« *Likelihood ratio tests* ») afin d'obtenir le modèle le plus simple possible (« *minimum adequate model* ») contenant uniquement les covariables ayant un effet significatif sur la tendance à quitter l'agrégat (Wajnberg *et al.*, 1999).

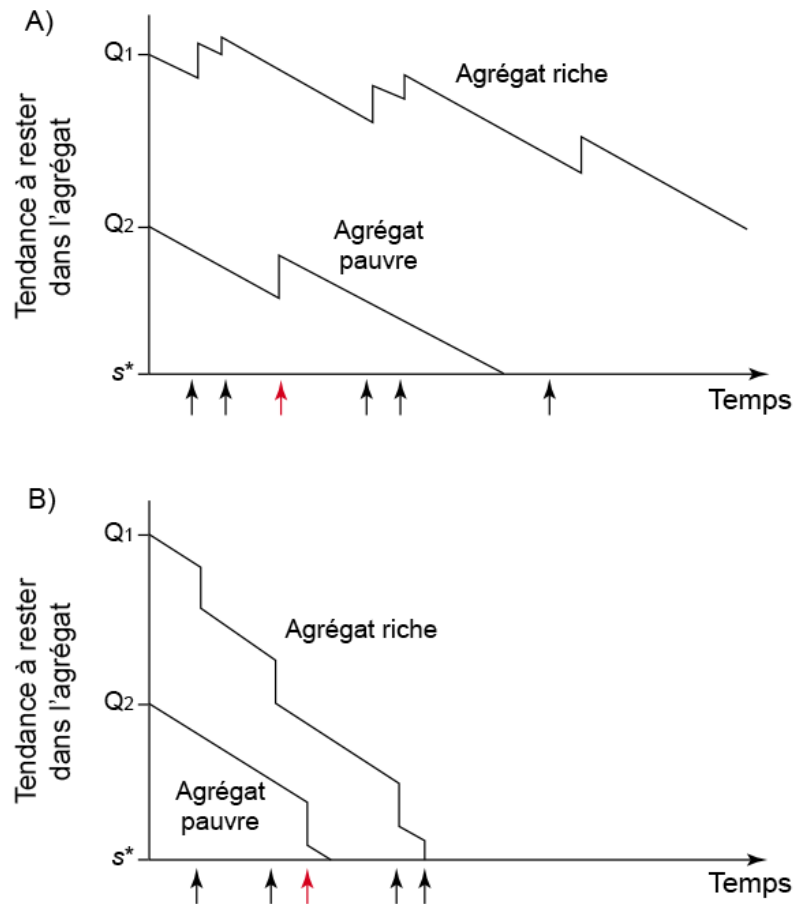


Figure 2: Représentation graphique du modèle de Waage (1979). La tendance initiale à rester dans l'agrégat (Q_x) est proportionnelle à la qualité de l'agrégat. Suite à la ponte d'un œuf, la tendance à rester est augmentée (A) ou diminuée (B). L'amplitude de l'incrément est dépendante du temps depuis la dernière ponte. L'individu quitte l'agrégat lorsque sa motivation à rester atteint le seuil s^* . Les flèches noires et rouges représentent respectivement des pontes dans des agrégats riches et pauvres. Reproduit de van Alphen *et al.* (2003).

Les analyses de régressions de Cox sont considérées comme un bon support au modèle motivationnel de Waage (1979). Les modèles de Waage et de Cox reposent cependant sur des cadres conceptuels théoriques différents, ce qui cause certaines disparités entre eux (Pierre *et al.*, 2012). La principale différence est que le modèle de Waage (1979) est essentiellement un modèle déterministe où la seule source de variation provient de la probabilité de trouver et d'attaquer un hôte. Selon ce modèle, le temps de résidence dans l'agrégat devrait être identique pour tous les individus pour une même séquence d'attaque d'hôtes (Pierre *et al.*, 2012). Or, ce n'est pas le cas dans la nature où les temps de résidence observés sont distribués selon une fonction exponentielle, tel que prédit par l'analyse de régression de Cox. Pierre *et al.* (2012) ont donc proposé un modèle hybride afin de pallier aux disparités entre les hypothèses de Cox et le modèle de Waage (1979). Au lieu d'avoir une motivation fixe à exploiter l'agrégat dont la qualité diminue graduellement dans le temps jusqu'à atteindre zéro, ils suggèrent que cette motivation représente en fait la tendance à quitter l'agrégat et que cette tendance peut être augmentée ou diminuée par divers facteurs environnementaux ou comportements d'exploitation, tel qu'énoncé initialement par Waage (1979) (Pierre *et al.*, 2012). Il s'agit en réalité d'une reformulation du modèle initial de Waage (1979) qui introduit une source de variation stochastique dans le modèle (Pierre *et al.*, 2012).

1.2.2 Le sex-ratio et l'allocation des sexes

De manière générale, chez les espèces diploïdes, la détermination du sexe de la progéniture se fait par la ségrégation aléatoire des chromosomes. Cependant, chez les espèces haplodiploïdes arrhénotoques, le sexe de la descendance dépend de la ploïdie de l'œuf. Les œufs non fertilisés (haploïdes) donnent naissance à des individus mâles, alors que les œufs

fertilisés (diploïdes) donnent naissance à des individus femelles. Chez les hyménoptères, tous des haplodiploïdes arrhénotoques ou presque, la fertilisation de l'œuf se fait au moment de la ponte (Godfray, 1994). Les femelles ont le contrôle physiologique de la fertilisation de leurs œufs, ce qui leur permet de manipuler le sex-ratio de leur progéniture (Godfray, 1994; Chapuisat, 2008). Plusieurs modèles ont été élaborés pour l'étude de l'allocation des sexes et du sex-ratio.

Le modèle de Fisher

Fisher (1958) fut l'un des premiers à présenter un modèle expliquant le sex-ratio des organismes vivants. Selon lui, le sex-ratio stable d'une population représente le rapport où l'investissement parental est le même pour les deux sexes. C'est-à-dire que 50% de l'énergie va à la production de femelles et 50% à la production de mâles.

On observe un rapport de sexe de 1 :1 chez la majorité des espèces vivantes, et ce indépendamment de leurs mécanismes d'allocation des sexes (Seger et Stubblefield, 2002). Tant que la dépense énergétique est la même pour produire un mâle ou une femelle, le rapport d'une femelle pour un mâle est avantageux. Cependant, lorsque l'investissement énergétique associé à la production des sexes est inégal (par exemple, une femelle est deux fois plus coûteuse à produire qu'un mâle ou qu'un mâle rapporte deux fois plus de gains en valeur adaptative) l'équilibre se déplace vers l'un des deux sexes afin que le rendement des deux sexes soit le même (donc, pour les exemples ci-hauts, on aurait deux fois plus de mâles que de femelles) (Seger et Stubblefield, 2002).

L'un des postulats du modèle de Fisher (1958) cependant, est que les organismes d'une population sont en panmixie, c'est-à-dire qu'ils sont répartis aléatoirement dans l'environnement et que leur reproduction est aussi aléatoire. Or, ce n'est pas toujours le cas.

La compétition locale pour un partenaire

Le modèle de la compétition locale pour un partenaire fut développé par Hamilton (1967) pour représenter le sex-ratio optimal que devrait adopter une mère lorsque le postulat de la panmixie dans le modèle de Fisher n'est pas respecté. Chez les parasitoïdes grégaires, les femelles pondent plusieurs œufs par hôtes (ou un œuf par hôte dans des hôtes agrégés pour les espèces quasi grégaires). Chez ces espèces, l'accouplement se fait généralement sur l'agrégat juste après l'émergence, ou même dans l'hôte de naissance, comme ce fut observé chez *Trichogramma papilionis* Nagarkatti (Hymenoptera : Trichogrammatidae) et *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera : Trichogrammatidae) (Godfray, 1994). Dans une telle situation, le sex-ratio de 1 :1 ne serait avantageux que si les mâles étaient en mesure de féconder qu'une seule femelle. Or, la capacité spermatique des mâles leur permet de féconder plusieurs femelles, même chez les espèces où les mâles ont un stock de spermatozoïdes limité, comme *T. euproctidis* (Boivin *et al.*, 2005). Les mâles entrent donc en compétition localement pour obtenir le plus de partenaires possible, un phénomène appelé la compétition locale pour un partenaire («*Local mate competition*»; LMC) (Hamilton, 1967).

Hamilton (1967) proposa que dans une situation de LMC, la descendance d'une mère devrait idéalement être biaisée vers la production de filles, car la valeur adaptative de la mère dépend principalement du nombre de filles qui se dispersent (Seger et Stubblefield, 2002). Le sex-ratio (x) de la progéniture devrait dépendre du nombre de femelles fondatrices (n) selon la

fonction suivante : $x = (n-1)/2n$. Le sex-ratio de zéro obtenu lorsqu'il n'y a qu'une seule femelle fondatrice représente le cas où une femelle devrait pondre juste assez de fils pour féconder toutes ses filles. Cela minimise la compétition entre les mâles (ce qui résulterait en une perte d'énergie pour la mère) tout en maximisant la production d'individus profitables (i.e. les filles) (Taylor, 1981; Shuker *et al.*, 2006; Somjee *et al.*, 2011). Du moment où il y a plus d'une femelle fondatrice, la proportion de fils pondue devrait augmenter jusqu'à s'approcher du ratio 1 :1 de Fisher (Hamilton, 1967). Pour les animaux haplodiploïdes arrhénotoques, le sex-ratio optimal est représenté par la fonction : $x = (n-1)(2n-1)/n(4n-1)$ (Taylor et Bulmer, 1980).

Si en situation de LMC il est avantageux pour les femelles de minimiser la ponte de mâles, il devient plus avantageux d'augmenter le sex-ratio de sa progéniture lorsque le nombre de femelles fondatrices augmente. Une femelle qui pond plus de mâles aura plus de fils pour féconder les filles des autres femelles fondatrices. C'est un double avantage, car non seulement cette femelle pourra transmettre ses propres gènes plus efficacement, tout en perturbant la transmission des gènes de ses consœurs (Martel et Boivin, 2004), mais elle aura également plus de sperme en réserve pour des pontes subséquentes dans des agrégats moins occupés. De manière générale, les prédictions du LMC ont pu être validées de manière qualitative chez plusieurs espèces, tel que *Nasonia vitripennis* Walker (Hymenoptera : Chalcidoidea) (Shuker *et al.* 2005), *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera : Bethyridae) (Khidr *et al.*, 2013) et *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera : Trichogrammatidae) (Luck *et al.*, 2001). Chez les parasitoïdes grégaires, le nombre de mâles par portée augmente en fonction du nombre d'œufs pondus et des risques de superparasitisme (Griffiths et Godfray, 1988; Shuker *et al.*, 2006). Cependant, tout comme les tests sur le MVT, les prédictions

quantitatives du LMC ont tendance à sous-estimer le sex-ratio obtenu en laboratoire (Godfray, 1994).

Le modèle de la qualité de l'hôte

La qualité des ressources disponibles peut varier dans l'environnement. Chez les parasitoïdes, les ressources auxquelles auront accès les larves pour leur développement se limitent à l'hôte à partir duquel elles se développent (Godfray, 1994). Un hôte plus volumineux contiendra nécessairement plus de ressources qu'un hôte plus petit, ce qui permettra le développement d'individus de plus grande taille ou, chez les espèces grégaires, un plus grand nombre d'individus (Luck *et al.*, 1982; Jervis *et al.*, 2008; Montoya *et al.*, 2011). La relation entre la taille de l'hôte et les gains en valeur adaptative est particulièrement importante pour les espèces idiobiontes, puisque le développement de l'hôte arrête au moment de la ponte. Cette relation est moins importante pour les espèces koïnobiontes car celles-ci n'arrêtent pas le développement de l'hôte.

Généralement, la relation entre la taille et les gains de valeur adaptative est plus forte chez les femelles que chez les mâles (Werren, 1983; Ode et Hunter, 2002). En se basant sur ce raisonnement et sur des expériences en laboratoire sur des guêpes solitaires et parasitoïdes, Charnov *et al.* (1981) ont développé un modèle où la taille de l'hôte, qui peut se traduire par la qualité de l'hôte ou la quantité de ressources disponibles, a une influence sur le sex-ratio de la progéniture. Selon ce modèle, lorsque les femelles tirent plus de bénéfices que les mâles à être grosses, une femelle devrait répartir sa progéniture selon la qualité des ressources rencontrées : les ressources de meilleure qualité serviront à la ponte de femelles et celles de moins bonne qualité serviront à la ponte de mâles. Le modèle fut élaboré pour illustrer le comportement

d'une guêpe : (1) qui est solitaire (donc non soumise au LMC), (2) dont l'environnement contient des ressources de qualité variable et (3) qui peut manipuler le sex-ratio primaire de sa progéniture (Charnov *et al.*, 1981). Des études ont démontré que les femelles se basent sur la valeur relative de la ressource selon la moyenne de l'environnement, et qu'elles pondent plus de femelles lorsque la ressource est relativement de bonne qualité et plus de mâles lorsque la ressource est relativement pauvre (Charnov *et al.*, 1981; Werren, 1983).

1.3 La compétition chez les parasitoïdes

Les interactions de compétition entre les parasitoïdes peuvent avoir des impacts très importants sur la dynamique de leurs populations (Godfray, 1994). La biologie unique des parasitoïdes implique que cette compétition peut se faire à plusieurs niveaux. Contrairement à la majorité des prédateurs, lorsqu'une femelle parasitoïde quitte un agrégat de ressources après l'avoir exploité, cette ressource reste dans l'environnement et demeure accessible et exploitable par d'autres femelles (Godfray, 1994). De plus, on peut retrouver dans un même environnement plusieurs espèces différentes de parasitoïdes qui exploitent les mêmes hôtes. Ainsi, lorsqu'elles sont à la recherche d'hôtes, les femelles font face à de la compétition : intraspécifique, interspécifique, directe et indirecte. Les immatures quant à eux peuvent faire face à de la compétition larvaire (Brodeur et Boivin, 2004).

1.3.1 La compétition directe

Lorsque deux individus exploitent simultanément un agrégat de ressources, on dit qu'ils sont en compétition directe. Chez les parasitoïdes, la compétition directe peut avoir lieu

entre des femelles exploitant un agrégat d'hôtes (compétition extrinsèque) ou entre des larves qui se développent dans le même hôte (compétition intrinsèque) (Godfray, 1994; Brodeur et Boivin, 2004; Boivin et Brodeur, 2006; Cusumano *et al.*, 2012). Le sujet de la compétition intrinsèque sera abordé plus loin.

La compétition directe entre les parasitoïdes adultes peut prendre deux formes différentes : la compétition d'exploitation (« scramble competition ») et la compétition d'interférence (« contest competition »). La compétition d'exploitation a lieu lorsque plusieurs individus exploitent un agrégat simultanément en se divisant les ressources sans interagir directement entre eux : les compétiteurs se nuisent indirectement en s'appropriant un maximum de ressources (Schoener, 1983). Dans ce modèle de compétition, on suppose que les compétiteurs prennent les mêmes décisions que lorsqu'ils sont seuls quant au moment optimal de départ de l'agrégat (Sjerps et Haccou, 1994). Ils devraient donc tous quitter l'agrégat en même temps, soit lorsqu'ils atteignent le taux de gain marginal tel que décrit par le MVT (Sjerps et Haccou, 1994). Toutefois, comme ils sont plusieurs à avoir exploité la ressource, le taux de gain marginal sera atteint plus rapidement que lorsqu'il n'y a qu'un seul individu à exploiter l'agrégat. Au chronomètre, les individus qui se livrent à de la compétition d'exploitation demeurent moins de temps dans l'agrégat que s'ils sont seuls.

À l'inverse, la compétition par interférence a lieu lorsque les compétiteurs interagissent directement entre eux afin de limiter l'acquisition des ressources des autres individus (Schoener, 1983). L'interférence peut se faire via des comportements agressifs et des comportements de garde (« *patch guarding* ») (Godfray, 1994; Batchelor *et al.*, 2005). Chez les parasitoïdes, les combats permettent de chasser une ou des compétitrices de l'agrégat, pour un accès exclusif aux hôtes, et la garde permet à une femelle de protéger sa progéniture

lorsqu'elle a déjà exploité l'agrégat. Les femelles peuvent se poursuivre, se frapper avec leurs antennes, leurs pattes ou leurs ailes, se mordre et même se piquer afin d'affirmer leur dominance (Batchelor *et al.*, 2005; Boivin et Brodeur, 2006). Outre les combats, l'interférence peut se faire via le superparasitisme (Haccou et van Alphen, 2008), c'est-à-dire lorsqu'une femelle pond sur ou dans un hôte déjà parasité. Dans ce modèle de compétition, les prédictions du MVT ne sont plus applicables, car dès qu'un ou des compétiteurs quittent l'agrégat, le ou les individus restants bénéficient d'une hausse de leurs taux de gain de valeur adaptative (Sjerps et Haccou, 1994; Hamelin *et al.*, 2007a,b; Haccou et van Alphen, 2008). En situation de superparasitisme, le gain engendré par le départ des compétiteurs représente la possibilité de pondre davantage d'œufs dans les hôtes parasités par les autres femelles. Dans une telle situation, on s'attend donc à une guerre d'attrition entre les femelles qui fera en sorte que leur temps de résidence sera au-delà du temps prédit par le MVT (Hamelin *et al.*, 2007b; Haccou et van Alphen, 2008).

1.3.2 La compétition indirecte

Lorsque deux femelles exploitent un même agrégat de ressources de manière séquentielle, on dit qu'elles sont en compétition indirecte (Boivin et Brodeur, 2006). Les pressions de compétitions indirectes auxquelles sera soumise une population de parasitoïdes dépendent de la densité de parasitoïdes et de la densité d'hôtes dans l'environnement (Godfray, 1994). Ainsi, une femelle qui veut maximiser ses gains de valeur adaptative aura tout avantage à pondre ses œufs dans des hôtes sains, sans compétition afin que sa descendance puisse monopoliser la ressource.

Afin de pallier à cette compétition, les parasitoïdes peuvent appliquer des marqueurs chimiques sur ou dans les hôtes qu'ils ont parasités afin (1) d'éviter de les parasiter à nouveau (superparasitisme monogyne) et (2) de dissuader des compétitrices de la même espèce (superparasitisme polygyne) ou d'espèces différentes (multiparasitisme) de les parasiter à leur tour (Godfray, 1994). La capacité de marquer et de détecter un marquage (ce qu'on appelle la discrimination d'hôtes) est donc un trait adaptatif, car cela permet aux femelles d'allouer leur progéniture de manière optimale dans un agrégat et d'acquérir de l'information sur la qualité de l'environnement (van Alphen et Visser, 1990; van Alphen *et al.*, 2003). La discrimination intraspécifique d'hôtes, donc la capacité de détecter un marquage fait par soi-même ou par une femelle de la même espèce, est un trait qui est observé chez la majorité des espèces de parasitoïdes (van Alphen et Visser, 1990; van Baaren *et al.*, 1994). Cependant, la capacité de détecter des marquages faits par d'autres espèces de parasitoïdes (la discrimination interspécifique) est plutôt rare (Vinson, 1976; van Baaren *et al.*, 1994; Weber *et al.*, 1996; Boivin et Brodeur, 2006) et n'a été décrite que pour quelques espèces, dont celles du genre *Anaphes* (van Baaren *et al.*, 1994).

