



HAL
open science

Repulse, Attract & Reward: Peut-on combiner des leviers directs et indirects pour repousser le puceron cendré du pommier tout en attirant et en favorisant ses ennemis naturels ?

Angela Campos

► To cite this version:

Angela Campos. Repulse, Attract & Reward: Peut-on combiner des leviers directs et indirects pour repousser le puceron cendré du pommier tout en attirant et en favorisant ses ennemis naturels ?. Sciences du Vivant [q-bio]. 2024. dumas-04738292

HAL Id: dumas-04738292

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04738292v1>

Submitted on 15 Oct 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'Institut Agro Rennes-Angers

Site d'Angers Site de Rennes

Année universitaire : 2023-2024 Spécialité : Horticulture Spécialisation (et option éventuelle) : Ingénierie des Productions et des Produits de l'Horticulture (I2PH)	Mémoire de fin d'études <input checked="" type="checkbox"/> d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement) <input type="checkbox"/> de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement) <input type="checkbox"/> de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2) <input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)
--	---

Repulse, Attract & Reward : Peut-on combiner des leviers directs et indirects pour repousser le puceron cendré du pommier tout en attirant et en favorisant ses ennemis naturels ?



Par : Angela CAMPOS

Soutenu à Angers le 04/09/2024

Devant le jury composé de :

Président : M. CRESPEL Laurent

Autres membres du jury : M. FUENTES Eduardo

Maîtres de stage : M. JALOUX Bruno et Mme. ANTON Sylvia.

Enseignants référents : M. CANNAVO Patrice.

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle de l'Institut Agro Rennes-Angers

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation «Patrimoine-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France» disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



REMERCIEMENTS

J'adresse mes sincères remerciements :

A mes maîtres de stage, Sylvia et Bruno, pour leur soutien précieux, leurs conseils et leur patience tout au long de cette expérience. Votre bienveillance et vos précieux conseils resteront gravés dans ma mémoire et guideront mon parcours professionnel. Merci beaucoup pour cette opportunité et pour tout ce que vous avez fait pour moi.

A Thierry et Christelle, pour avoir toujours des idées créatives pour résoudre chaque difficulté, pour leurs soins engagés avec les plantes et les insectes et pour être toujours à l'écoute pour m'aider.

A mes enseignants référents, Patrice et Eduardo, pour leurs conseils dans la mise en forme de ce rapport.

Aux professeurs de statistiques de l'Institut Agro, Angéline et Pierre, pour leur engagement à m'apprendre tout ce que je ne savais pas sur les statistiques.

A la directrice d'école de l'Université de Talca, Gabriela, pour m'avoir motivée, inspirée et donné la confiance que tout se passerait bien dans ce processus de double diplôme.

Au professeur Fermin de l'Université de Talca, pour m'avoir guidé tout au long de ces années d'université et m'avoir accompagné dans la prise de cette sage décision.

A ma camarade de classe à l'Institut Agro, Laurina, pour m'avoir enseigné d'innombrables choses avec toute la patience du monde, pour ses mots d'encouragement dans les moments où j'avais l'impression de ne plus pouvoir continuer et pour avoir fondé le club Logiciel qui m'a tellement aidée à comprendre R.

À mon ami Sayed, pour avoir vécu presque tout ce processus avec moi. Pour avoir été là non seulement dans les bons moments, mais aussi dans les moments plus difficiles.

À ma collègue et amie de l'université de Talca, Teresa, avec qui j'ai partagé les difficultés et les joies de la vie universitaire.

À mon amie d'âme, Daniela, pour son écoute, sa joie contagieuse et ses blagues rapides qui ont égayé mes journées.

A ma mère et mon père, pour m'avoir toujours fait confiance, pour m'avoir encouragé, pour avoir été là inconditionnellement.

Enfin, je tiens à remercier tous ceux qui, par leurs gestes, leurs efforts et leurs mots d'encouragement, m'ont permis de terminer cette merveilleuse étape.