Sous certaines conditions, van Alphen et Visser (1990) suggèrent que le superparasitisme peut être adaptatif. Chez les parasitoïdes grégaires, lorsque le nombre d'hôtes sains disponibles et/ou la longévité de la femelle sont des facteurs limitants, la stratégie optimale peut être de faire du superparasitisme monogyne et/ou polygyne. Le gain de valeur adaptative par descendant sera plus faible, mais la somme de la valeur adaptative de la descendance par hôte sera plus élevée que si la femelle n'avait pondu qu'un seul œuf par hôte (van Alphen et Visser, 1990). Cette théorie est supportée chez *T. evanescens* (van Dijken et Waage, 1987) et *Cotesia glomerata* (= *Apanteles glomeratus*) Linnaeus (Hymenoptera :

Braconidae) (Ikawa et Okabe, 1985). De plus, lorsque les hôtes sont de grande taille, il faut parfois un nombre minimal de larves dans chaque hôte pour assurer le développement complet des immatures et éviter la mortalité juvénile (Boivin et Brodeur, 2006).

Chez les parasitoïdes solitaires, une seule larve émerge de l'hôte. Néanmoins, même dans de telles conditions, le superparasitisme peut être avantageux si les risques de superparasitisme polygyne ou de multiparasitisme sont élevés ou si ce comportement augmente les probabilités de vaincre les défenses immunitaires de l'hôte (van Alphen et Visser, 1990). Par exemple, il y a moins de mortalité larvaire chez *Asobara tabida* Nees (Hymenoptera : Braconidae) lorsque celle-ci pond plusieurs œufs dans les pupes de *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera : Drosophilidae) que lorsqu'elle n'en pond qu'un seul, car cela surcharge la capacité d'encapsulation de l'hôte (van Alphen et Visser, 1990). Le parasitisme polygyne et le multiparasitisme peuvent également être adaptatifs lorsque les coûts qui y sont liés sont inférieurs aux coûts liés à la recherche d'hôtes sains (Boivin et Brodeur, 2006).

1.3.3 La compétition intrinsèque

Lorsque plusieurs œufs ont été pondus dans ou sur un hôte, on observe de la compétition entre les immatures. Cette compétition opère via des combats ou par suppression physiologique (Brodeur et Boivin, 2004; Harvey *et al.*, 2013). Les mêmes mécanismes s'appliquent pour la compétition intrinsèque intra- et interspécifique (Cusumano *et al.*, 2012). Cependant, la compétition interspécifique sera presque toujours plus asymétrique que la

compétition intraspécifique puisque différentes espèces n'auront pas nécessairement les mêmes capacités compétitrices (Boivin et Brodeur, 2006; Cusumano *et al.*, 2012).

Chez les espèces où les larves engagent des combats, le premier stade larvaire est presque toujours mobile et équipé de grandes mandibules, ce qui permet à la larve de trouver et de tuer ses adversaires (Brodeur et Boivin, 2004; Boivin et Brodeur, 2006; Magdaraog *et al.*, 2012; Harvey *et al.*, 2013). On retrouve ces caractéristiques surtout chez les espèces solitaires, où l'élimination des compétiteurs est essentielle au développement de la larve, mais également chez certaines espèces de parasitoïdes grégaires (Cusumano *et al.*, 2012; Magdaraog *et al.*, 2012; Harvey *et al.*, 2013).

Les mécanismes de suppression physiologique sont quant à eux très diversifiés (Vinson et Hegazi, 1998; voir Harvey *et al.*, 2013 pour une revue de littérature récente). Cette compétition peut se faire par la consommation rapide de l'oxygène disponible dans l'hôte, afin d'étouffer les compétiteurs, par la consommation rapide des éléments nutritifs de l'hôte (compétition d'exploitation entre les larves) ou par des composés chimiques injectés par la femelle lors de la ponte, libérés de l'œuf à l'éclosion ou sécrétés par la larve, qui inhibent la croissance ou sont toxiques pour des compétiteurs (Vinson et Hegazi, 1998; Boivin et Brodeur, 2006; Cusumano *et al.*, 2012; Harvey *et al.*, 2013).

1.4 La compétition et l'exploitation optimale des ressources

Les animaux ajustent leurs comportements en fonction des différents facteurs biotiques et abiotiques de leur environnement afin d'optimiser leurs gains de valeur adaptative. Un des facteurs importants à considérer est la présence de compétiteurs dans l'environnement. Chez

les parasitoïdes, la présence de compétiteurs peut entraîner des modifications de temps de résidence dans l'agrégat et de sex-ratio de la progéniture en fonction du type de compétition (directe ou indirecte) et de la nature des compétiteurs (intra- ou interspécifique).

La plupart des études ayant exploré les effets de la compétition sur le temps d'exploitation d'un agrégat et les mécanismes comportementaux associés des parasitoïdes ont utilisé des espèces adoptant des comportements agressifs (ex : Field *et al.*, 1998; Field et Calbert, 1999; Stokkebo et Hardy, 2000; Pérez-Lachaud *et al.*, 2002; Goubault *et al.*, 2005; Mohamad *et al.*, 2012). À ma connaissance, seulement quelques études ont analysé en continu le comportement de compétiteurs non agressifs dans des contextes de compétition. Visser *et al.* (1990; 1992) ont démontrés que chez *Leptopilina heterotoma* Thompson (Hymenoptera : Eucoilidae), le superparasitisme et le temps de résidence dans l'agrégat augmentent lorsque plusieurs parasitoïdes exploitent un agrégat simultanément. Ils conclurent que le superparasitisme mène à de la compétition d'interférence entre les parasitoïdes. Plus récemment, des études de compétition indirecte ont démontré que *Aphidius ervi* Haliday et *A. rhopalosiphi* de Stephani-Perez (Hymenoptera : Aphidiidae) demeurent moins longtemps dans des agrégats partiellement exploités par des femelles hétérospécifiques que dans des agrégats non parasités (Le Lann *et al.*, 2008). En compétition directe, Le Lann *et al.* (2011) ont démontré que les femelles *A. ervi* demeurent plus ou moins longtemps dans les agrégats en fonction de leur ordre d'arrivée : la première femelle à commencer l'exploitation d'un agrégat y demeure en général plus longtemps que la deuxième. Le tableau 1 présente une liste non exhaustive des études ayant explicitement analysé les effets de la compétition sur le temps de résidence dans l'agrégat et les mécanismes comportementaux associés chez plusieurs espèces de parasitoïdes.

Plusieurs études ont été menées sur l'allocation des sexes depuis la publication de l'article de Hamilton en 1967 (ex : Waage et Lane, 1984; Waage et Ming, 1984; Griffith et Godfray, 1988; Hardy, 1992; Martel et Boivin, 2004; Khidr *et al.*, 2013). De manière générale, les prédictions du LMC sont respectées de manière qualitative, sans toutefois être concluantes dans le domaine quantitatif. Le tableau 2 présente une liste non exhaustive des études portant sur les effets de la compétition sur l'allocation du sexe de la progéniture chez les parasitoïdes. La plupart des auteurs ne se sont attardés qu'aux effets de la compétition intraspécifique sur l'allocation des sexes. Des études ont cependant démontré que certaines espèces augmentent le sex-ratio de leur progéniture en présence de compétiteurs interspécifiques, même si ces espèces ne peuvent se reproduire entre elles. Par exemple, les femelles *Trichomalus perfectus* Walker (Hymenoptera : Pteromalidae) adoptent un sex-ratio de 1:1 en présence de *Mesopolobus morys* Walker (Hymenoptera : Pteromalidae) alors qu'aucun changement n'est observé chez *M. morys* (Wogin, 2011). Des résultats similaires furent observés chez *Trichogramma pintoï* et *T. minutum* (Hymenoptera : Trichogrammatidae) où en compétition interspécifique *T. pintoï* augmente son sex-ratio, mais pas *T. minutum* (Martel et Boivin, 2004).

Plusieurs aspects de la compétition concernant la nature des compétiteurs (intra- ou interspécifiques) et le type de compétition (directe ou indirecte) demeurent encore mal compris. À l'exception de Mohamad *et al.* (2015), pour la compétition directe, et de Le Lann *et al.* (2008), pour la compétition indirecte, peu d'études ont analysé les temps de résidence et les mécanismes sous-jacents de prise de décision de compétiteurs interspécifiques. À ma connaissance, aucune étude n'a encore comparé les effets de la compétition intra- et interspécifique sur le temps de résidence des femelles parasitoïdes et leurs mécanismes de

prise de décisions. Certains auteurs ont cependant comparé les effets de la compétition directe et indirecte sur ces mêmes paramètres (Goubault *et al.*, 2005; Le Lann *et al.*, 2011), mais ce type d'études comparatives sur le temps de résidence demeurent rares. De même, les seules études à avoir analysé les effets de la compétition intraspécifique et de la compétition interspécifique sur l'allocation des sexes sont celles de Wogin (2011) et de Martel et Boivin (2004). Dans cette dernière étude cependant, on ne peut distinguer complètement les effets de compétition intraspécifiques des effets de compétition interspécifiques. De plus, ces deux études ne font pas la distinction entre la compétition directe et indirecte, puisque les femelles parasitoïdes étaient confinées dans leur environnement.

Tableau 1 : Tableau résumant les principales études ayant mesuré et analysé le temps de résidence de parasitoïdes dans des situations de compétition intra- et interspécifique. Tiré de Wajnberg (2006) avec l'ajout des publications plus récentes.

Type de compétition	Espèce	Influence sur le temps d'exploitation	Auteurs
Directe intraspécifique			
1. Effet de l'arrivée d'une compétitrice			
	Scelionidae		
	<i>Trissolcus plautiae</i>	Hausse	Ohno (1999)
	<i>Trissolcus basalis</i> (gagnante du combat)	Hausse	Wajnberg <i>et al.</i> (2004)
	<i>Trissolcus basalis</i> (perdante du combat)	Baisse	Wajnberg <i>et al.</i> (2004)
	<i>Trissolcus basalis</i> (combat sans issue)	Baisse	Wajnberg <i>et al.</i> (2004)
	Aphidiidae		
	<i>Aphidius ervi</i>	Hausse	Le Lann <i>et al.</i> (2011)
2. Présence d'une ou plusieurs compétitrices			
	Figitidae		
	<i>Loptopilina heterotoma</i>	Hausse	Visser <i>et al.</i> (1990; 1992)
	Ichneumonidae		
	<i>Nemeritis canescens</i>	Baisse	Hassell (1971)
	Pteromalidae		
	<i>Pachycrepoideus vindemmiae</i>	Baisse	Goubault <i>et al.</i> (2005)
	Ibaliidae		
	<i>Ibalia leucospoides</i> (Hochenwarth)	Aucun effet	Corley <i>et al.</i> (2010)
Directe interspécifique			
1. Arrivée simultanée ou séquentielle d'une compétitrice			
	Eupelmidae		
	<i>Eupelmus vuilleti</i> Avec <i>D. basalis</i>	Aucun effet	Mohamad <i>et al.</i> (2015)

Pteromalidae			
<i>Dinarmus basalis</i> avec <i>E. vuilleti</i>	Aucun effet	Mohamad <i>et al.</i> (2015)	
Indirecte Intraspécifique			
Braconidae			
<i>Asobara tabida</i>	Baisse	Galis et van Alphen (1981)	
<i>Fopius arisanus</i>	Baisse	Wang et Messing (2003)	
Pteromalidae			
<i>Pachycrepoideus vindemmiae</i>	Baisse	Goubault <i>et al.</i> (2005)	
Encyrtidae			
<i>Epidinocarsis lopezi</i>	Baisse	van Dijken <i>et al.</i> (1992)	
Ichneumonidae			
<i>Nemeritis canescens</i>	Baisse	Bernstein et Driessen (1996)	
Aphidiidae			
<i>Aphidius ervi</i>	Baisse	Le Lann <i>et al.</i> (2011)	
Figitidae			
<i>Loptopilina heterotoma</i>	Aucun effet	Dicke <i>et al.</i> (1985)	
Indirecte Interspécifique			
Aphidiidae			
<i>Aphidius ervi</i> avec <i>A. rhopalosiphi</i>	Baisse	Le Lann <i>et al.</i> (2008)	
<i>Aphidius rhopalosiphi</i> avec <i>A. ervi</i>	Baisse	Le Lann <i>et al.</i> (2008)	

Tableau 2 : Quelques études ayant analysé le sex-ratio de la progéniture obtenue dans différentes situations de compétition. Le sex-ratio ici fait référence à la proportion de mâles dans la progéniture. Lorsque le type de compétition est indiqué «Directe et Indirecte», cela indique que le protocole expérimental ne permettait pas de distinguer la compétition directe de la compétition indirecte.

Type de compétition	Espèce	Influence sur le sex-ratio	Auteurs
Directe Intraspécifique			
	Eulophidae		
	<i>Melittobia australica</i>	Hausse	Abe <i>et al.</i> (2009)
	Trichogrammatidae		
	<i>Trichogramma pretiosum</i>	Hausse	Luck <i>et al.</i> (2001)
	<i>Trichogramma evanescens</i>	Hausse	Waage et Lane (1984)
	Encyrtidae		
	<i>Ooencyrtus kuvanae</i>	Hausse	Somjee <i>et al.</i> (2011)
Indirecte Intraspécifique			
	Pteromalidae		
	<i>Nasonia vitripennis</i>	Hausse	Shuker <i>et al.</i> (2005, 2006)
	Trichogrammatidae		
	<i>Trichogramma evanescens</i>	Aucun changement	van Dijcken et Waage (1987)
Directe et Indirecte Intraspécifique			
	Pteromalidae		
	<i>Trichomalus perfectus</i>	Biaisé vers les femelles, par rapport à la compétition interspécifique avec <i>M. morys</i>	Wogin (2011)
	<i>Mesopolobus morys</i>	Aucun changement	Wogin (2011)
	<i>Pteromalus apum</i>	Hausse lorsque la densité d'hôtes diminue	Kraft et van Nouhuys (2013)
	Trichogrammatidae		
	<i>Trichogramma pintoi</i>	Hausse	Martel et Boivin (2004)
	<i>Trichogramma minutum</i>	Hausse	Martel et Boivin (2004)

Directe et Indirecte Interspécifique

Pteromalidae			
<i>Trichomalus perfectus</i> avec <i>M. morys</i>	Rapport de sexes de 1:1	Wogin (2011)	
<i>Mesopolobus morys</i> avec <i>T. perfectus</i>	Aucun changement	Wogin (2011)	
Trichogrammatidae			
<i>Trichogramma pintoï</i> avec <i>T. minutum</i>	Hausse	Martel et Boivin (2004)	
<i>Trichogramma minutum</i> avec <i>T. pintoï</i>	Aucun changement	Martel et Boivin (2004)	

1.5 Modèles biologiques

1.5.1 Les Trichogrammes

Il y a environ 210 espèces du genre *Trichogramma* à travers le monde, 60 d'entre elles sont indigènes à l'Amérique du Nord (Pinto, 2006). Ce genre est principalement connu pour son importance en lutte biologique (Smith, 1996; Mills, 2010) puisqu'il offre deux grands avantages comme agents de lutte. Le premier est que ce sont des parasitoïdes d'œufs stricts : ils tuent leur hôte au stade d'œuf. Ils exercent donc un contrôle sur les populations de ravageur avant même que ceux-ci ne s'attaquent aux cultures. Le deuxième est que leurs temps de générations sont courts et qu'ils sont relativement faciles à maintenir en élevages de masse (Mills, 2010). Les trichogrammes sont employés dans plusieurs systèmes agricoles, tels que les céréales (riz, maïs), les cultures maraichères (tomates, poivrons, chou), les vergers (pomme, agrumes, olives) et certaines grandes cultures industrielles (betterave, canne à sucre, coton et soya) (Hassan, 1993; Li 1994; Smith, 1996). Ces parasitoïdes sont principalement utilisés en lutte biologique inondative, mais certaines espèces semblent avoir été utilisées avec succès dans certains programmes de lutte biologique classique (Mills, 2010).

Le fait que les trichogrammes n'entreprennent pas de combat pour défendre leurs agrégats et qu'ils peuvent marquer et discriminer les hôtes déjà parasités (Salt, 1937) en font des modèles idéaux pour notre étude. Les deux espèces que nous avons utilisées sont *Trichogramma pintoï* et *T. minutum* (Hymenoptera : Trichogrammatidae). Il s'agit d'espèces natives à l'Amérique du Nord, dont les aires de répartition géographiques se recoupent. Ces deux espèces ont été choisies, car elles sont facilement distinguables l'une de l'autre, ce qui

n'est pas le cas de toutes les espèces de *Trichogramma*. Ce sont tous les deux des endoparasitoïdes d'œufs de lépidoptères. Comme la plupart des *Trichogramma*, ce sont des espèces quasi grégaires pouvant pondre un œuf dans plusieurs hôtes regroupés ou plusieurs œufs dans un seul hôte (Waage et Ming, 1984).

Les colonies de *T. pintoï* et *T. minutum* dans le laboratoire sont originaires de Chine et d'Ontario, respectivement. Elles sont toutes les deux maintenues à 21 °C avec un cycle de jours de 16h : 8h sur des œufs d'*Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera : Pyralidae).

1.5.2 *Ephestia kuehniella*

Ephestia kuehniella, ou la pyrale méditerranéenne de la farine, est un ravageur des milieux tempérés qui s'attaque aux grains une fois qu'ils sont entreposés. Ce ravageur est répandu à travers le monde et est l'espèce la plus commune du genre *Ephestia* que l'on retrouve en Amérique du Nord (Richardson, 1926).

Au cours de cette étude, nous avons utilisé les œufs de *E. kuehniella* comme hôte pour construire les agrégats de ressources offerts aux parasitoïdes. Les embryons furent tués à froid en maintenant les œufs fraîchement pondus au congélateur durant au moins 24 heures. Les œufs d'*E. kuehniella* sont de petite taille et ne permettent le développement que d'un seul individu trichogramme à la fois.

Chapitre 2 : Patch exploitation by non-aggressive parasitoids under intra- and interspecific competition

Félix-Antoine Robert, Jacques Brodeur and Guy Boivin

Soumis à *Entomologia Experimentalis et Applicata*

Patch exploitation by non-aggressive parasitoids under intra- and interspecific competition

Félix-Antoine Robert^{1,2}, Jacques Brodeur¹ and Guy Boivin²

¹Department of biological sciences, Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montreal, QC, Canada, H1X 2B2

²Horticulture Research and Development Center, Agriculture and Agri-Food Canada, 430 boul. Gouin, St-Jean-sur-Richelieu, QC, Canada J3B 3E6

Corresponding author:

Félix-Antoine Robert
Université de Montréal
Institut de Recherche en Biologie Végétale
4101 Sherbrooke Est
Montréal, Québec
H1X 2B2 Canada
Tel: +1 514 343 6111 x 82548

Abbreviated title: Patch exploitation during non-aggressive competition

Abstract

The behavioral strategies evolved by insect parasitoids to optimize their foraging efforts have been the subject of many theoretical and empirical studies. However, the effects competition may have on these strategies, especially for species that do not engage in antagonistic behaviors, have received little attention. The objective of this study was to evaluate the effects of intraspecific and interspecific competition on patch exploitation strategies by two non-aggressive species: *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), both generalist egg parasitoids. We analyzed the patch residence times of females, their patch-leaving mechanisms, and the sex allocation of their progeny while foraging either alone, with an intraspecific competitor or with an interspecific competitor. To some extent, each species responded differently to the presence of a competitor in the patch. *Trichogramma pintoii* females did not change their patch-leaving mechanisms in response to competition and behaved as if under an exploitative competition regime; whereas *T. minutum* females did change their patch-leaving mechanisms in response to competition and remained longer in the host patch than expected. Antennal rejection, and not oviposition, was the proximate behavioral mechanism underlying patch-leaving decisions by both species. Neither species adjusted the sex allocation of their progeny in response to competition. These results indicate that the effects of competition differ even among closely related parasitoid species.