TABLE DE MATIÈRES

TABLEAUX.....	6
TABLE DE FIGURES.....	6
SIGLES ET ACRONYMES.....	7
GLOSSAIRE.....	8
1. INTRODUCTION.....	9
1.1. Objectifs.....	11
2. ÉTAT DE L'ART.....	11
2.1. Plantes de service.....	11
2.1.1. Tagète.....	13
2.1.2. Basilic.....	14
2.1.3. Féverole.....	15
2.2. Stimulateurs de défense.....	15
2.3. Attract and Reward.....	16
2.4. Parasitoïdes étudiés.....	17
2.4.1. Généralités.....	17
2.4.2. Cycle de vie.....	18
2.4.3. Spécificités inter espèces.....	19
3. MATERIELS ET METHODES.....	20
3.1. Matériel biologique.....	20
3.1.1. Espèces végétales.....	20
3.1.2. Guêpes parasitoïdes.....	21
3.2. Test de longévité.....	22
3.3. Expériences de comportement.....	24
3.3.1. Stimuli olfactifs.....	26
3.4. Analyses statistiques.....	26
3.4.1. Test de longévité.....	26
3.4.2. Expériences de comportement.....	27
4. RESULTATS.....	28
4.1. Test de longévité.....	28
4.1.1. Analyse de survie.....	28
4.1.2. Influence de la taille de la femelle sur la longévité.....	30
4.1.3. Attraction des parasitoïdes pour l'odeur du pommier traité à l'ASM.....	32
5. DISCUSSION.....	33
5.1. Survie des parasitoïdes en fonction de l'accès aux ressources nutritives.....	33
5.2. Orientation des parasitoïdes face à des stimuli olfactifs.....	34

5.3.	Limites de l'étude	35
5.4.	Effet systémique des stratégies complémentaires	36
6.	CONCLUSION ET PERSPECTIVES	37
7.	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	38
7.1.	Bibliographie	38
7.2.	Sitographie.....	50

TABLEAUX

Tableau 1.	Résumé d'espèces végétales utilisées.	20
Tableau 2.	Résumé des répétitions d'expériences de longévité	26
Tableau 3.	Synthèse du nombre de répétitions pour l'expérience d'olfactométrie.	28

TABLE DE FIGURES

Figure 1.	Classification des biocontrôles des plantes de service (à partir de Djian-Caporalino et al. 2020 ; Parker et al. 2013).	12
Figure 2.	Coupe transversale de la fleur <i>T. patula</i> . Pris le 13/08/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Angela Campos.....	14
Figure 3.	Nectaires de basilic entourant les ovules. Les structures vertes situées sous les nectaires sont les sépales. Les pétales ont été enlevés. Pris le 12/07/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Camille Faber.	14
Figure 4.	Section longitudinale de la fleur de féverole indiquant la localisation du nectaire floral (d'après Ferraguena, Refeh 2018).	15
Figure 5.	Schéma de mécanisme d'induction de la résistance. RSA : résistance systématique acquise (illustration d'Angela Campos, d'après le schéma de (War et al. 2012)).	16
Figure 6.	Schéma conceptuel de la stratégie Attract and Reward chez le pommier, qui incorpore l'Acybenzolar S Metyl comme stimulateur de défense, pour induire l'attraction des parasitoïdes et des plantes de service (féverole, tagète et basilic) pour fournir une récompense (illustration fait par Angela Campos).	17
Figure 7.	Groupes de spécificité des guêpes parasitoïdes Aphidiinae en fonction de leur gamme d'hôtes. 1) une seule espèce hôte, 2) deux espèces ou plus du même genre de pucerons, 3) des espèces de deux genres ou plus de la même sous-famille de pucerons, 4) Des espèces de deux genres ou plus de deux sous-familles ou plus de la même famille de pucerons, 5) Des espèces de plusieurs genres de deux familles de pucerons ou plus (illustration d'Angela Campos avec les informations de Žikić, Lazarević, Milošević 2017).....	18
Figure 8.	Cycle de vie d'un hyménoptère parasitoïde (d'après Turpeau, Hullé, Chaubet 2011b).	19
Figure 9.	Processus de préparation des femelles accouplées. Les flèches violettes indiquent le flux d'individus d'une étape à l'autre. Les flèches rouges indiquent comment différencier les femelles des mâles (illustration par Angela Campos).	22