Key words: Non-aggressive competition, Patch time allocation, Progeny sex allocation, *Trichogramma pintoii*, *Trichogramma minutum*

Introduction

Optimal foraging theory states that individuals should adopt foraging strategies that maximize their lifetime fitness gains (Stephens & Krebs 1986). Many animals, including insect parasitoids, exploit resources that are patchily distributed in their environment (Green 2006; Wajnberg 2006). Resource acquisition is tied to fitness returns, especially for parasitoids (van Alphen *et al.* 2003), and behaviors that optimize (1) the time spent in resource patches (Stephens & Krebs 1986) and, for foragers exploiting hosts for oviposition, (2) the resource allocation between sons and daughters (Godfray 1994) are expected to persist through natural selection. When the available resources in the habitat are limited, direct competition (i.e., multiple individuals present in a patch simultaneously) with conspecific or heterospecific foragers is likely to occur (Godfray 1994; Boivin & Brodeur 2006), causing foragers to modify their exploitation strategies (Field and Calbert 1999; Wajnberg *et al.* 2004; Goubault *et al.* 2005; Vahl *et al.* 2005; Le Lann *et al.* 2011; Mohamad *et al.* 2015). Various theoretical models, such as the Marginal Value Theorem (MVT; Charnov 1976) and the Local Mate Competition model (LMC; Hamilton 1967), describe some patterns of resource allocation by foragers.

The MVT describes how foragers should optimize their patch residence time (PRT) (Charnov 1976). Assuming no competition, the model states that foragers should exploit resource patches up to the point where their instantaneous rate of fitness gain reaches the environment's average rate (i.e., the marginal value). However, competition does occur and parasitoids are known to compete for hosts in patches through fighting, chemical markings and super- and multiparasitism (van Alphen & Vet 1986; Godfray 1994; Boivin & Brodeur 2006). Additions to the MVT encompassing cases of direct competition predict that foragers should

follow the MVT and shorten their PRT in situations of exploitative (i.e., scramble) competition, when no interference occurs between competitors and their resource intake rate is unaffected by competition (Hamelin *et al.* 2007a; Haccou & van Alphen 2008). Interference is regarded as a negative direct interaction between competitors occurring mostly through fighting, overgrowth and undercutting, territoriality, chemical competition and encounter competition (Schoener 1983). When interference occurs, the individual resource intake rate of competitors decreases because of the direct interactions between them (Hamelin *et al.* 2007b). The departure of one competitor is thereby expected to bring additional fitness gains to the remaining individuals, causing competitors to remain on the patch longer than predicted by the MVT (Sjerps & Haccou 1994; Hamelin *et al.* 2007b; Haccou & van Alphen 2008). Superparasitism and multiparasitism (i.e., oviposition in a host previously parasitized by either a conspecific or a heterospecific female, respectively) are believed to be important sources of interference between foraging parasitoids (Sjerps & Haccou 1994; Haccou & van Alphen 2008).

Progeny sex allocation is an important aspect of optimal foraging for haplodiploid hymenopteran parasitoids. Females can choose to lay fertilized eggs, resulting in a daughter, or unfertilized eggs, resulting in a son, during oviposition (Godfray 1994). For species where sibmating is frequent, LMC predicts the optimal sex ratio (the proportion of males) foraging females should deposit in a host or host patch (Hamilton 1967). When females forage alone, they should lay just enough sons to fertilize all their daughters as a way to minimize competition between brothers and to maximize the production of daughters (Taylor 1981; Godfray 1994). In intraspecific competition, as the number of conspecific females exploiting a patch increases, females should lay a higher proportion of males as the sons of one female can

fertilize the daughters of another (Hamilton 1967). In the event of interspecific competition, the intended sex ratio should remain unchanged.

Empirical knowledge of the effects of competition on the foraging behavior of non-aggressive parasitoids (parasitoids that do not fight for control of the resource patch) remains scarce. Some evidence suggests that females increase their PRT and their willingness to superparasitize as the number of competitors increases, as long as the *per capita* search areas and available resources are kept constant (Visser *et al.* 1990; 1992), and that first arriving females stay longer in the resource patch than second arriving females (Le Lann *et al.* 2011). These studies have considered the effects of intraspecific competition, however, to our knowledge no studies have yet analyzed the effects of interspecific competition on the PRT, the patch-leaving mechanisms and the sex allocation of non-aggressive species.

Within this context, we studied the effects of intraspecific and interspecific direct competition on the patch exploitation behavior of the non-aggressive species *Trichogramma pinto* Voegelé and *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Species of the *Trichogramma* genus are polyphagous egg parasitoids and are known to apply chemical markings on hosts after oviposition, enabling them to discriminate between healthy and parasitized hosts (Salt 1937). Most *Trichogramma* species are facultative gregarious parasitoids and are capable of super- and multiparasitism (van Dijken & Waage 1987; Cabello *et al.* 2011). Following the predictions of Sjerps and Haccou (1994), overall PRT may increase when females forage in the presence of a competitor, due to interference caused by super- and multiparasitism. Additionally, in accordance with LMC (Hamilton 1967), the presence of a conspecific competitor should increase the sex ratio females deposit on the patch, whereas a heterospecific competitor would have no influence on progeny sex allocation.

Materials and methods

Biological models and rearing

Trichogramma pinto and *T. minutum* are indigenous to North America and can be found within overlapping geographical ranges (Pinto 1998). They were selected for this study primarily because of the ease with which it is possible to distinguish them visually using the differing coloration of their bodies – *T. pinto* is black and *T. minutum* yellow. They are separate species (Pinto 1998) and their inability to crossbreed has been shown (Martel & Boivin, 2004). Individuals used to start laboratory colonies originated from China and Ontario, Canada, for *T. pinto* and *T. minutum*, respectively. Colonies are approximately 20 years old and are maintained on cold-killed *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs glued to strips of paper at 24 ± 1 °C with a light:dark cycle of 16:8 hours.

All females used in the tests emerged individually in small 300 µL Beem® polyethylene capsules (Ted Pella Inc., Redding, CA) from previously isolated parasitized hosts taken directly from the colonies. This ensured that females experienced no competition prior to testing. After emergence, females were presented with a single male and left to mate for up to one hour. This proved to be a sufficient amount of time for most females to mate. Tests conducted with virgin females (i.e. where only males emerged from the progeny) were discarded. All females used for testing were unfed, inexperienced and less than 24 hours old. Three levels of competition were tested for both parasitoid species – females foraging alone, females foraging under intraspecific competition and females foraging under interspecific competition, resulting in five different treatments. Throughout the entire experimental process, females of both species never showed any signs of aggressive behavior (fighting, biting,

striking, etc.) towards their competitor nor did they make any attempts to intimidate them through threat displays.

Females foraging alone

Host patches used for testing were comprised of 16 cold-killed *E. kuehniella* eggs placed on filter paper in a four by four grid. The patch area was delimited by a drawn circle seven millimeters in diameter, within which the host grid was placed. Mated females were placed on the paper filter. Due to their small size and the risk of losing females, it was necessary to restrain their movement to the limits of the filter paper using a small petri dish cover and/or a very fine brush until they found the host patch, after which females were left to move around unrestrained. Tests began when the female entered the patch and parasitized at least one host. Tests ended when the female left the patch area for more than 60 consecutive seconds. All tests were video recorded, which allowed for the tracking of the wasps' behaviors: walking, antennal drumming, ovipositor drilling, oviposition, antennal rejection, ovipositor rejection, standing still, host feeding, self-superparasitism and the total time spent on the patch before leaving. Females were considered to have rejected a host when they either walked off a host after drumming it with their antennae (antennal rejection) or after drilling occurred without an oviposition (ovipositor rejection). Primary sex ratio, representing the intended sex ratio of the ovipositing female, was also recorded by observing the female's abdominal contractions during oviposition (Suzuki *et al.* 1984; Moiroux *et al.* 2014). The primary sex ratio was preferred over the sex ratio at emergence, as it excluded the potential bias of differential mortality between the sexes. Sex ratios were expressed as the proportion of

males. All behaviors were recorded using CowLog (Hänninen & Pastell 2009). Sample sizes for *T. pintoii* and *T. minutum* were 16 and 17 females, respectively.

Females foraging with a competitor

Intraspecific and interspecific competition tests were conducted as described above, with the following modifications. Females were placed together in the same capsule for approximately 5 minutes prior the test to alert them to the presence of a competitor. Both females were placed on the patch simultaneously. When the first female to enter the patch had time to parasitize three or more hosts, or when more than ten minutes had elapsed before the second female entered and began exploiting the patch, the replicate was discarded in order to minimize the potential effects of asymmetric competition. In addition to the behaviors previously listed above, we also tracked: touching (when females came into contact with one another), and parasitism of an already-parasitized egg (distinguishing between self, super- and multiparasitism). Primary sex ratios were also analyzed. To avoid pseudo-replication in the intraspecific competition treatment, only the behavior of a single randomly selected focal female from each pair was considered for analysis (n=16 for each species). For interspecific competition, the behavior of both females was analyzed separately (n = 15).

Statistical analyses

Patch-leaving tendencies and mechanisms were analyzed using Cox's proportional hazard model (Cox 1972) following the method described in Wajnberg *et al.* (1999). The model calculates hazard ratios, which describe how different fixed (i.e., experimental

treatment) and time-dependent (i.e., behavioral) covariates influence the probability of an event occurring (in this case, a female's departure from the resource patch) through time. A hazard ratio greater than one indicates that a covariate is associated with an increased tendency for a female to leave the patch, and vice-versa. The significance of each covariate was analyzed using partial likelihood ratio tests following the iterative procedure described in Wajnberg *et al.* (1999). The proportional hazard assumption of our models was verified and we assessed the validity of our final models by inspecting residual plots (Wajnberg *et al.* 1999).

The effects of competition on patch leaving tendencies (which translate into patch residence times) were analyzed separately by species. Two general Cox models, one for *T. pintoi* and the other for *T. minutum*, were constructed using the fixed covariate *treatment*, which contained three levels: *females alone*, *intraspecific competition* and *interspecific competition*. If the model detected significant differences amongst treatment levels, we proceeded to pairwise comparisons to determine which differed using the *glht* function found in the *multcomp* package of the R software (Horton *et al.* 2008).

Next, we analyzed the behavioral mechanisms influencing the females' patch leaving tendencies. Because some behaviors could only occur in specific treatments (e.g., multiparasitism in interspecific competition), a separate model was created for each combination of treatment and species, for a total of six different models. We considered antennal rejection, ovipositor rejection, oviposition, touching, superparasitism, multiparasitism and self-superparasitism to be time-dependent covariates. These behaviors were selected as being the most likely to have an effect on a female's patch leaving tendency, based on the

results of similar studies of egg parasitoids (Wajnberg *et al.* 2000; Wajnberg *et al.* 2003; Boivin *et al.* 2004).

Our Cox proportional hazard models demonstrated that *antennal rejection* significantly influenced the patch-leaving tendency in all treatments except one (see Results). To further explore the link between rejections and PRT, we analyzed how changes in the temporal incidence of antennal rejections corresponded to that of ovipositions, and the probability of leaving the patch. We used generalized linear mixed models with a binomial error distribution to calculate the probabilities of antennal rejection and of oviposition upon host encounter through time spent on the patch. The factor *time spent on patch* was our fixed factor and *individual wasp* our random factor (fitting both random intercepts and random slopes, as described in Schielzeth and Forstmeier 2008). For each level of the random factor *Individual wasp*, we calculated and then averaged the predicted values from the model to plot the probability curves for each treatment within 95% confidence intervals. Each plot was fitted over the corresponding treatment's patch-leaving survival curve to allow a visual assessment of how the temporal incidence of antennal rejection and oviposition corresponded to the wasps' patch leaving tendency in each treatment (Figure 5).

The average instantaneous rates of fitness gain and of antennal rejection at the moment of patch departure were also calculated for each individual in each treatment. These rates were calculated for the last five minutes prior to departure as per Wajnberg *et al.* (2000). Due to the low occurrence of self- and superparasitism (see below), we assumed that each oviposition resulted in a fitness gain of 1 offspring. Multiparasitism events being more common (see below), each oviposition was considered to bring a fitness gain of 0.8 offspring following

Durocher-Granger (2011). Fitness and antennal rejection data, whose distributions were non-normal and heteroscedastic, were analyzed with Kruskal-Wallis analyses of variance tests.

Primary sex ratios were analyzed with generalized linear models with quasi-binomial error distributions. The initial models included all main effects (species and treatment) as well as their interaction. The significance of each parameter was determined via a stepwise procedure using the F statistic (Crawley 2007). All statistical analyses were conducted using the R version 3.0.1 software package (R Core Team 2013; URL <http://www.R-project.org/>).

Results

Competition treatment had an effect on the patch-leaving tendency of *T. pintoii* females (Likelihood ratio test, $\chi^2 = 26.2$, $df = 2$, $p < 0.0001$). Females foraging alone stayed longer on the patch than females experiencing intra- or interspecific competition, but no difference was observed between intra- and interspecific competition (Figure 3). On the other hand, the presence or absence of a competitor did not have an effect on *T. minutum*'s PRT (Likelihood ratio test, $\chi^2 = 5.80$, $df = 2$, $p = 0.0551$; Figure 3).

The behavioral patch-leaving mechanisms used by *T. pintoii* females did not change across competition treatments. *Antennal rejection* was the only time-dependent covariate to have a significant effect on their patch-leaving tendency (Likelihood ratio test, $p < 0.05$; Table 3). Each antennal rejection increased *T. pintoii* females' tendency to leave by a factor ranging between 1.06 and 1.12 depending on the competition treatment. In contrast, the behavioral mechanisms that led to the departure of *T. minutum* females from the host patch changed with the type of competition they experienced (Table 3). Antennal rejections significantly increased the patch-leaving tendency of *T. minutum* females foraging alone by a factor of 1.05. When

foraging under intraspecific competition, antennal rejections still increased the patch-leaving tendency by a factor of 1.06, but leaving tendency was also decreased by each ovipositor rejection by a factor of 0.363. Interestingly, these two types of host rejection had opposite effects on the leaving tendency of *T. minutum* females. While each ovipositor rejection had a much greater effect on leaving tendency than an individual antennal rejection, they accounted for less than 4% of all host rejections. As a result, both host rejection mechanisms had similar influences on the overall leaving tendency of females. In the case of *T. minutum* females foraging under interspecific competition, the proportional hazard model could not identify any covariate that had a significant (or even marginally significant) influence on females' patch-leaving tendencies (Likelihood ratio test, p -values > 0.05).

Superparasitism events were negligible in our study. Under intraspecific competition, the proportion of ovipositions resulting in superparasitism was 0.93% for both *T. pintoii* (n=107) and *T. minutum* (n=108). Multiparasitism events under interspecific competition were not negligible, reaching 11.95% (n=92) for *T. pintoii* and 9.84% (n=122) for *T. minutum*. The instantaneous rates of fitness gain upon departure were similar across treatments for both species (*T. pintoii*: Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 1.65$, $df = 2$, p -value = 0.439; *T. minutum*: Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 0.344$, $df = 2$, p -value = 0.842), averaging (Mean \pm SE) 0.16 ± 0.02 for *T. pintoii*, and 0.41 ± 0.03 for *T. minutum*; the difference between species being significant (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 30.2$, $df = 2$, p -value < 0.0001). The antennal rejection rates were also similar across treatments for *T. pintoii* (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 3.80$, $df = 2$, p -value = 0.149) and for *T. minutum* (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 1.36$, $df = 2$, p -value = 0.505). The pooled averaged antennal rejection rates (mean \pm SE) of *T. pintoii* (1.61 ± 0.14) and *T. minutum* (3.79 ± 0.31) were significantly different (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 12.4$, $df = 1$, p -value < 0.001). The primary sex

ratio of the progeny of *T. pintoi* and *T. minutum* are shown in figure 4. We observed no differences in the proportions of males laid between treatments for either species (*T. pintoi*: $F = 0.946$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0.396$; *T. minutum*: $F = 0.0858$, $df = 2$, $p\text{-value} = 0.918$), nor was there any difference between species ($F = 1.92$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0.169$).

Discussion

We investigated the effects of intra- and interspecific competition on the patch exploitation behavior of two non-aggressive egg parasitoids. Our results indicate that behavioral responses to competition can vary considerably between closely related species. *Trichogramma pintoi* females left the host patch earlier when they were confronted with a competitor, whereas the PRT of *T. minutum* females remained unchanged. Antennal rejection was the main behavior influencing female parasitoids' patch-leaving tendency. In contrast to other parasitoid species, including some *Trichogramma*, (Waage 1979; Driessen *et al.* 1995; Wajnberg *et al.* 2003; Boivin *et al.* 2004; van Baaren *et al.* 2005), oviposition had no effect on the patch-leaving tendencies of females in our study. Contrary to our predictions, neither species of parasitoid adjusted the sex ratio of their progeny in response to intraspecific competition. Our results suggest that interference between competitors can occur in the absence of aggression or super- and multiparasitism, this effect being species-dependent.

Patch residence time and behavioral mechanisms

Superparasitism and multiparasitism can be a source of interference between competing females, prolonging their PRTs beyond values predicted by the MVT (Sjerps &

Haccou 1994; Haccou *et al.* 2003). Under our experimental conditions, while superparasitism was rare, multiparasitism was non-negligible. Nevertheless, multiparasitism was likely not a source of interference to foraging parasitoids because for both *Trichogramma* species it occurred in similar proportions, with no noticeable effects on their respective behavior. Without such interference, competing females are expected to leave simultaneously when their intra-patch rate of fitness gain reaches the marginal value – the environment’s average fitness gain rate (Sjerps & Haccou 1994; Haccou & van Alphen 2008). Furthermore, because the presence of multiple females in the host patch accelerates resource (host) depletion, exploitative competition (i.e., competition without interference) should lead to a decrease in individual PRT at a rate proportionate to the number of competing foragers. In our study, this was observed for *T. pintoii* females. When foraging in the presence of a competitor, their PRTs were approximately half of those observed for females foraging alone. Furthermore, *T. pintoii* used the same patch-leaving mechanisms (i.e., antennal rejection) in all treatments, and their rate of instantaneous fitness gain at patch departure remained constant. These results strongly suggest that *T. pintoii* females typically experience little or no interference from competitors while exploiting host patches, and compete with others only indirectly for resource acquisition.