Figure 10. Système clip-cage sur une fleur de <i>T. patula</i> . Pris le 06/05/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Angela Campos.	23
Figure 11. Mesures de la taille du tibia (en graduations). 1 graduation = 0,25 mm. Pris le 03/06/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Angela Campos.	23
Figure 12. Configuration de l'olfactomètre à quatre voies utilisées pour les essais comportementaux. Les flèches bleues indiquent la direction du flux d'air (d'après Luquet et al., 2019).	24
Figure 13. Pipette avec du papier filtre à l'intérieur de la seringue (illustration par Angela Campos).	24
Figure 14. Schéma du système de cloches utilisées pour l'analyse d'olfactométrie avec les pommiers entiers sur l'attraction des parasitoïdes (illustration par Angela Campos).	25
Figure 15. Probabilité de survie de l'espèce <i>A. ervi</i> . La ligne pour chaque modalité indique la moyenne, et la zone de même couleur que la ligne représente l'intervalle de confiance.	29
Figure 16. Probabilité de survie de l'espèce <i>A. matricariae</i> . La ligne pour chaque modalité indique la moyenne, et la zone de même couleur que la ligne représente l'intervalle de confiance.	29
Figure 17. Survie en fonction de la longueur de tibia de l'espèce <i>A. ervi</i>	30
Figure 18. Survie en fonction de la longueur de tibia de l'espèce <i>A. matricariae</i>	30
Figure 19. Survie en fonction de la longueur du tibia en tenant compte des modalités pour <i>A. ervi</i>	31
Figure 20. Survie en fonction de la longueur du tibia en tenant compte des modalités pour <i>A. matricariae</i>	31
Figure 21. Distribution du temps passé (secondes) dans les différentes zones par traitement pour l'espèce <i>A. ervi</i> . Les barres indiquent l'erreur standard.	32
Figure 22. Distribution de temps passé (secondes) dans les différentes zones par traitement pour l'espèce <i>A. matricariae</i> . Les barres indiquent l'erreur standard.	32
Figure 23. Distribution de temps passé (secondes) dans les différentes zones par traitement pour l'espèce <i>E. persicae</i>	33

SIGLES ET ACRONYMES

ASM : Acybenzolar S Metyl

COV : Composés Organiques Volatiles.

HIPV : Volatiles végétaux induits par les herbivores (de l'anglais Herbivore Induced Plant Volatiles).

PCP : Puceron cendré du pommier.

PdS : Plantes de service.

RSA : Résistance Systématique Acquise.

SDP : Stimulateurs de Défense des plantes.

GLOSSAIRE

Immunité écologique : étudie l'influence des facteurs environnementaux, biotiques et abiotiques, sur l'immunité des organismes vivants (Martin, Hawley, Ardia 2011).

Parasitoïdes : sont insectes dont le stade larvaire parasite se développe en se nourrissant du corps d'un autre arthropode hôte [5].

Plantes de service (PdS) : ensemble d'espèces végétales cultivées, ayant pour objectif d'améliorer des fonctions de l'agroécosystème, sans vocation à être récoltées ou pâturées (Jouhet et al. 2022).

1. INTRODUCTION

Face aux famines passées et à l'exode rural, l'agriculture s'est intensifiée, entraînant une dépendance croissante aux produits agrochimiques, qui ont rapidement révélé des effets négatifs sur l'écosystème et la santé humaine (Pingali 2012; Ramírez 2020). Cette situation a également conduit à une réduction de la biodiversité (Chandrakumara, Ishwaryalakshmi, Dhillon 2023). Pour y remédier, la diversification des cultures, avec des plantes multiservices comme la féverole (*Vicia faba*) (Linneo, 1753) (Asteraceae), est proposée pour améliorer la durabilité agricole (Köpke, Nemecek 2010; Karkanis et al. 2018). Cependant, il est crucial de sélectionner ces plantes avec soin pour maximiser les bénéfices écologiques tout en minimisant les impacts négatifs (Dassou, Tixier 2016; Djian-Caporalino et al. 2020). En synthèse, il est nécessaire de passer d'un paradigme de cultures uniformes à des cultures diversifiées et repenser le système agricole vers une agriculture de plus en plus durable (Frison 2016).

Ce nouveau paradigme passe notamment par le renforcement du système de défense de la plante, dans le but de réduire l'utilisation d'intrants externes. Les défenses des plantes englobent des mécanismes internes et environnementaux visant à prévenir ou atténuer les effets des agressions, regroupés sous le concept d'immunité écologique (Pérez-Clemente et al. 2012; Vlot et al. 2021 ; Gong, Zhang 2014). Les mécanismes de défense des plantes sont généralement classés selon différentes catégories : défenses directes et indirectes ou constitutives et induites (Zavala 2010 ; Gong, Zhang 2014). Les défenses directes comme la production de composés toxiques, répulsifs, anti-appétents, ou inhibiteurs de ponte, affectent défavorablement la préférence des insectes pour elles (Howe, Schaller 2008). Les défenses indirectes n'ont pas en elles-mêmes d'effet sur les herbivores, mais favorisent des organismes antagonistes des ravageurs, par exemple, par la production de nectar extrafloral et de composés volatils attractifs végétaux induits par les herbivores (HIPV) (Aljory, Chen 2018). Les défenses constitutives sont toujours exprimées par les plantes, même en l'absence d'attaque ou de stress (Kaplan et al. 2008 ; Preisser et al. 2007 ; Gong, Zhang 2014). Elles sont préventives et permettent une réponse rapide dès l'attaque. Les défenses induites sont mises en œuvre en réponse à l'attaque d'un herbivore ou d'un pathogène, après l'activation d'un système de reconnaissance et d'une cascade de réactions physiologiques et hormonales (Karban, Myers 1989). Elles présentent un certain retard, mais permettent de n'investir dans la défense que lorsque celle-ci est nécessaire. Leur activation peut être réalisée par l'application de un stimulateur de défense des plantes (SDP) (Warneys et al. 2018 ; Lefevre, Bauters, Gheysen 2020). Toutes ces réponses de la part des plantes sont effectuées à l'échelle individuelle (Gong, Zhang 2014). L'immunité des plantes fait aussi intervenir des mécanismes supra-individuels, intra ou interspécifiques (Tahvanainen, Root 1972). Cette résistance par association peut être renforcée par la communication entre plantes, par le biais des métabolites secondaires qu'une plante libère après avoir été attaquée et qui est perçue par d'autres plantes (War et al. 2012). Tous ces mécanismes basés sur l'immunité écologique et la résistance par association peuvent être exploités pour concevoir des systèmes plus résilients, optimisant les défenses de plantes et diminuant la dépendance des systèmes de culture aux intrants (Klingauf 1988; Jiménez 2009). Ainsi, la stratégie « Attract and reward» combine l'attraction des ennemis naturels avec la diffusion de HIPV (Khan et al. 2016; Pålsson et al. 2022).

C'est dans ce cadre conceptuel que le projet CapZéroPhyto a été initié, pour identifier plusieurs leviers basés sur les défenses des plantes et les combinaisons les plus efficaces, pour concevoir des systèmes de culture moins dépendants des produits phytosanitaires. L'une des cibles de ce projet est le puceron cendré du pommier, *Dysaphis plantaginea* (Passerini, 1860) (Hemiptera :Aphididae), dont le contrôle nécessite l'application de traitements phytosanitaires particulièrement néfastes pour la biodiversité (Chandrakumara, Ishwaryalakshmi, Dhillon 2023; Ahmed, Al-khazraji 2024). L'unité PSH d'Avignon, partenaire du projet a ainsi identifié des plantes de service répulsives pour le puceron cendré qui peuvent également produire, durant la floraison, du nectar pour alimenter les ennemis naturels (Rizzi 2022). La tagète (*T. patula*) et le basilic (*O. basilicum*) sont décrits dans la littérature comme des sources de nectar efficaces pour plusieurs espèces de parasitoïdes dans différents systèmes (Maćukanović, Rančić, Dajić 2007 ; Rahat et al. 2005). En 2023, une étude préliminaire a conduit au développement d'un protocole, pour étudier l'influence de la présence de ressources florales de basilic et de tagète sur la survie des guêpes parasitoïdes (Mardoc 2023). D'autre part, l'Institut de Recherche en Horticulture et Semences (IRHS) a mis en évidence la production des composés organiques volatiles (COV) par le pommier traité avec un SDP et ces composés, se sont révélés répulsifs pour le puceron cendré du pommier (PCP) (Warneys et al. 2018). Parmi ces COV, certains sont connus dans la littérature comme attractifs pour les ennemis naturels, et notamment les parasitoïdes (Sutherland, Hutchins 1972 ; Mumm, Hilker 2005 ; Liu, Matsuyama, Kainoh 2019). Le puceron cendré du pommier est l'hôte de plusieurs parasitoïdes, certains généralistes comme *Aphidius matricariae* (Haliday, 1834) (Braconidae : Aphidiinae), certains spécialistes comme *Ephedrus persicae* (Froggatt, 1904) (Braconidae : Aphidiinae) (Blackman, Eastop 1994).