In contrast to *T. pintoii*, PRTs of *T. minutum* were similar across treatments despite individual females maintaining a constant instantaneous rate of fitness gain at departure. This indicates that the *per capita* patch depletion rates were reduced by competition. Such results are expected when competitors experience interference, causing them to stay longer on the patch than predicted by MVT. As previously observed in other parasitoid species facing interference competition (e.g.: Goubault *et al.* 2005; Le Lann *et al.* 2011; Mohamad *et al.*

2015), *T. minutum*'s patch-leaving mechanisms differed across competition levels. Antennal rejection was the sole mechanism used by females foraging alone, whereas both antennal and ovipositor rejections were used by females engaged in intraspecific competition. Under interspecific competition, none of the measured behaviors appeared to have a significant effect on *T. minutum*'s patch-leaving tendency. However, figure 5 suggests that antennal rejections play a role in *T. minutum*'s decision making. Further investigations are required. These patterns suggest that the presence of a competitor is a source of interference for *T. minutum* females, and causes them to modify their patch exploitation behaviors. Since interference was not caused by super- or multiparasitism, nor by antagonistic behaviors between competitors, the mechanisms underlying the apparent perception of interference by *T. minutum* remain to be determined.

Host rejections

One of the most interesting findings of our study is that, amongst those tested, antennal and ovipositor host rejections were the only patch-leaving mechanism used by *T. pintoii* and *T. minutum* (with the exception of interspecific competition where none of the behaviors were significant). Antennal rejection was the most important mechanism and had a decremental effect on the PRT of *T. pintoii* and *T. minutum* females. Oviposition has previously been described as an important mechanism influencing a female's patch-leaving tendency in many parasitoid species (van Alphen & Galis 1983; Wajnberg *et al.* 2003; Wajnberg 2006), and is the predominant proximate mechanism driving widely accepted patch exploitation models (Waage 1979; Iwasa *et al.* 1981). Oviposition itself can only provide a limited amount of information to foragers (van Alphen *et al.* 2003; Wajnberg 2006) and host rejections should

provide additional information about the host patch, allowing foragers to re-adjust their estimate of its quality (van Alphen & Vet 1986). However, before the current study, host rejection has never been suggested as a standalone mechanism providing foragers with sufficient information to make optimal decisions.

The temporal incidence of antennal rejections and ovipositions are illustrated in figure 5. As parasitoids spend more and more time on the patch, healthy hosts become scarcer, reducing the probability of an oviposition at each encounter while increasing the probability of rejecting the host. Hence, a forager's rejection probability is correlated with their potential fitness gain, making host rejection a valuable index of the level of patch exploitation, and eventually to the forager's instantaneous rate of fitness gain on the patch. In our study, females of both *T. pintoii* and *T. minutum* exploited host patches under different levels of competition to the same average level of profitability, and up to the same rate of antennal rejections. These females may thus use the rate of antennal rejections to evaluate their instantaneous rate of fitness gain and modulate their patch leaving decisions accordingly. This strategy would be akin to the incremental oviposition mechanism described by Iwasa *et al.* (1981), but with two added advantages. First, unlike oviposition, antennal rejection informs females about the foraging progress of all individuals currently exploiting the patch (van Alphen *et al.* 2003; Wajnberg *et al.* 2004). Second, the duration of antennal rejections (1-5 seconds, *pers. obs.*), relative to ovipositions or ovipositor rejections (30-60 seconds), minimizes the time and energy cost of estimating patch quality. This patch-leaving mechanism could be especially adaptive for generalist parasitoids susceptible to encounter host patches of various sizes throughout their lives, and for species that often experience high competition pressure.

The rarity of self-, super- and multiparasitism events

Self-superparasitism, superparasitism and multiparasitism can, under some circumstances, be advantageous for parasitoids (van Alphen & Visser 1990; Boivin & Brodeur 2006). For *Trichogramma*, they can be adaptive if (i) the size of the host allows the development of multiple individuals, (ii) the probability of successfully developing in a parasitized host is greater than the probability of finding more hosts to attack in the environment, or (iii) the second oviposition in a host has a greater probability of producing an offspring than the previous one (van Alphen & Visser 1990). As the hosts used in our study allowed the development of a single individual, only the later two conditions could be met in our experimental system. For instance, when *Trichogramma euproctidis* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) females superparasitize *E. kuehniella* eggs, the second egg deposited has an 80% probability of surviving to adulthood (Durocher-Granger 2011). Hence, *Trichogramma* females could reap considerable fitness gains through super- and possibly multiparasitism. The rarity of such behaviors in our study system is thus surprising. A possible explanation is that *Trichogramma* females have incomplete host discrimination capabilities. While they can distinguish healthy from parasitized hosts (Salt 1937), their ability to distinguish self-parasitized hosts from conspecific-parasitized hosts is questionable (van Dijken & Waage 1987). If host discrimination is indeed imperfect, it may be better to avoid superparasitism altogether to minimize the risk of maladaptive self-superparasitism in hosts that allow the development of only a single individual (van Alphen & Visser 1990; Boivin & Brodeur 2006). Another explanation is that females avoid superparasitism for a short period of time after ovipositing in a healthy host. As their host acceptance threshold decreases over time, females may super- or multiparasitize more readily as the time since their last

oviposition increases (Roitberg & Prokopy 1983; Ueno & Tanaka 1996; Kishinevsky & Keasar 2015)

Sex allocation

Foraging parasitoids should adjust the sex ratio of their progeny to optimize their fitness gains. The local mate competition model predicts that lone females will deposit just enough males in a host or a host patch to fertilize all their daughters, whereas competing females will increase the sex ratio of their brood as the number of foundress increases (Hamilton 1967). Martel and Boivin (2004) demonstrated that the sex ratio at emergence of *T. pintoii* and *T. minutum* was more male-biased when exploiting host patches in groups of ten conspecific competitors. These results were not reproduced in our competitive regime, as competing *T. pintoii* and *T. minutum* females did not alter the sex ratio of their brood. The presence of only one competitor on the patch may provide insufficient competitive pressure for females to adjust their allocated sex ratio. In a study on superparasitism and brood allocation, van Dijken and Waage (1987) observed that at low levels of superparasitism *T. evanescens* females allocate similar sex ratios in parasitized and unparasitized hosts. *Trichogramma* females may thus adjust their progeny's sex allocation only when competitive pressures exceed a certain threshold. A similar threshold is hypothesized to link host size and sex ratio (Charnov *et al.* 1981), where females tend to lay males in smaller hosts and females in larger hosts, and has been demonstrated in numerous studies (see Ode & Hardy 2008, for a review).

Conclusion

The major tenant of behavioral ecology is that organisms' behaviors are shaped by their evolutionary history, including biotic selection pressures such as competition for resources that affect reproductive output. Thus, a given species' resource exploitation behaviors should reflect the competitive environment in which they evolved. The behavioral response to competition of the two tested species of parasitoids suggests that, relative to *T. pintoi*, *T. minutum* has evolved in an environment where it was more likely to encounter conspecific and heterospecific competitors, in agreement with the conclusions of Martel and Boivin (2004). *Trichogramma pintoi* displayed no changes in their foraging behavior during intra- and interspecific competition, whereas *T. minutum* experienced interference when foraging in the presence of a competitor. What *T. minutum* perceives as interference remains unknown, as super- and multiparasitism events were rare in our study system. Interference may have been induced by chemical signals, as is the case in another (albeit aggressive) parasitoid species (Goubault *et al.* 2006), and/or by an increase in vigilance and avoidance behaviors, as seen in other animal taxa (Norris & Johnstone 1998; Beauchamp 2001; Vahl *et al.* 2005). Further investigations are required to fully understand the mechanisms of non-aggressive competition between foragers, especially in the context of the predictions of Sjerps and Haccou (1994) concerning interference induced by superparasitism. Although aggressive contests between animals appear more charismatic and have thus received the bulk of research attention, much of the competition that occurs between animals in nature is non-aggressive. Thus, continuing research in this area will be critical to a global understanding how competition affects animal foraging strategies and resource utilization.

Funding

This work was supported by Agriculture and Agri-Food Canada and the Canada Research Chair in Biological Control to J.B.

Acknowledgements

The authors would like to thank Josiane Vaillancourt, Danielle Thibodeau and Julie Frenette for technical assistance and helpful discussions. We also thank Paul Abram and Éric Wajnberg for helpful insights on previous versions of this manuscript.

References

- Beauchamp G (2001) Should vigilance always decrease with group size? *Behav Ecol Sociobiol* 51: 47-52
- Boivin G, Brodeur J (2006) Intra-and interspecific interactions among parasitoids: mechanisms, outcomes and biological control. In: Brodeur J, Boivin G (eds) *Progress in biological control: Trophic and guild interactions in biological control*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. p. 123-144
- 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
- Cabello T, Gámez M, Torres A, Garay J (2011) Possible effects of inter-specific competition on the coexistence of parasitoid species: *Trichogramma brassicae* Bezdenko and *Chelonus oculator* (F.) (Hymenoptera: Trichogrammatidae, Braconidae). *Community Ecol* 12:78-88
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Popul Biol* 9:129-136
- Charnov EL, Los-den Hartogh RL, Jones WT, van den Assem J (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289:27-33
- Cox DR (1972) Regression models and life tables. *Biometrics* 38:67-77
- Crawley MJ (2007) *The R book*. Chichester, UK: John Wiley & Sons
- Driessen G., Bernstein C., van Alphen JJM, Kacelnik A (1995) A count-down mechanism for host search in the parasitoid *Venturia canescens*. *J Anim Ecol* 64:117-125

- Durocher-Granger L (2011) The effects of phenotypic plasticity on reproductive success of *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Dissertation, McGill University
- Field SA, Calbert G. (1999) Don't count your eggs before they're parasitized: contest resolution and the trade-offs during patch defense in a parasitoid wasp. *Behav Ecol* 10:122-127
- Godfray HCJ (1994) Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton, USA: Princeton University Press
- Goubault M, Batchelor TP, Linfoth RST, Taylor AJ, Hardy ICW (2006) Volatile emission by contest losers revealed by real-time chemical analysis. *Proc R Soc B* 273:2853-2859
- Goubault M, Outreman Y, Poinso D, Cortesero AM (2005) Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behav Ecol* 16:693-701
- Green RF (2006) A simpler, more general method of finding the optimal foraging strategy of Bayesian birds. *Oikos* 112:274-284
- Haccou P, Glaizot O, Cannings C (2003) Patch leaving strategies and superparasitism: an asymmetric generalized war of attrition. *J Theo Biol* 225:77-89
- Haccou P, van Alphen JJM (2008) Competition and asymmetric wars of attrition in insect parasitoids. In: Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen JJM (eds) Behavioural ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field application. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd. p. 193-211
- Hamelin F, Bernhard P, Nain P, Wajnberg E (2007a) Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 1. Scramble competition. In: Jørgensen S, Quincampoix M, Vincent TL (eds) Advances in dynamic game theory. Boston, USA: Birkhäuser. p. 327-348

- Hamelin F, Bernhard P, Shaiju AJ, Wajnberg E (2007b) Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 2. Interference competition. In: Jørgensen S, Quincampoix M, Vincent TL (eds) Advances in dynamic game theory. Boston, USA: Birkhäuser. p. 349-365
- Hamilton WD (1967) Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488
- Hänninen L, Pastell M (2009) CowLog: Open source software for coding behaviors from digital video. *Behav Res Methods* 41:472-476
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical J* 50:346-363
- Iwasa Y, Higashi M, Yamamura N (1981) Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *Am Nat* 117:710-723
- Kishinevsky M, Keasar T (2015) State-dependent host acceptance in the parasitoid *Copidosoma koehleri*: the effect of intervals between host encounters. *Behav Ecol Sociobiol* 69:543-549
- Le Lann C, Outreman Y, van Alphen JJ, van Baaren J (2011) First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behav Ecol* 22:101-107
- Martel V, Boivin G (2004) Impact of competition on sex allocation by *Trichogramma*. *Entomol Exp Appl* 111:29-35
- Mohamad R, Wajnberg E, Monge JP, Goubault M (2015) The effect of direct interspecific competition on patch exploitation strategies in parasitoid wasps. *Oecologia* 177:305-315
- Moiroux J, Brodeur J, Boivin G (2014) Sex ratio variations with temperature in an egg parasitoid: Behavioural adjustment and physiological constraint. *Anim Behav* 91: 61-66
- Norris K, Johnstone I (1998) Interference competition and the functional response of oystercatchers searching for cockles by touch. *Anim Behav* 56: 639-650

- Ode PJ, Hardy ICW (2008) Parasitoid sex ratios and biological control. In: Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen JJM (eds) Behavioural ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field application. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, pp 253-291
- Pinto JD (1998) Systematics of the North American species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Mem Entomol Soc Wash 22:1-287
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Roitberg BD, Prokopy RJ (1983) Host deprivation influence on response of *Rhagoletis pomonella* to its oviposition deterring pheromone. Physiol Entomol 8:69-72
- Salt G (1937) The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc R Soc B 122:57-75
- Schielezeth H, Forstmeier W (2009) Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. Behav Ecol 20:416-420
- Schoener TW (1983) Field experiments on interspecific competition. Am Nat 122:240-285
- Sjerps M, Haccou P (1994) Effects of competition on optimal patch leaving: a war of attrition. Theo Popul Biol 46:300-318
- Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton, USA: Princeton University Press
- Suzuki Y, Tsuji H, Sasakawa M (1984) Sex allocation and effects of superparasitism on secondary sex ratios in the gregarious parasitoid *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Anim Behav 32: 478-484
- Taylor PD (1981) Intra-sex and inter-sex sibling interactions as sex ratio determinants. Nature 291:64-66

- Ueno T, Tanaka T (1996) Self-host discrimination by a parasitic wasp: the role of short-term memory. *Anim Behav* 52:875-883
- Vahl WK, van der Meer J, Weissing FJ, van Dullemen D, Piersma T (2005) The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behav Ecol* 16:845–855
- van Alphen JJM, Galis F (1983) Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *J Anim Ecol* 52:937-952
- van Alphen JJM, Vet LEM (1986) An evolutionary approach to host finding and selection. In: Waage J, Greathead D (eds) *Insect parasitoids*. London, UK: Academic Press. p. 23-61
- van Alphen JJM, Visser ME (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annu Rev Entomol* 35:59-79
- van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G (2003) Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends Ecol Evol* 18:81-87
- van Baaren J, Boivin G, Outreman Y (2005) Patch exploitation strategy by an egg parasitoid in constant or variable environment. *Ecol Entomol* 30:502-509
- van Dijken MJ, Waage JK (1987) Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomol Exp Appl* 43:183-192
- Visser ME, van Alphen JJM, Nell HW (1990) Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of the number of parasitoids depleting a patch. *Behaviour* 113:21-36
- Visser ME, van Alphen JJM, Hemerik L (1992) Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *J Anim Ecol* 61:93-101
- Waage JK (1979) Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *J Anim Ecol* 48:353-371

- Wajnberg E (2006) Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol* 60:589-611
- Wajnberg E, Rosi MC, Colazza S (1999) Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *J Anim Ecol* 68:121-133
- Wajnberg E, Fauvergue X, Pons O (2000) Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behav Ecol* 11:577-586
- Wajnberg E, Gonsard PA, Tabone E, Curty C, Lezcano N, Colazza S (2003) A comparative analysis of patch-leaving decision rules in a parasitoid family. *J Anim Ecol* 72:618-626
- Wajnberg E, Curty C, Colazza S (2004) Genetic variation in the mechanisms of direct mutual interference in a parasitoid wasp: consequences in terms of patch-time allocation. *J Anim Ecol* 73:1179-1189

Table

Table 3: The per-treatment outputs of the Cox proportional hazard models for *Trichogramma pintoi* and *T. minutum* exploiting a patch of 16 *Ephestia kuehniella* eggs. The regression coefficients (β), standard errors (SE) and hazard ratios ($\exp(\beta)$) of the behaviors having a significant effect ($P < 0.05$) on the patch-leaving tendency are shown. Likelihood ratio tests were used to obtain the χ^2 and p-values.

Species	Treatment	Covariate	β	SE	$\exp(\beta)$	χ^2 (1 df)	P-value
<i>T. pintoi</i>	No competition	Antennal rejection	0.0604	0.0214	1.0622	9.72	0.00182
	Intraspecific competition	Antennal rejection	0.0653	0.0239	1.0674	7.17	0.00742
	Interspecific competition	Antennal rejection	0.1129	0.0495	1.1195	7.87	0.00501
<i>T. minutum</i>	No competition	Antennal rejection	0.0469	0.0180	1.0480	8.95	0.00277
	Intraspecific competition	Antennal rejection	0.0546	0.0305	1.0562	4.02	0.04502
		Ovipositor rejection	-1.0136	0.5039	0.3629	4.84	0.02782
	Interspecific competition ¹	-	-	-	-	-	-

¹ No data is shown for *T. minutum*'s interspecific competition treatment because none of the recorded behaviors significantly affected the patch-leaving tendency.

Figures

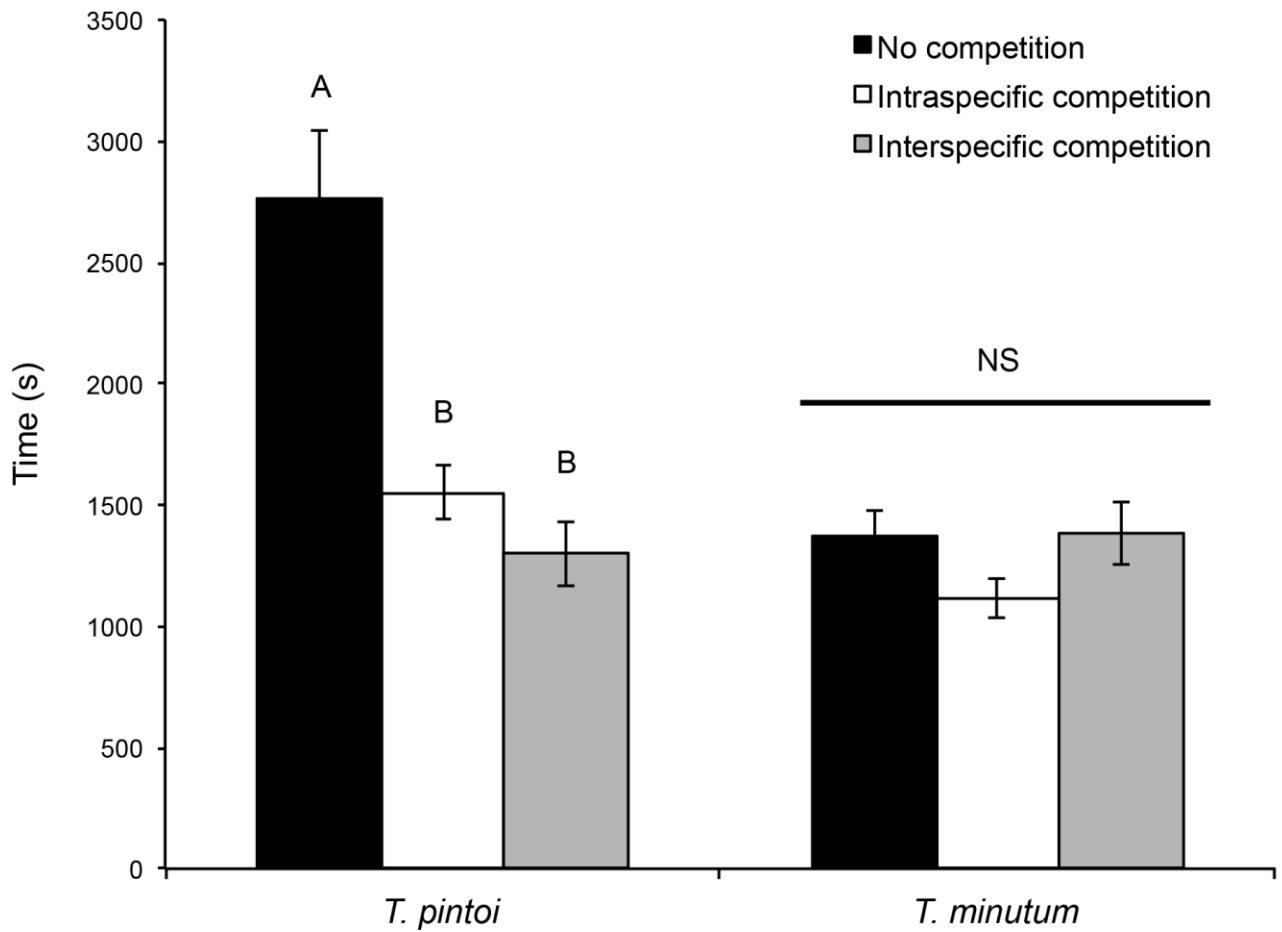


Figure 3: Patch residence time (Mean \pm SE) for *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* exploiting a patch of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under direct competition. Differences among treatments were determined via a Cox proportional hazard model, using *treatment* as the only covariate, followed with a post-hoc Tukey analysis. Separate models were made for *T. pintoii* and *T. minutum*.

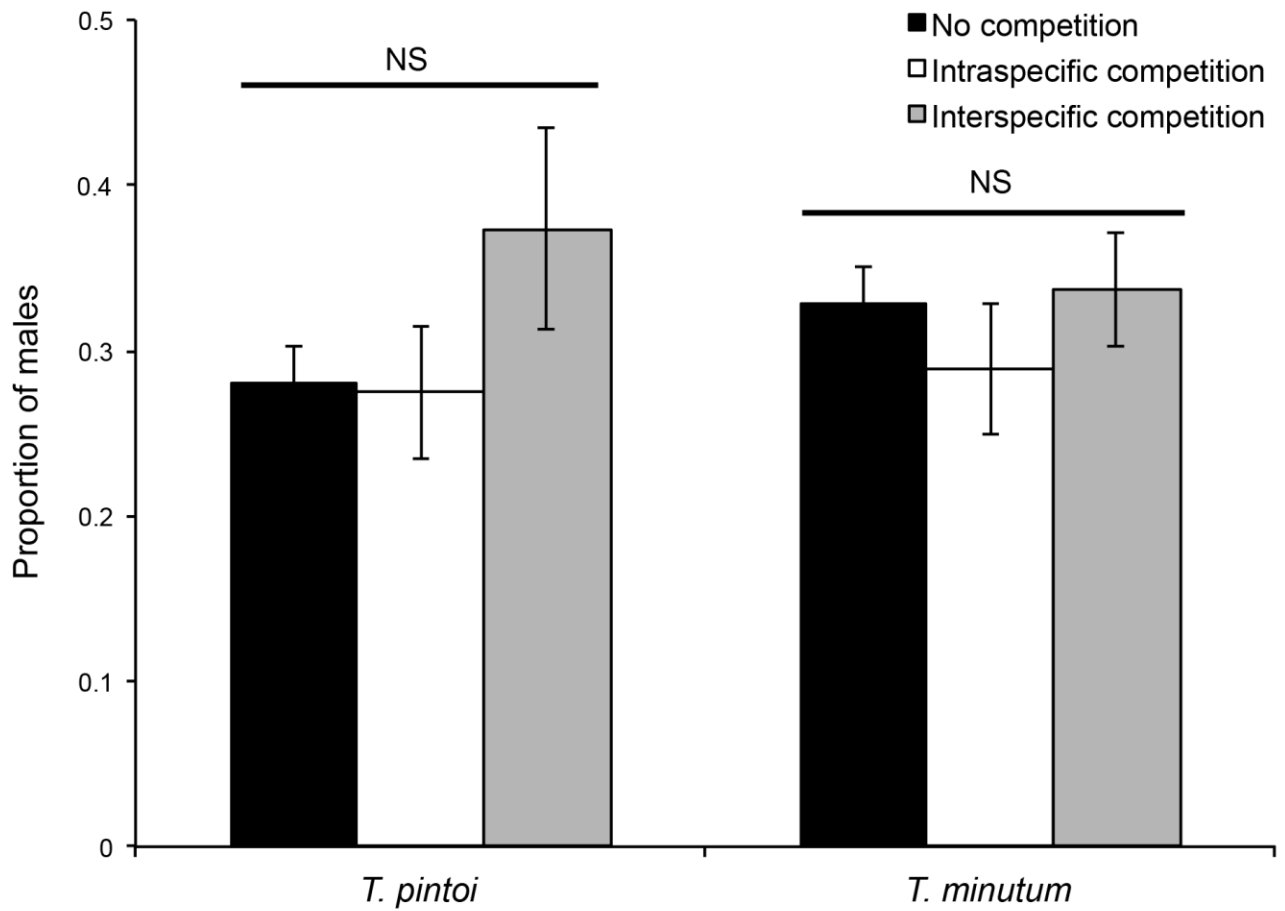


Figure 4: Primary sex ratios (Mean \pm SE) of *Trichogramma pintoi* and *T. minutum* exploiting a patch of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under direct competition. Assessments of significance were made via GLMs with a quasibinomial error distribution. As no significant differences were found, post-hoc tests were not necessary. Separate models were made for *T. pintoi* and *T. minutum*.

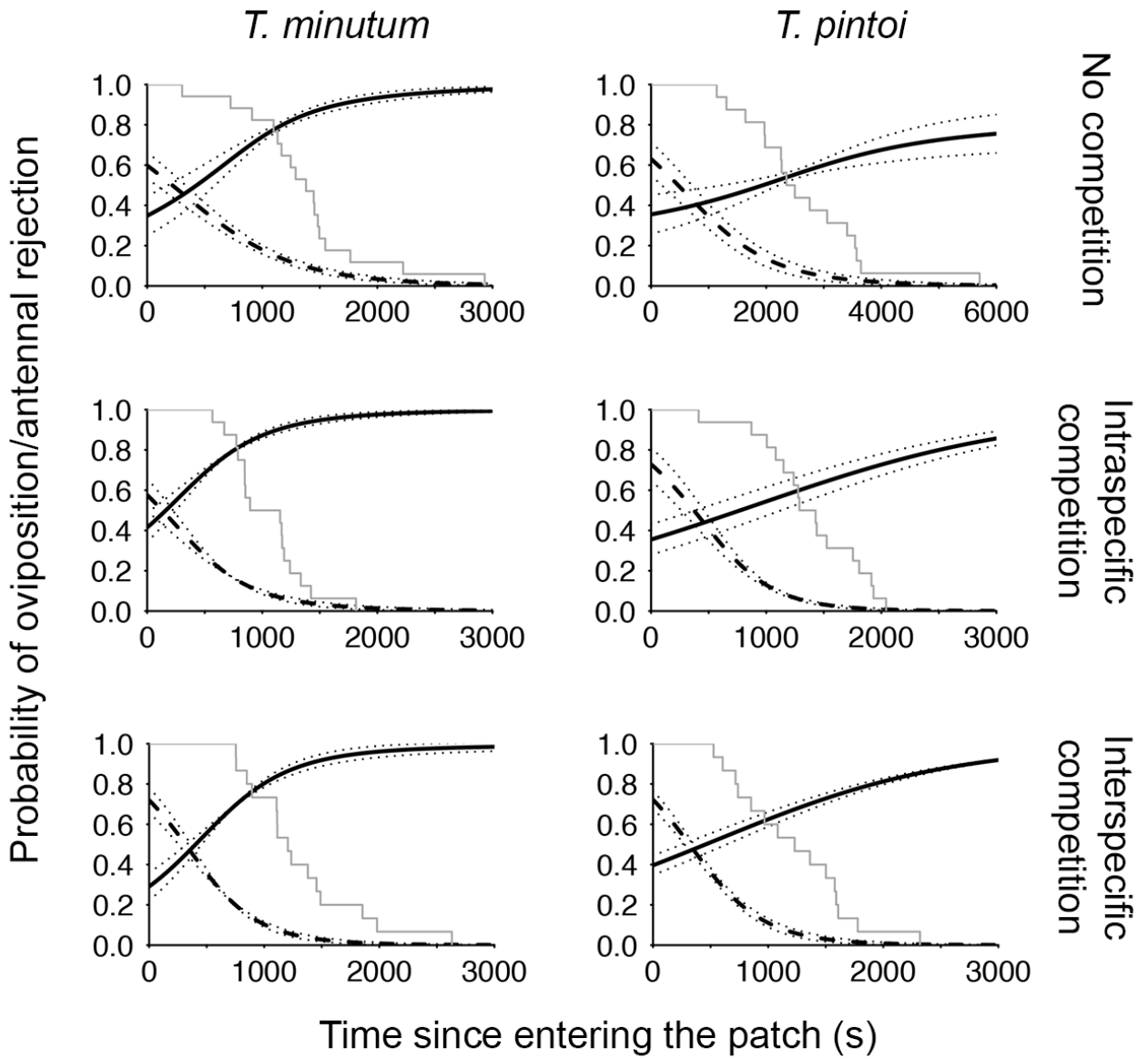


Figure 5: Logistic regression models projecting the probability of oviposition (dashed) or of antennal rejection (solid black) upon encountering an *Ephestia kuehniella* egg through time for *Trichogramma pintoii* and *T. minutum*. Survival curves for each treatment are shown (solid gray). Dotted lines represent 95% confidence intervals. The time scales of the projections are the same, except for the single female *T. pintoii* treatment due to longer patch residence times.

**Chapitre 3 : Patch exploitation strategies of parasitoids
under indirect intra- and interspecific competition**

Félix-Antoine Robert, Jacques Brodeur and Guy Boivin

Soumis à *Ecological Entomology*

Patch exploitation strategies of parasitoids under indirect intra- and interspecific competition

Félix-Antoine Robert^{1,2}, Jacques Brodeur¹ and Guy Boivin²

¹Department of biological sciences, Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montreal, QC, Canada, H1X 2B2

²Horticulture Research and Development Center, Agriculture and Agri-Food Canada, 430 boul. Gouin, St-Jean-sur-Richelieu, QC, Canada J3B 3E6

Corresponding author:

Félix-Antoine Robert
Université de Montréal
Institut de Recherche en Biologie Végétale
4101 Sherbrooke Est
Montréal, Québec
H1X 2B2 Canada
Tel: +1 514 343 6111 x 82548

Running title: Foraging under indirect competition

Abstract

1. Insect parasitoids are expected to evolve behavioural strategies to optimally exploit resources in competitive environments. Indirect competition between parasitoids is particularly common because exploited host patches remain available in the environment for other foraging individuals.
2. We investigated the effects of indirect competition on the behaviour of two closely related generalist egg parasitoids: *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). We analyzed patch residence time, patch-leaving mechanism, and progeny sex allocation of females foraging: (i) alone, (ii) in patches partially parasitized by conspecifics, and (iii) in patches partially parasitized by heterospecifics.
3. Each species responded differently to indirect competition. *Trichogramma pintoii* females shortened their patch residence times, but they did not adjust their progeny sex ratios. In contrast, *T. minutum* females did not modify their patch residence times, but they did increase their progeny sex ratios in response to competition. Both *Trichogramma* species used host rejection, either by antennal rejection or by ovipositor rejection, as patch-leaving mechanism.
4. In agreement with a companion study of direct competition using the same model species, our results indicate that even amongst closely related species, responses to competition can vary considerably.

Key words: Patch residence time, patch-leaving rules, progeny sex allocation, Trichogrammatidae

Introduction

Optimal foraging theory states that individuals should adapt their foraging behaviours in response to different environmental factors (Stephens & Krebs, 1986), including competition for resources (Godfray, 1994). As many species exploit patchily distributed resources (Green, 2006; Wajnberg, 2006), they may compete directly, by foraging simultaneously in the same resource patch, or indirectly, when individuals encounter partially exploited resource patches (Boivin & Brodeur, 2006). Insect parasitoids are particularly prone to experiencing indirect competition, because previously exploited resources (i.e., hosts for oviposition) remain available for some time in the environment and can be exploited again by other individuals (Godfray, 1994). As such, one would expect parasitoids, and other foragers prone to indirect competition, to have evolved behavioural strategies that allow them to forage optimally in an environment containing partially exploited patches.

The marginal value theorem (MVT; Charnov, 1976) describes the optimal patch residence time (PRT) for individuals foraging in patchy environments based on inter-patch travel time and patch quality. Foragers should remain longer in patches when travel time (or associated costs) and/or patch quality are high, and vice-versa. Generally, parasitized hosts do not provide an equivalent fitness return as healthy hosts, although superparasitism (ovipositing in a conspecific-parasitized host) can be adaptive under specific conditions (van Alphen & Visser, 1990). As such, foraging females tend to avoid superparasitism and, for those species capable of making the distinction, multiparasitism (oviposition in a heterospecific-parasitized host) (Boivin & Brodeur, 2006). Thus, females that enter partially parasitized patches should

perceive them as being of lesser quality than patches containing only healthy hosts, and should thus stay on the patch for a shorter period of time.

For species that can actively control the sex of their progeny, adaptive modifications of sex allocation become an important consideration for optimal foraging strategies. When mating occurs immediately after emergence, before dispersal from the natal patch, the local mate competition model (LMC; Hamilton, 1967) predicts the optimal progeny sex ratio (i.e., proportion of males) females should deposit in a patch of hosts. According to LMC, a female foraging alone should deposit just enough sons to fertilize all of its daughters emerging from the patch (Hamilton, 1967; Taylor, 1981). As the number of founding females increases in a patch, the optimal progeny sex ratio should slowly increase up to a 1:1 ratio (Hamilton, 1967). We expect females to increase their sex ratio in response to intraspecific competition, as their own progeny will be able to mate with the progeny of other females, but not in cases of interspecific competition, as it would be maladaptive for females to adjust their progeny sex ratio when no mating competitors are expected.

In nature, indirect competition may occur between individuals of the same species and between individuals of different species. Both types of indirect competition have been studied extensively and separately (see Boivin & Brodeur, 2006 for a review), but few, if any, studies have investigated and compared elements of the strategies (i.e., PRT and progeny sex ratio) employed by foragers when experiencing either intra- or interspecific indirect competition. Using two closely related parasitoid species, *Trichogramma pintoii* Voegelé and *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae), we investigated and compared under laboratory conditions the patch exploitation strategies and the patch-leaving mechanisms used by these species in intra- and interspecific indirect competition.

Trichogramma spp. are polyphagous, facultative gregarious egg parasitoids of lepidopteran species. They are known to be able to distinguish healthy from parasitized hosts (Salt, 1937) and are capable of super- and multiparasitism (van Dijken & Waage, 1987; Cabello *et al.* 2011; Durocher-Granger, 2011). Based on the predictions of the MVT (Charnov, 1976), we expect females to shorten their PRT when exploiting patches under both intra- and interspecific indirect competition. We also expect females to increase their progeny sex ratio when foraging in patches partially exploited by conspecifics, but not when foraging in patches partially exploited by heterospecifics, as predicted by the LMC (Hamilton, 1967).

Materials and methods

Biological models and rearing

Native to North America, *T. pintoi* and *T. minutum* are distinct species that can be found in overlapping geographical ranges (Pinto, 1998). Laboratory colonies are approximately 20 years old, and originate from China (*T. pintoi*) and Ontario, Canada (*T. minutum*). Colonies were maintained on cold-killed *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs glued to strips of papers at 24 ± 1 °C with 16:8 hours day:night cycle.

To ensure females experienced no competition upon emergence, parasitized hosts taken from the colonies were isolated prior to emergence in 300 µL Beem® polyethylene capsules (Ted Pella Inc., Redding, CA). Females were mated, unfed, inexperienced and less than 24 hours old prior to testing.

Experimental method

The host patch area comprised 16 cold-killed *E. kuehniella* eggs placed in a four by four grid on filter paper centered within a drawn circle seven millimeters in diameter. Females were presented with host patches of three different qualities: unparasitized hosts only, equal proportions of unparasitized and conspecific-parasitized hosts (indirect intraspecific competition), and equal proportions of unparasitized and heterospecific-parasitized hosts (indirect heterospecific competition). Using a small, dry brush, unparasitized and parasitized hosts were positioned in an alternating pattern. Parasitized hosts were parasitized 2 ± 1 hours prior to testing, and the process was carefully monitored to ensure that each host was parasitized only once.

Parasitoid females were deposited near the patch area and tests began when they entered the patch and attacked a host. Replicates conducted with virgin females (when only male progeny emerged) were discarded. The behaviours most likely to have an effect on patch-leaving tendencies were quantified and analyzed (Wajnberg *et al.*, 2003; Boivin *et al.*, 2004): oviposition, antennal rejection, ovipositor rejection, self-superparasitism and the time spent on the patch. For females exploiting patches partially parasitized by conspecifics or heterospecifics, we also recorded superparasitism and multiparasitism events, respectively. The sex ratio intended by ovipositing females (primary sex ratio) was recorded by observing abdominal movements during oviposition (Suzuki *et al.*, 1984; Moiroux *et al.*, 2014). Primary sex ratio (proportion of males) was used instead of sex ratio at emergence to avoid the potential bias of differential mortality between the sexes and because, in cases of superparasitism, it would have been impossible to distinguish the progeny of focal females from that of indirect competitors. Tests ended when females left the patch area for more than

60 consecutive seconds. All tests were video recorded and the behaviours were analyzed using CowLog (Hänninen & Pastell, 2009). For *T. pintoi*, sample sizes were: 16 for females exploiting unparasitized patches, 18 for indirect intraspecific competition and 15 for indirect interspecific competition. For *T. minutum*, sample sizes were: 17 for females exploiting unparasitized patches, 20 for indirect intraspecific competition and 21 for indirect interspecific competition.

Statistical analyses

We used the Cox proportional hazard model (Cox, 1972) to analyze patch-leaving tendencies and their associated behavioural mechanisms, as described in Wajnberg *et al.* (1999). The model describes how different fixed and time-dependent covariates affect the patch-leaving tendency of females by calculating hazard ratios. In our study, *treatment* (no competition, intraspecific competition, interspecific competition) was considered a fixed covariate whereas the different behaviours included into the models were time-dependent covariates. We simplified our global models into minimal models by assessing the significance of each covariate in turn and removing or adding those found to be significant using likelihood ratio tests, as per Wajnberg *et al.* (1999). We inspected residual plots to check the adequacy of model fit, and the proportionality assumptions of the Cox model were also verified (Wajnberg *et al.*, 1999).

Each parasitoid species was analyzed separately. We first constructed a species-specific global model containing only the covariate *treatment*. We could thus determine if the type of competition affected the patch-leaving tendency of females (which translates to their PRTs). If the global model showed significant differences among treatments (Hothorn *et al.*,

2008), we used the *glht* function in the *multcomp* package of the *R* software to determine pairwise differences among different levels of competition.

We analyzed the behavioural mechanisms that affected the females' patch-leaving tendencies. As self-, super-, and multiparasitism events have different fitness consequences for individuals, we coded each event separately. Because these behaviours could only occur in certain types of competition (i.e., multiparasitism could only occur in interspecific competition), one Cox model was run per treatment level and per parasitoid species.

Next, we analyzed the temporal incidence of self-, super- and multiparasitism events to see if the temporal distribution of these events was random, or if there was a turning point beyond which females started to accept parasitized hosts (i.e., an overall increase in host acceptance rate over time). We used generalized linear mixed models with random slopes and intercepts (Schielzeth and Forstmeier, 2009) and a binomial error distribution to calculate the probability of a self-, super- or multiparasitism event occurring at each oviposition. We used *oviposition rank* (1st, 2nd, 3rd oviposition, etc...), *species* and *treatment* as our fixed factors and *individual female* as our random factor. The average logistic regression curve for each treatment was plotted separately for *T. pintoii* and *T. minutum*.

We used generalized linear mixed models with a quasi-binomial error distribution (to account for overdispersion; Crawley, 2007) to analyze the primary sex ratios. Initial models, containing both species, treatment and interaction effects, were simplified to the minimal adequate model by the iterative procedure using the *F* statistic, as described in Crawley (2007).

Finally, we analyzed the instantaneous fitness gain rates at departure to determine if females all left the patch at the same level of profitability. We calculated the oviposition rate

occurring within the last five minutes of patch exploitation (Wajnberg *et al.*, 2000) assuming that, as self-, super-, and multiparasitism events mostly occurred at the beginning of patch exploitation (see Results), each oviposition lead to the emergence of one offspring. The number of ovipositions in the last five minutes was thus used as a proxy of the instantaneous fitness gains at departure. Fitness gain rates, whose distributions were irregular and could not be adequately adjusted using transformations, were analyzed with Kruskal-Wallis analyses of variance. All statistical analyses were computed using the *R* software, version 3.0.1 (R Core Team 2013; URL <http://www.R-project.org/>).

Results

Trichogramma pintoii females' patch-leaving tendency differed among treatments (Likelihood ratio test, $\chi^2 = 8.41$, $df = 2$, $p = 0.0150$). Females foraging in unparasitized patches stayed longer than females exploiting partially exploited patches, but there was no difference in the PRTs of females foraging under indirect conspecific or heterospecific competition (Figure 6). In contrast, *T. minutum* females had similar PRTs in all three competition treatments (LRT, $\chi^2 = 0.43$, $df = 2$, $p = 0.8047$; Figure 6).

Both *T. pintoii* and *T. minutum* used host rejections as patch-leaving mechanism. *Antennal rejection* was the only significant mechanism in all tests, except for *T. pintoii* females foraging in patches containing conspecific-parasitized hosts where *ovipositor rejection* was the only significant mechanism (LRT, $p < 0.05$; Table 4). For *T. pintoii*, host rejection increased females' tendency to leave the patch by a factor of 1.062 for females alone, 1.087 in interspecific competition and 1.120 in intraspecific competition. For *T. minutum*, host

rejection increased patch-leaving tendency by a factor of 1.048 for females alone, 1.038 for intraspecific competition and 1.060 for interspecific competition (Table 4).

Trichogramma pintoii females did not modify the sex ratio of their progeny when foraging in partially exploited patches ($F = 0.5223$, $df = 2$, $p = 0.5966$; Figure 7). In contrast, *T. minutum* females increased the proportion of males laid in the patch when foraging under indirect competition ($F = 3.420$, $df = 2$, $p = 0.0378$; Figure 7). Females laid more males when exploiting patches containing conspecific-parasitized hosts than when foraging in unparasitized patches, but did not modify their allocated sex ratio when foraging in patches containing heterospecific-parasitized hosts (Figure 7).

Figure 8 shows the average temporal incidence of self-, super- and multiparasitism events over an oviposition sequence. The occurrences of these events were similar between species (LRT, $\chi^2 = 2.064$, $df = 1$, $p = 0.1508$), but differed between females exploiting unparasitized and partially parasitized patches (LRT, $\chi^2 = 39.77$, $df = 2$, $p < 0.0001$). Females tended to accept parasitized hosts more readily at the beginning of their foraging bout, but acceptance decreased over the course of the oviposition sequence (LRT, $\chi^2 = 7.209$, $df = 1$, $p = 0.0073$).

Both parasitoid species left host patches at the same level of profitability in all treatments (*T. pintoii*: Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 0.3725$, $df = 2$, $p = 0.8301$; *T. minutum*: $\chi^2 = 2.513$, $df = 2$, $p = 0.2847$). *Trichogramma pintoii* females averaged 0.11 ± 0.02 ovipositions per minute (mean \pm SE) prior to departure, whereas *T. minutum* females averaged 0.35 ± 0.03 oviposition per minute. The difference between the oviposition rates of the two species upon departure from the host patch was significant (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 30.38$, $df = 1$, $p < 0.0001$).

Discussion

The hosts exploited by parasitoids typically remain available in the environment for use by competing individuals. We investigated how two closely related parasitoid species adapt their foraging behaviours to indirect competition when exploiting host patches parasitized by either conspecific or heterospecific females. While *T. pintoii* females shortened their PRTs when foraging in partially exploited patches, *T. minutum* females did not. On the other hand, *T. minutum* increased its progeny sex ratio in response to intraspecific competition, whereas *T. pintoii* did not. Both species accepted already parasitized hosts more readily at the beginning of a foraging bout and tended to reject them more frequently as they continued exploiting the patch.

Charnov's MVT (1976) predicts that foragers should spend less time exploiting patches of lower quality. In our study, this prediction was confirmed for *T. pintoii* females, as they left partially exploited patches sooner than healthy patches. This change is unlikely to have occurred due to an initial responsiveness to patch size (*sensu* Waage 1979), as all patches contained the same number of hosts. The decrease in PRT observed is also unlikely to result from a change in the patch-leaving mechanisms used by females in different treatments, as the PRT of females in intra- and interspecific competition was similar despite different behavioural mechanisms. Rather, the most likely explanation is that, in patches with already-parasitized hosts, females started to reject hosts much sooner than in unparasitized patches, and so their tendency to leave the patch increases earlier which lead to shorter PRTs.

In contrast, PRT of *T. minutum* did not change when foraging in partially parasitized patches. Similar results were observed when *T. minutum* foraged under direct competition: females had similar PRTs when foraging alone and when foraging with a competitor (Table 5;

Robert, *et al.*, *submitted*). In direct competition, *T. minutum* suffered interference from its competitors, causing females to stay longer in the patch. In the present study however, no direct interference occurred as *T. minutum* was foraging alone. The inability of *T. minutum* females to adjust their PRT to the quality of the patch could be due either to an inability to evaluate host quality or to the use of a different mechanism to evaluate patch quality. Species that evolve in habitats where host patches are rare could express behaviours aiming at maximizing patch exploitation rather than optimizing their use.

Antennal and ovipositor rejections can provide parasitoids with foraging information, leading them to make optimal patch exploitation decisions (van Alphen & Vet, 1986; Varaldi *et al.*, 2005). Antennal rejections appear to be the preferred mechanism as they can be performed more rapidly than ovipositor rejections (van Baaren & Boivin, 1998) and occur before ovipositor probing in the host acceptance sequence (Klomp *et al.*, 1980; Suzuki *et al.*, 1984). Ovipositor rejections may be a “fallback” mechanism for individuals that are unable to accurately assess the quality of hosts with their antennae. Three non-exclusive hypotheses may explain why *T. pintoii* females relied on ovipositor rejections in intraspecific competition and antennal rejection in interspecific competition, while *T. minutum* used antennal rejection as its patch-leaving mechanism in all competition treatments. First, *T. pintoii* may be unable to detect the marking chemicals of conspecifics with their antennae, thereby relying on ovipositor probing for intraspecific host discrimination. This is unlikely, however, as females foraging alone and under interspecific competition relied exclusively on antennal rejections as a patch-leaving mechanism. Second, the sensitivity or the number of sensillae on its antennae may make *T. pintoii* less adept at sensing marking chemicals on hosts than other species of *Trichogramma* (Voguelé *et al.*, 1975; Côté *et al.* 1999). *Trichogramma minutum* performed

better than *T. pintoi* at host discrimination using its antennae. Out of all host rejections, $87 \pm 1\%$ ($n = 2415$) were antennal rejections for *T. minutum* as opposed to only $63 \pm 2\%$ ($n = 2230$) for *T. pintoi*. Third, the marking chemicals of *Trichogramma* ssp. are volatile (Salt, 1937) and *T. pintoi*'s mark may be more volatile than that of *T. minutum*, making them harder to detect a few hours after oviposition. We believe the combination of the second and third hypotheses – reduced antennal sensitivity in *T. pintoi* and greater volatility of the marking chemicals – may best explain the differences observed in patch-leaving mechanisms between *T. pintoi* and *T. minutum* when exploiting patches previously parasitized by *T. pintoi* females.

The MVT also predicts that all patches should be left at the same level of profitability, representing the environment's average profitability (Charnov, 1976). In our study, both *T. pintoi* and *T. minutum* left host patches at the same average rate of fitness gain in all competition treatments. However, each species had its own marginal level of profitability. Because females had no prior oviposition experience, this could indicate that *T. pintoi* and *T. minutum* have an innate estimate of their environment's quality, as observed for *T. brassicae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (Wajnberg *et al.*, 2000). An innate patch quality estimate is considered advantageous when the intra-generation patch quality variance is high and the inter-generation variance remains low (Boivin *et al.*, 2004).

Although they have an innate estimate of patch quality, *T. pintoi* and *T. minutum* did not appear innately capable of distinguishing unparasitized from parasitized hosts. Their tendency to accept and oviposit in parasitized hosts depended on the initial quality of the patch and on individual oviposition experience (Figure 8). Females foraging in high quality patches rarely accepted parasitized hosts, as would be expected because self-superparasitism is rarely adaptive (van Alphen and Visser, 1990). Females foraging in partially exploited patches, in

contrast, accepted parasitized hosts more readily. However, females' tendency to accept parasitized hosts declined as they progressed through their foraging bouts. Two mechanisms may explain these results. Females may need to gain experience with both types of hosts to differentiate healthy from parasitized hosts (Klomp *et al.*, 1980). Or, females innately know how to differentiate unparasitized from parasitized hosts, but will oviposit in parasitized hosts if they are unaware that unparasitized hosts are available. In both cases, females will accept parasitized hosts until their first encounter with an unparasitized one, at which point they will exclusively exploit these hosts.

Predictions of the Hamilton's LMC (1967) were only partially validated in our study. *Trichogramma pintoii* females did not, in any treatment with competitors, adjust the sex ratio of their progeny, which remained strongly female biased. Females may have imperfect host discrimination capabilities; that is, they have the ability to discriminate between unparasitized and parasitized hosts (as implied by differences in their PRT) but may not be able to distinguish hosts parasitized by themselves from those parasitized by others (van Dijken & Waage, 1987). As a result, they would not be able to determine whether it is advantageous to lay a greater proportion of males. It might also be that *T. pintoii* needs to experience levels of competition higher than those applied in our study to start adjusting its progeny sex ratio. In a previous study, *T. pintoii* females exploiting patches in groups of 10 individuals increased the proportion of males they oviposited (Martel & Boivin, 2004). However, in that experiment, it was unclear if the sex ratio adjustment was due to the effects of direct competition (physical or visual contact with other parasitoids), or of a prolonged contact with conspecific-parasitized hosts in the test tubes (i.e., indirect competition).

In contrast to *T. pintoi*, *T. minutum* females behaved as predicted by the LMC and increased the proportion of males oviposited in patches partially parasitized by conspecifics, as observed by Martel and Boivin (2004). However, when foraging in patches containing hosts parasitized by heterospecifics, *T. minutum* did not increase the primary sex ratio it deposited in the patch.. These results strongly suggest that *T. minutum* is capable of distinguishing the marking chemicals left by conspecifics from those left by heterospecifics, which is rare among parasitoids (van Baaren *et al.*, 1994; Boivin & Brodeur, 2006). We would expect this trait to be favored by natural selection in species that evolve in environments with strong competitive pressures from con- and heterospecifics, including other *Trichogramma* species (Pinto, 1998; Martel & Boivin, 2004).

Both species tested in our study adapted their behaviour to competition, but they did so through different mechanisms. *Trichogramma pintoi* females appear to use the same general foraging strategy when alone, under direct competition (Robert *et al.*, *submitted*) and under indirect competition. Compared to females foraging alone, females under competition, both direct and indirect, shortened their PRT (Table 5). In all three foraging scenarios, females estimated their instantaneous rate of fitness gains through host rejection rates and used this information to make patch-leaving decisions. Because females under competition experienced either a faster overall patch depletion rate (in direct competition) or a lower initial patch quality (in indirect competition), their PRTs were smaller. Under no circumstances did *T. pintoi* females adjust the sex ratio of their progeny in response to competition (Table 5). The results of both direct and indirect competition studies suggest that *T. pintoi*'s host discrimination capabilities are limited and that it is unable to distinguish between self-, conspecific and heterospecific parasitized hosts. This suggests that *T. pintoi* evolved in an

environment with low competitive pressure where such capabilities would not be the target of strong selection. In these conditions, it would be advantageous for females to simply adjust their PRT and forego adjusting their progeny sex allocation.

Contrarily to *T. pintoi*, *T. minutum* did not decrease its PRT in response to changes in patch quality in direct or indirect competition (Table 5; Robert *et al.*, *submitted*). *Trichogramma minutum* females appeared to adjust their foraging behaviour according to the nature of their competitors (intra- or interspecific competitors) and not to the quality of the patch. As such, their PRTs remained constant when experiencing all types of competition, whereas their patch-leaving mechanisms and progeny sex allocation changed in direct and indirect competition scenarios, respectively. This may be an adaptive response to the strong competitive pressures *T. minutum* is experiencing in nature: *T. minutum* is the dominant parasitoid of Lepidoptera eggs in many arboreal habitats and is sympatric with at least nine other *Trichogramma* species across North America (Pinto *et al.*, 2002). In such an environment, the simplest effective response to competition would be to adopt relatively short PRTs in all patches encountered, even when they are unparasitized, and instead capitalize on adapting other aspects of its foraging behaviour, such as progeny sex allocation, to the nature of ones competitors. This would explain why, unlike *T. pintoi*, *T. minutum* appears to have acute host discrimination capabilities and is able to distinguish, to some degree, different types of parasitized hosts in order to adjust its progeny sex ratio.

Competition amongst parasitoids within resource patches has important consequences for their foraging efficiency. Even when subtle effects are observed at the individual patch level, the consequences at the landscape or population level can be significant (Visser & Driessen, 1991). For example, species that spend less time in patches when under competition

will tend to disperse more readily in the environment, holding to the principles of the ideal free distribution (Freckwell & Lucas, 1970; Wajnberg, 2006), thus exploiting hosts distributed throughout the environment more thoroughly. In contrast, species that do not lower their PRT and instead use other behavioural mechanisms in response to competition may not lose much efficiency at the patch level, but could be less efficient at the landscape level simply due to time constraints (Visser & Driessen, 1991). Studies conducted at different spatial scales are necessary to understand how competition affects the dynamics of parasitoid populations. Single-patch experiments, while crucial to properly examine the mechanisms involved, do not allow us to extrapolate such effects to populations. This knowledge is especially important to understand and predict population dynamics of newly introduced species either accidentally through biological invasions or voluntarily for biological control.

Funding

This work was supported by Agriculture and Agri-Food Canada and the Canada Research Chair in Biological Control to J.B.

Acknowledgements

The authors would like to thank Josiane Vaillancourt, Danielle Thibodeau and Julie Frenette for technical assistance and helpful discussions. We thank Paul Abram for helpful insights on previous versions of this manuscript.

References

- Boivin G. & Brodeur J. (2006) Intra-and interspecific interactions among parasitoids: mechanisms, outcomes and biological control. In: Brodeur J. & Boivin G. (eds) *Progress in biological control: Trophic and guild interactions in biological control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. p. 123-144.
- 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.
- Cabello T., Gámez M., Torres A. & Garay J. (2011) Possible effects of inter-specific competition on the coexistence of parasitoid species: *Trichogramma brassicae* Bezdenko and *Chelonus oculator* (F.) (Hymenoptera: Trichogrammatidae, Braconidae). *Community Ecology*, **12**, 78-88.
- Charnov E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.
- Charnov E.L., Los-den Hartogh R.L., Jones W.T. & van den Assem J. (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, **289**, 27-33.
- Cônsoli F.L., Kitajima E.W. & Parra J.R.P. (1999) Sensilla on the antenna and ovipositor of the parasitic wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae). *Microscopy Research and Technique*, **45**, 313-324.
- Cox D.R. (1972) Regression models and life tables. *Biometrics*, **38**, 67-77.
- Crawley M.J. (2007) *The R book*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.

- Durocher-Granger L. (2011) The effects of phenotypic plasticity on reproductive success of *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). PhD Thesis, McGill University, Canada.
- Fretwell S.D. & Lucas H.L. (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16–36.
- Godfray H.C.J. (1994) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Green R.F. (2006) A simpler, more general method of finding the optimal foraging strategy of Bayesian birds. *Oikos*, **112**, 274-284.
- Hamilton W.D. (1967) Extraordinary sex ratios. *Science*, **156**, 477-488.
- Hänninen L. & Pastell M. (2009) CowLog: Open source software for coding behaviors from digital video. *Behavior Research Methods*, **41**, 472-476.
- Hothorn T., Bretz F. & Westfall P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, **50**, 346-363.
- Klomp H., Teerink B.J. & Ma WC. (1980) Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* (Hym.: Trichogrammatidae): a matter of learning and forgetting. *Netherlands Journal of Zoology*, **30**, 254-277.
- Martel V. & Boivin G. (2004) Impact of competition on sex allocation by *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **111**, 29-35.
- Moiroux J., Brodeur J. & Boivin G. (2014) Sex ratio variations with temperature in an egg parasitoid: Behavioural adjustment and physiological constraint. *Animal Behaviour*, **91**, 61-66.
- Pinto J.D. (1998) Systematics of the North American species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, **22**, 1–287.

- Pintoi J.D., Koopmanschap A.B., Platner G.R. & Stouthammer R. (2002) The north American *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitizing certain Tortricidae (Lepidoptera) on apple and pear, with ITS2 DNA characterizations and description of a new species. *Biological Control*, **23**, 134-142.
- R Core Team. (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Salt G. (1937) The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **122**, 57-75.
- Schielezeth H. & Forstmeier W. (2009) Conclusions beyond support: overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, **20**, 416-420.
- Stephens D.W. & Krebs J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press , Princeton, USA.
- Suzuki Y., Tsuji H. & Sasakawa M. (1984) Sex allocation and effects of superparasitism on secondary sex ratios in the gregarious parasitoid *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Animal Behaviour*, **32**, 478-484.
- Taylor P.D. (1981) Intra-sex and inter-sex sibling interactions as sex ratio determinants. *Nature*, **291**, 64-66.
- van Alphen J.J.M. & Vet L.E.M. (1986) An evolutionary approach to host finding and selection. In: Waage J.K. & Greathead D. (eds) *Insect parasitoids*. Academic Press, London, UK, p. 23-61.
- van Alphen J.J.M. & Visser M.E. (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, **35**, 59-79.

- van Baaren J., Boivin G. & Nénon J.P. (1994) Intra- and interspecific host discrimination in two closely related egg parasitoids. *Oecologia*, **100**, 325-330.
- van Baaren J. & Boivin G. (1998) Learning affects host discrimination behavior in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 9-16.
- van Dijken M.J. & Waage J.K. (1987) Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **43**, 183-192.
- Varaldi J., Fouillet P., Boulétreau M. & Fleury F. (2005) Superparasitism acceptance and patch-leaving mechanisms in parasitoids: a comparison between two sympatric wasps. *Animal Behaviour*, **69**, 1227-1234.
- Visser M.E. & Driessen G. (1991) Indirect mutual interference in parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology*, **41**, 214-227.
- Voegelé J., Cals-Usciati J., Pihan J.P. & Daumal J. (1975) Structure de l'antenne des Trichogrammes. *Entomophaga*, **20**, 161-169.
- Waage J.K. (1979) Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 353-371.
- Wajnberg E. (2006) Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 589-611.
- Wajnberg E., Rosi M.C. & Colazza S. (1999) Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 121-133.
- Wajnberg E., Fauvergue X. & Pons O. (2000) Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, **11**, 577-586.

Wajnberg E., Gonsard P.A., Tabone E., Curty C., Lezcano N. & Colazza S. (2003) A comparative analysis of patch-leaving decision rules in a parasitoid family. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 618-626.

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

Tables

Table 4: The per-treatment outputs of the Cox proportional hazard models for *Trichogramma pintoï* and *T. minutum* exploiting 16 *Ephestia kuehniella* eggs. Only the covariates that significantly affected the patch-leaving tendency are shown ($p < 0.05$), along with the associated regression coefficients (β), standard errors (SE) and hazard ratios ($\exp(\beta)$). Likelihood ratio tests were used to obtain the χ^2 and p-values.

Species	Treatment	Sample size	Covariate	β	SE	$\exp(\beta)$	χ^2 (1 df)	P-value
<i>T. pintoï</i>	No competition	16	Antennal rejection	0.0604	0.0214	1.0622	9.72	0.00182
	Intraspecific competition	18	Ovipositor rejection	0.1130	0.0518	1.1196	4.75	0.02935
	Interspecific competition	15	Antennal rejection	0.0830	0.0292	1.0866	8.95	0.00277
<i>T. minutum</i>	No competition	17	Antennal rejection	0.0469	0.0180	1.0480	8.95	0.00277
	Intraspecific competition	20	Antennal rejection	0.0372	0.0140	1.0379	7.40	0.00651
	Interspecific competition	21	Antennal rejection	0.0584	0.0203	1.0602	9.59	0.00195
	competition ¹							

Table 5: Combined results of the effects of direct and indirect competition on the foraging strategies of *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* foraging on patches of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under intra- or interspecific competition. Patch residence time (PRT) and progeny sex ratio (proportion of males) are set against the standard of females foraging under no competition. Patch leaving mechanisms shown are those found to significantly increase the patch-leaving tendency, unless otherwise stated (downward arrow). Direct competition data modified from Robert *et al.* (*submitted*).

Species	Competition type	Competitor	PRT	Patch leaving mechanism	Sex ratio
<i>T. pintoii</i>	No competition	NA	NA	Antennal rejection	NA
	Direct	Intraspecific	Decrease	Antennal rejection	No change
		Interspecific	Decrease	Antennal rejection	No change
	Indirect	Intraspecific	Decrease	Ovipositor rejection	No change
		Interspecific	Decrease	Antennal rejection	No change
<i>T. minutum</i>	No competition	NA	NA	Antennal rejection	NA
	Direct	Intraspecific	No change	Antennal rejection Ovipositor rejection (↓)	No change
		Interspecific	No change	- ¹	No change
	Indirect	Intraspecific	No change	Antennal rejection	Increase
		Interspecific	No change	Antennal rejection	No change

¹ No recorded behaviors significantly influenced the patch-leaving tendency.

Figures

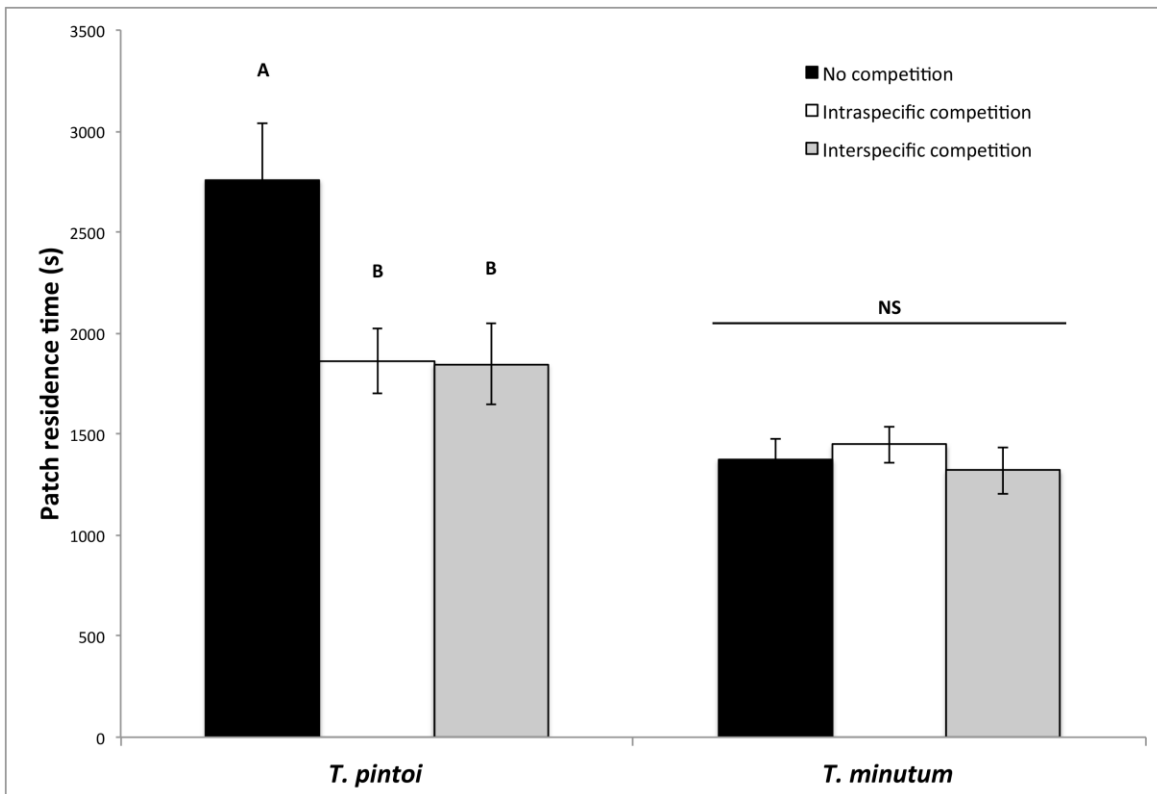


Figure 6: Patch residence times for *Trichogramma pintoi* and *T. minutum* exploiting patches of 16 *Ephesia kuehniella* eggs under indirect competition. Significant differences were assessed using the Cox proportional hazard model, using the single covariate *treatment*, followed by a post-hoc Tukey analysis. Error bars represent SE. Separate models were run for each species.

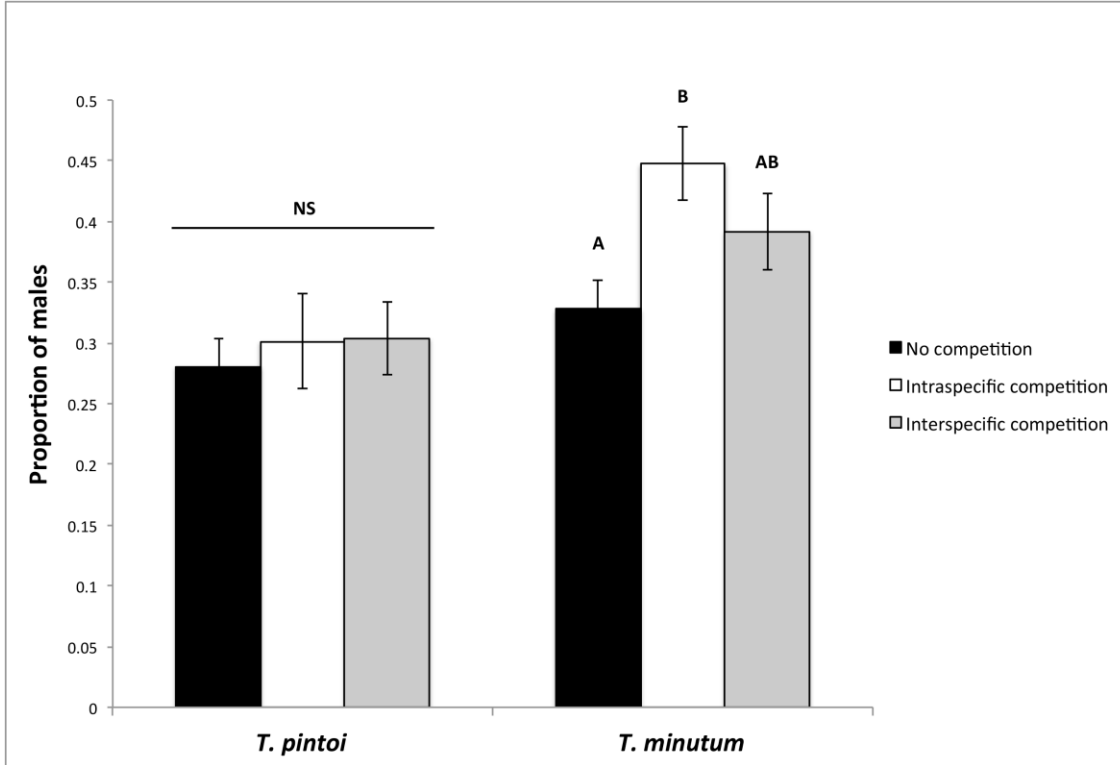


Figure 7: Primary sex ratios of *Trichogramma pintoii* and *T. minutum* exploiting patches of 16 *Ephesia kuehniella* eggs under indirect competition. Significance was assessed via GLMs with a quasibinomial error distribution. A post-hoc Tukey analysis was performed for to assess significant differences in the sex ratios of *T. minutum*. Separate models were run for each species.

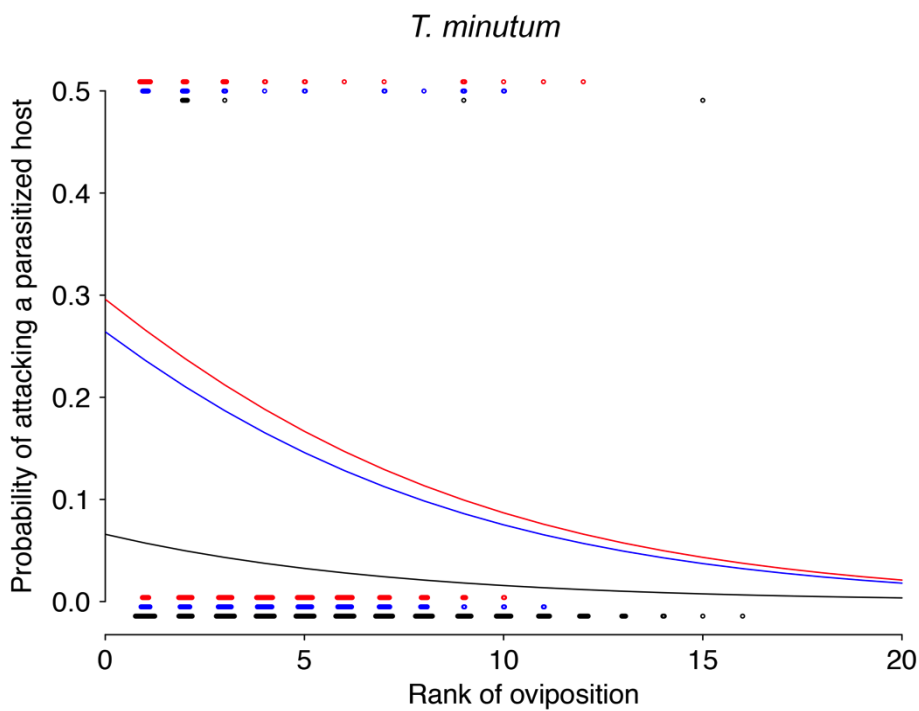
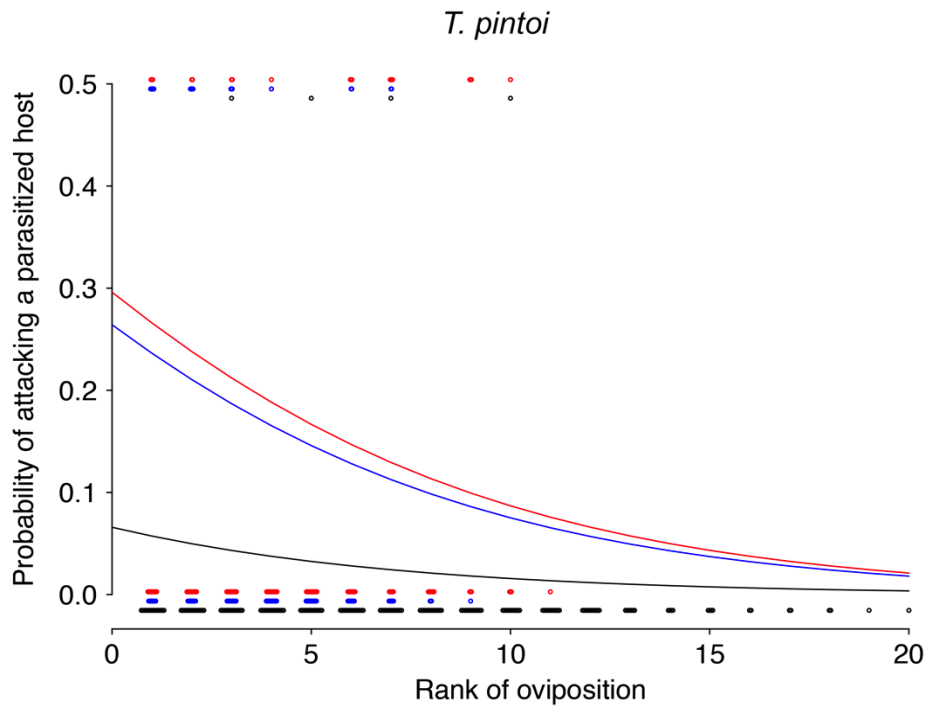


Figure 8: Logistic regression projecting the probability of accepting parasitized hosts for *Trichogramma pintoi* and *T. minutum* exploiting patches of 16 *Ephestia kuehniella* eggs under

indirect competition. Treatments were: females foraging under no competition (black), under intraspecific competition (blue) and under interspecific competition (red). Using a global GLMM, no significant difference was found between species. No difference was found between intra- and interspecific competition, although these were significantly different from females foraging under no competition (see text of Results for statistical information). Probabilities are plotted over the rank of oviposition as patch residence times varied between individuals.

Conclusion

L'objectif de ce mémoire était de quantifier et de comparer les effets de la compétition sur les stratégies d'exploitation d'agrégats de ressources chez des parasitoïdes non agressifs. Nous avons mesuré et analysé les effets du type de compétition (directe ou indirecte) et de la nature des compétiteurs (intra- ou interspécifique) sur l'exploitation optimale d'agrégats d'hôtes chez les espèces *Trichogramma pintoï* et *T. minutum*, lesquels sont résumés au Tableau 5. Ces espèces utilisent deux stratégies différentes en situation de compétition. *Trichogramma pintoï* privilégie une stratégie unilatérale appliquée à tous les cas de compétition, sans égard au type ou à la nature de la compétition, alors que *T. minutum* privilégie une stratégie adaptée au type et à la nature de la compétition.

Contrairement aux espèces étudiées dans ce mémoire, les femelles de certaines espèces de parasitoïdes engagent des combats avec leurs compétitrices. Ces comportements agressifs constituent une source d'interférence importante pour les parasitoïdes puisque ceux-ci ne peuvent simultanément se battre et exploiter de nouveaux hôtes (Boivin et Brodeur, 2006). Ainsi, le temps de résidence dans l'agrégat des espèces agressives devrait augmenter en situation de compétition directe. Les comportements agressifs devraient donc être sélectionnés chez les espèces ayant une grande longévité et lorsque les hôtes sont rares et doivent être précieusement gardés (Boivin et Brodeur, 2006).

Pour les espèces ayant une courte longévité et dont les hôtes abondent, il peut être plus avantageux de ne pas être agressif. Chez ces espèces, les gains potentiels de valeurs adaptatives sont plus grands en exploitant l'environnement le plus longtemps possible qu'en préservant les quelques hôtes déjà trouvés, surtout si la probabilité de trouver de nouveaux

hôtes dans l'environnement est relativement grande. La courte espérance de vie de certaines espèces, comme les trichogrammes, est un facteur limitant leurs capacités à monter la garde sur les agrégats exploités, surtout lorsque le temps de développement larvaire est beaucoup plus long que la durée de vie de la mère. Néanmoins, notre étude démontre que même en l'absence de comportements agressifs, la compétition peut avoir un impact important sur l'exploitation d'agrégats d'hôtes des parasitoïdes.

Dans un contexte de lutte biologique, les espèces adoptant une stratégie unilatérale, comme *T. pintoï*, seraient de meilleurs agents de contrôle que les espèces adoptant une stratégie adaptée à la compétition, comme *T. minutum*, pour des relâchés inondatifs. Dans ces conditions, la compétition est intense entre les individus, particulièrement à proximité des sites de relâchés. Selon la théorie de la dispersion libre et idéale («*ideal free distribution*»; Freckwell et Lucas, 1970), les espèces comme *T. pintoï*, qui écourtent leur temps de résidence dans les agrégats en situation de compétition, devraient se disperser plus rapidement dans l'environnement que les espèces qui n'ajustent pas leur temps de résidence, comme *T. minutum*. L'objectif de la lutte biologique inondative étant d'éliminer un grand nombre de ravageurs avec une seule génération d'ennemis naturels (Eilenberg *et al.*, 2001), la dispersion rapide dans l'environnement de l'agent de contrôle est primordiale.

Cette étude ouvre plusieurs avenues de recherches intéressantes. Pour la lutte biologique, il serait important de tester empiriquement si des espèces comme *T. pintoï* (stratégie générale) se dispersent bel et bien mieux dans l'environnement que les espèces comme *T. minutum* (stratégie spécialisée) dans un contexte de relâchers massifs. De plus, pour les élevages de masse, il est primordial de connaître les mécanismes précis qui induisent un changement de sex-ratio chez la progéniture des parasitoïdes. Pourquoi *T. pintoï* augmente la

proportion de mâles pondus en présence de neuf congénères (Martel et Boivin, 2004), mais pas en présence d'une seule? Pourquoi n'y a-t-il pas de changements de sex-ratio en compétition directe chez *T. minutum* alors qu'en compétition indirecte il augmente? Pourquoi, en compétition indirecte, *T. minutum* a-t-elle légèrement augmenté son sex-ratio déposé en compétition interspécifique? Les réponses à ces questions sont importantes si l'on veut augmenter l'efficacité des élevages de masse.

Cependant, ce qui est plus intéressant encore, à mon avis, serait de déterminer comment les comportements observés au niveau de l'agrégat se traduisent à l'échelle de l'habitat et du paysage. On ne peut prédire avec certitude les impacts de la compétition sur l'exploitation d'hôtes dans un environnement uniquement à partir de tests effectués au niveau de l'agrégat. Les effets, aussi minimes soient-ils, de la compétition au niveau de l'agrégat peuvent avoir des impacts significatifs au niveau du paysage simplement via le cumul de l'exploitation de tous les individus présents (Visser et Driessen, 1991). Ainsi, il serait intéressant de comparer l'efficacité des stratégies d'exploitation de *T. pintoï* et de *T. minutum*, les stratégies « générales » et « spécialistes », respectivement, à une échelle spatiale supérieure que l'agrégat afin de déterminer si l'une est supérieure à l'autre, et si oui, dans quelles circonstances.

Bibliographie

- Abe J, Kamimura Y, Shimada M, West SA (2009). Extremely female-biased primary sex ratio and precisely constant male production in a parasitoid wasp *Melittobia*. *Animal Behaviour*, 78:515-523.
- van Alphen JJM (1993). Patch residence time and encounters with parasitised hosts: a reaction. *Netherlands Journal of Zoology*, 43:340-349.
- van Alphen JJM, Galis F (1983). Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, 52:937-952.
- van Alphen JJM, Visser ME (1990). Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35:59-79.
- van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G (2003). Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:81-87.
- van Baaren J, Boivin G, Nénon, JP (1994). Intra-and interspecific host discrimination in two closely related egg parasitoids. *Oecologia*, 100:325-330.
- 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.
- Batchelor TP, Hardy IC, Barrera JF, Pérez-Lachaud G (2005). Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, 33:194-202.

- Bernstein C, Driessen G (1996). Patch-marking and optimal search patterns in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 65:211-219.
- Boivin G (2010). Phenotypic plasticity and fitness in egg parasitoids. *Neotropical Entomology*, 39:457-463.
- Boivin G, Lagacé M (1999). Effet de la taille sur la fitness de *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 35:371-378.
- Boivin G, 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, Jacob S, Damiens D (2005). Spermatogeny as a life-history index in parasitoid wasps. *Oecologia*, 143:198-202.
- Boivin G, Brodeur J (2006). Intra-and interspecific interactions among parasitoids: mechanisms, outcomes and biological control. Dans: Brodeur J, Boivin G (dir.), *Trophic and guild interactions in biological control* (p. 123-144). Pays-Bas: Springer.
- Bolhuis JJ, Giraldeau LA (2005). *The behaviour of animals: mechanisms, function, and evolution* (1^{ère} éd.). Oxford, Angleterre: Blackwell Publishing.
- Brodeur J, Boivin G (2004). Functional ecology of immature parasitoids. *Annual Review in Entomology*, 49:27-49.
- Campbell DR (2000). Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 15:227-232.

- Chapuisat M (2008). Sex allocation. Dans: Danchin E, Giraldeau LA, Cézilly F (dir.), *Behavioral ecology* (1^{ère} éd., p. 467-499). New York, NY: Oxford University Press.
- Charnov EL (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9:129-136.
- Charnov EL, Los-den Hartogh RL, Jones WT, van den Assem J (1981). Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 289:27-33.
- Cloutier C, Bauduin F (1990). Searching behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae) foraging on potato plants. *Environmental Entomology*, 19:222-228.
- Collett D (1994). *Modeling survival data in medical research*. (2^e éd.). États-Unis: Chapman and Hall.
- Corley JC, Villacide JM, van Nouhuys S (2010). Patch time allocation by a parasitoid: the influence of con-specifics, host abundance and distance to the patch. *Journal of Insect Behavior*, 23:431-440.
- Cox DR (1972). Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 34:187-220.
- Cusumano A, Peri E, Vinson SB, Colazza S (2011). Intraguild interactions between two egg parasitoids exploring host patches. *BioControl*, 56:173-184.
- Cusumano A, Peri E, Vinson SB, Colazza S (2012). Interspecific extrinsic and intrinsic competitive interactions in egg parasitoids. *BioControl*, 57:719-734.

- Danchin E, Cézilly, F, Giraldeau LA (2008). Fundamental concepts in behavioral ecology. Dans: Danchin E, Giraldeau LA, Cézilly F (dir.), *Behavioral ecology* (1^{ère} éd., p. 29-53). New York, NY: Oxford University Press.
- Dicke M, van Lenteren, JC, Boskamp GJF, van Voorst R (1985). Intensification and prolongation of host searching in *Leptopilina heterotoma* (Thompson) (Hymenoptera : Eucoilidae) through a kairomone produced by *Drosophila melanogaster*. *Journal of Chemical Ecology*, 11:125-136.
- van Dijken MJ, Waage JK (1987). Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 43:183-192.
- van Dijken MJ, van Stratum P, van Alphen JJM (1992). Recognition of individual-specific marked parasitized hosts by the solitary parasitoid *Epidinocarses lopezi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30:77-82.
- Driessen G, Bernstein C, van Alphen JJM, Kacelnik A (1995). A count-down mechanism for host search in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 64:117-125.
- Dugatkin LA (2004). *Principles of animal behaviour* (1^{ère} Éd.). New York, NY: W. W. Norton & Company.
- Durocher- Granger L, Martel V, Boivin G (2011). Gamete number and size correlate with adult size in the egg parasitoid *Trichogramma euproctidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140:262-268.
- Eilenberg J, Hajek A, Lomer C (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46:387-400.

- Field SA, Calbert G (1999). Don't count your eggs before they're parasitized: contest resolution and the trade-offs during patch defense in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 10:122-127.
- Field SA, Calbert G, Keller MA (1998). Patch defense in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis* (Insecta: Scelionidae): the time structure of pairwise contests, and the 'waiting game'. *Ethology*, 104:821-840.
- Fisher RA (1958). *The Genetical theory of natural selection* (2^e éd.). New York, NY: Dover.
- Frank SA (1990). Sex allocation theory for birds and mammals, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:13-55.
- Fretwell SD, Lucas HL (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19:16-36.
- Galis F, van Alphen JJM (1981). Patch time allocation and search intensity of *Asobara tabida* Nees (Brachonidae), a larval parasitoid of *Drosophila*. *Netherlands Journal of Zoology*, 31:596-611.
- Godfray HCJ (1994). *Parasitoids: Behavioural and evolutionary ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Goodenough J, McGuire B, Jakob E (2010). *Perspectives on animal behaviour* (3^e éd.). États-Unis: John Wiley & Sons.
- Goubault M, Outreman Y, Poinso D, Cortesero AM (2005). Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*, 16:693-701.

- Griffiths NT, Godfray HCJ (1988). Local mate competition, sex ratio and clutch size in bethylid wasps. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22:211-217.
- Haccou P, van Alphen JJM (2008). Competition and asymmetric wars of attrition in insect parasitoids. Dans: Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen JJM (dir.), *Behavioural ecology of insect parasitoids: From theoretical approaches to field application* (1^{ère} éd., pp. 193-211). Oxford, GB: Blackwell Publishing Ltd.
- Hamelin F, Bernhard P, Nain P, Wajnberg E (2007a). Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times: 1. Scramble competition. Dans: Jørgensen S, Quincampoix M, Vincent TL (dir.), *Annals of the international society of dynamic games: Advances in dynamic game theory* (Vol. 9, p. 327-348). Basel, Suisse: Birkhäuser.
- Hamelin F, Bernhard P, Shaiju AJ, Wajnberg E (2007b). Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times: 2. Interference competition. Dans: Jørgensen S, Quincampoix M, Vincent TL (Dir.), *Annals of the international society of dynamic games: Advances in dynamic game theory* (Vol. 9, p. 349-365). Basel, Suisse: Birkhäuser.
- Hamilton WD (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7:17-52.
- Hamilton WD (1967). Extraordinary sex ratios. *Science*, 156:477-488.
- Hardy IC (1992). Non-binomial sex allocation and brood sex ratio variances in the parasitoid Hymenoptera. *Oikos*, 65:143-158.

- Harvey JA, Poelman EH, Tanaka T (2013). Intrinsic inter-and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology*, 58:333-351.
- Hassan SA (1993). The mass rearing and utilization of *Trichogramma* to control lepidopterous pests: Achievements and outlook. *Pesticide Science*, 37:387–391.
- Hassell MP (1971). Mutual interference between searching insect parasites. *Journal of Animal Ecology*, 40:473-486.
- Ikawa T, Okabe H (1985). Regulation of egg number per host to maximize the reproductive success in the gregarious parasitoid, *Apanteles glomeratus* L. (Hymenoptera: Braconidae). *Applied Entomology and Zoology*, 20:331-339.
- Iwasa Y, Higashi M, Yamamura N (1981). Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*, 117:710-723.
- Jervis MA, Ellers J, Harvey JA (2008). Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. *Annual Review of Entomology*, 53:361-385.
- Khidr SK, Mayes S, Hardy IC (2013). Primary and secondary sex ratios in a gregarious parasitoid with local mate competition. *Behavioral Ecology*, 24:435-443.
- Kraft TS, van Nouhuys S (2013). The effect of multi- species host density on superparasitism and sex ratio in a gregarious parasitoid. *Ecological Entomology*, 38:138-146.
- Krebs JR, Davies NB (1997). The evolution of behavioural ecology. Dans: Krebs JR, Davies NB (dir.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (4^e éd., p. 3-12). Sunderland, MA : Blackwell Publishing.

- Lebreton S (2009). *Stratégies de ponte en situation de compétition chez une guêpe parasitoïde* (Thèse de Doctorat). Université François Rabelais-Tours.
- Le Lann C, Outreman Y, van Alphen JJM, Krespi L, Pierre JS, van Baaren J (2008). Do past experience and competitive ability influence foraging strategies of parasitoids under interspecific competition? *Ecological Entomology*, 33:691-700.
- Le Lann C, Outreman Y, van Alphen JJM, van Baaren J (2011). First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behavioral Ecology*, 22:101-107.
- Li L (1994). Worldwide use of *Trichogramma* for biological control on different crops: a survey. Dans: Wajnberg E, Hassan SA (dir.), *Biological control with egg parasitoids* (p. 37-53). Oxon, UK: CAB International.
- Li C, Roitberg BD, Mackauer M (1993). Patch residence time and parasitism of *Aphelinus asychis*: a simulation model. *Ecological Modeling*, 69:227-241.
- Lizé A, Khidr, SK, Hardy ICW (2012). Two components of kin recognition influence parasitoid aggression in resource competition. *Animal Behaviour*, 83:793-799.
- Louâpre P (2011). De la plante à l'homme via les parasitoïdes : comment décider sans calculer? (Thèse de doctorat). Université de Rennes 1.
- Louâpre P, van Alphen JJM, Pierre JS (2010). Humans and Insects decide in similar ways. *PLoS ONE*, 5(12): e14251. doi:10.1371/journal.pone.0014251.
- Luck RF, Podoler H, Kfir R (1982). Host selection and egg allocation behaviour by *Aphytis melinus* and *A. lingnanensis*: comparison of two facultatively gregarious parasitoids. *Ecological Entomology*, 7:397-408.

- Luck RF, Janssen JAM, Pinto JD, Oatman ER (2001). Precise sex allocation, local mate competition, and sex ratio shifts in the parasitoid wasp *Trichogramma pretiosum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49:311-321.
- Magdaraog PM, Harvey JA, Tanaka T, Gols R (2012). Intrinsic competition among solitary and gregarious endoparasitoid wasps and the phenomenon of ‘resource sharing’. *Ecological Entomology*, 37:65-74.
- Martel V, Boivin G (2004). Impact of competition on sex allocation by *Trichogramma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 111:29-35.
- Martel V, Wajnberg E, Boivin G (2008). Patch time allocation in male parasitoids. *Ecological Entomology*, 33:608-613.
- Maynard Smith, J (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47:209-221.
- McNamara JM, Houston AI (1985). Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, 117:231-249.
- Mills N (2010). Egg parasitoids in biological control and integrated pest management. Dans : Cònsoli FL, Parra JRP, Zucchi RA (dir.), *Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma* (Vol. 9 p. 389-411) Springer Science and Business Media.
- Minkenbergh OP, Tatar M, Rosenheim JA (1992). Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos*, 65:134-142.
- Mohamad R, Monge JP, Goubault M (2012). Wait or fight? Ownership asymmetry affects contest behaviors in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 23:1330-1337.

- Mohamad R, Wajnberg E, Monge JP, Goubault M (2015). The effect of direct interspecific competition on patch exploitation strategies in parasitoid wasps. *Oecologia*, 177:305-315.
- Møller AP (1990). Male tail length and female mate choice in the monogamous swallow *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 39:458-465.
- Montoya P, Cancino J, Pérez-Lachaud G, Liedo P (2011). Host size, superparasitism and sex ratio in mass-reared *Diachasmimorpha longicaudata*, a fruit fly parasitoid. *BioControl*, 56:11-17.
- Nonacs P (2001). State dependent behavior and the marginal value theorem. *Behavioral Ecology*, 12:71-83.
- Ode PJ, Heinz KM (2002). Host-size-dependent sex ratio theory and improving mass-reared parasitoid sex ratios. *Biological Control*, 24: 31-41.
- Ode PJ, Hunter MS (2002). Sex ratios of parasitic hymenoptera with unusual life histories. Dans: Hardy ICW (dir.), *Sex ratios: concepts and research methods* (1^{ère} éd., p.218-234). Cambridge, GB: Cambridge University Press.
- Ohno K (1999). Brood guarding in *Trissolcus basalis* (Watanabe) (Hymenoptera : Scelionidae), an egg parasitoid of the brown-winged Green Bug, *Plautia crossata stali* Scott (Heteroptera : Pentatomidae). *Entomological Science*, 2:41-47.
- Pérez-Lachaud G, Hardy IC, Lachaud JP (2002). Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, 25:231-238.

- Pierre JS, van Baaren J, Boivin G (2003). Patch leaving decision rules in parasitoids: do they use sequential decisional sampling?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54:147-155.
- Pierre JS, Masson JP, Wajnberg E (2012). Patch leaving rules: a stochastic version of a well known deterministic motivational model. *Journal of Theoretical Biology*, 313:1-11.
- Pinto JD (2006). A review of the New World genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). *Journal of Hymenopteran Research*, 15:38-163.
- Rapport DJ, Turner JE (1977). Economic models in ecology. *Science*, 195:367-373.
- Richardson CH (1926). A physiological study of the growth of the Mediterranean flour moth (*Ephestia kuehniella* Zeller) in wheat flour. *Journal of Agricultural Research*, 32:895-929.
- Roitberg BD, Boivin G, Vet LEM (2001). Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. *The Canadian Entomologist*, 133:429-438.
- Salt G (1937). The sense used by Trichogramma to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B (Biological Sciences)*, 122:57-75.
- Schoener TW (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122: 240-285.
- Seger J, Stubblefield JW (2002). Models of sex ratio evolution. Dans: Hardy ICW (dir.), *Sex ratios: Concepts and research methods* (1^{ère} éd., p. 2-25). Cambridge, GB: Cambridge University Press.

- Shuker DM, Pen I, Duncan AB, Reece SE, West SA (2005). Sex ratios under asymmetrical local mate competition: theory and a test with parasitoid wasps. *The American Naturalist*, 166:301-316.
- Shuker DM, Pen I, West SA (2006). Sex ratios under asymmetrical local mate competition in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. *Behavioral Ecology*, 17:345-352.
- Sibly RM, Calow P (1985). Classification of habitats by selection pressures: a synthesis of life-cycle and *r/k* theory. Dans: Sibly RM, Smith RH (dir.) *Behavioural ecology* (1^{ère} éd., p. 75-90). Oxford, GB: Blackwell Scientific Publications.
- Sjerps M, Haccou P (1994). Effects of competition on optimal patch leaving: a war of attrition. *Theoretical Population Biology*, 46:300-318.
- Smith SM (1996). Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology*, 41:75-406.
- Somjee U, Ablard K, Crespi B, Schaefer PW, Gries G (2011). Local mate competition in the solitary parasitoid wasp *Ooencyrtus kuvanae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65:1071-1077.
- Stephens DW (2007). Models of information use. Dans: Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC (dir.) *Foraging: behaviour and ecology* (1^{ère} éd., p. 31-58). Chicago, IL: The University of Chicago Press Ltd.
- Stephens DW, Krebs JR (1986). *Foraging theory*. (1^{ère} éd.) Princeton, New Jersey, Princeton University Press.

- Stokkebo S, Hardy IC (2000). The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 59:1111-1118.
- Strand MR, Vinson SB (1982). Behavioral response of the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* to a kairomone. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31:308-315.
- Taylor PD (1981). Intra-sex and inter-sex sibling interactions as sex ratio determinants. *Nature*, 291:64-66.
- Taylor PD, Bulmer MG (1980). Local mate competition and the sex ratio. *Journal of Theoretical Biology*, 86:409-419.
- Tenhumberg B, Keller MA, Possingham HP, Tyre AJ (2001). Optimal patch-leaving behaviour: a case study using the parasitoid *Cotesia rubecula*. *Journal of Animal Ecology*, 70:683-691.
- Vinson SB (1976). Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21:109-133.
- Vinson SB, Hegazi EM (1998). A possible mechanism for the physiological suppression of conspecific eggs and larvae following superparasitism by solitary endoparasitoids. *Journal of Insect Physiology*, 44:703-712.
- Visser ME, van Alphen JJM, Nell HW (1990). Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of the number of parasitoids depleting a patch. *Behaviour*, 113: 21-36.
- Visser ME, Driessen G (1991). Indirect mutual interference in parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology*, 41:214-227.

- Visser ME, van Alphen JJM, Hemerik L (1992). Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *Journal of Animal Ecology*, 61:93-101.
- Vos M, Hemerik L, Vet LEM (1998). Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi- patch environments with different host distributions. *Journal of Animal Ecology*, 67:774-783.
- Waage JK (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 48:353-371.
- Waage JK, Lane JA (1984). The reproductive strategy of a parasitic wasp: II. Sex allocation and local mate competition in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*, 53:417-426.
- Waage JK, Ming NS (1984). The reproductive strategy of a parasitic wasp: I. optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*, 53:401-415.
- Wajnberg E (2006). Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60:589-611.
- Wajnberg E, Rosi MC, Colazza S (1999). Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, 68:121-133.
- Wajnberg E, Fauvergue X, Pons O (2000). Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, 11:577-586.
- Wajnberg E, Bernhard P, Hamelin F, Boivin G (2006). Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60:1-10.

- Wang XG, Messing RH (2003). Foraging behaviour and patch time allocation by *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae), an egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies. *Journal of Insect Behavior*, 16:593-612.
- Weber CA, Smilanick JM, Ehler LE, Zalom FG (1996). Ovipositional behavior and host discrimination in three scelionid egg parasitoids of stink bugs. *Biological Control*, 6:245-252.
- Werren JH (1983). A model for sex ratio selection in parasitic wasps: local mate competition and host quality effects. *Netherlands Journal of Zoology*, 34:81-96.
- Wogin MJ (2011). *Competition between parasitoids of the cabbage seedpod weevil: effects on sex ratios and consequences for biological control* (Mémoire de maîtrise inédit). Simon Fraser University.
- Yamada Y (1988). Optimal use of patches by parasitoids with a limited fecundity. *Researches on Population Ecology*, 30:235-249.
- Yamamura N, Tsuji N (1987). Optimal patch time under exploitative competition. *The American Naturalist*, 129:553-567.