Les effets directs sur les ravageurs sont faibles et ne peuvent à eux seuls constituer une solution alternative aux produits phytosanitaires. Il est cependant possible que ces leviers aient également un effet indirect positif sur les ennemis naturels. La combinaison de plusieurs effets partiels complémentaires pourrait présenter une additivité voire une synergie et constituer une solution efficace et économiquement réaliste. Il est essentiel d'évaluer globalement ces mécanismes pour déterminer s'ils peuvent, au-delà de leurs effets directs sur les ravageurs, bénéficier aux ennemis naturels et permettre la mise en place d'une stratégie « Attract and Reward », qui attirerait ces ennemis grâce à la production de HIPV par les SDP et leur fournirait des ressources alimentaires. La problématique de cette étude est donc :

Les plantes de service et les stimulateurs de la défense des plantes sélectionnés pour leur effet direct sur le puceron cendré permettent-ils d'attirer et d'augmenter les performances des parasitoïdes ?

Nous faisons l'hypothèse que l'une ou l'autre espèce de plante, basilic et tagète, pourrait fournir une source de nectar accessible et efficace aux parasitoïdes du puceron cendré du pommier (PCP), et que cette accessibilité dépendrait de la taille de la corolle et de la taille du parasitoïde. D'autre part, nous faisons l'hypothèse que les parasitoïdes seront attirés par l'odeur des pommiers, surtout lorsqu'ils sont attaqués, ce qui est simulé par la stimulation avec l'Acibenzolar-S-méthyl (ASM). Cette attirance dépendra du degré de spécialisation de l'espèce parasitoïde pour le PCP.

Pour évaluer si les plantes de service et de SDP permettent d'attirer et d'augmenter les performances des parasitoïdes du PCP, nous avons développé une approche de test d'attraction en olfactomètre quatre voies de différentes espèces de parasitoïdes pour des

pommiers traités avec un stimulateur de défense ou non. Concernant la capacité de plantes de service de fournir des ressources nutritives accessibles aux parasitoïdes, nous avons choisi un test de survie en conditions contrôlées grâce au dispositif clip cage.

1.1. Objectifs

Objective général :

Évaluer les potentiels mécanismes de défenses indirectes de deux actions de stimulation de la défense des plantes et de résistance par association conçues pour leur action sur les défenses directes.

Déterminer la capacité de plantes de service sélectionnées pour leur pouvoir répulsif pour *D. plantaginea* à fournir en plus une source de nectar pour les ennemis naturels.

Objectifs spécifiques :

- Vérifier, par des expériences comportementales, que les parasitoïdes sont attirés par les COV individuels et les plantes entières de pommier, en fonction de leur degré de spécialisation pour le puceron cendré du pommier (*D. plantaginea*), surtout lorsque la plante est stimulée. L'attraction pourrait varier selon le degré de spécialisation des espèces d'ennemis naturels considérés.
- Étudier, au travers de tests de longévité, l'efficacité des plantes de service ayant un effet répulsif sur les pucerons, à la fourniture de ressources florales aux parasitoïdes.
- Envisager l'intégration de cette méthode alternative innovante de protection dans le système de culture. Identifier les contraintes, les conditions de mise en œuvre et les conséquences sur les pratiques de gestion.

2. ÉTAT DE L'ART

2.1. Plantes de service

Les plantes de service (PdS) sont l'une des composantes de la transition agroécologique actuelle, qui vise à réduire l'utilisation des pesticides par une diversification contrôlée des systèmes de culture (Castella et al. 2022). Leur intérêt réside dans les services écosystémiques qu'elles peuvent fournir [13], comme la fixation d'azote (Sierra, Tournebize 2019; Fagan et al. 2014), la lutte contre les bioagresseurs (Parolin et al. 2012 ; Gong et al. 2024), la favorisation des ennemis naturels et des pollinisateurs (Laffon et al. 2022 ; Gong et al. 2024), l'amélioration de la qualité du sol (Franck 1983), la compétition avec les mauvaises herbes (Pickett et al. 2010), etc. Il existe des plantes qui ont la capacité de fournir plusieurs services écosystémiques, nommées « multiservices », car elles remplissent plusieurs rôles (Djian-Caporalino et al. 2020).

Les PdS peuvent cumuler plusieurs mécanismes de biocontrôle directs, perturbant le bioagresseur ou son interaction avec la plante, et indirects, en favorisant des organismes

antagonistes du bioagresseur visé (Djian-Caporalino et al. 2020 ; Parker et al. 2013), résumé dans la **Figure 1**.

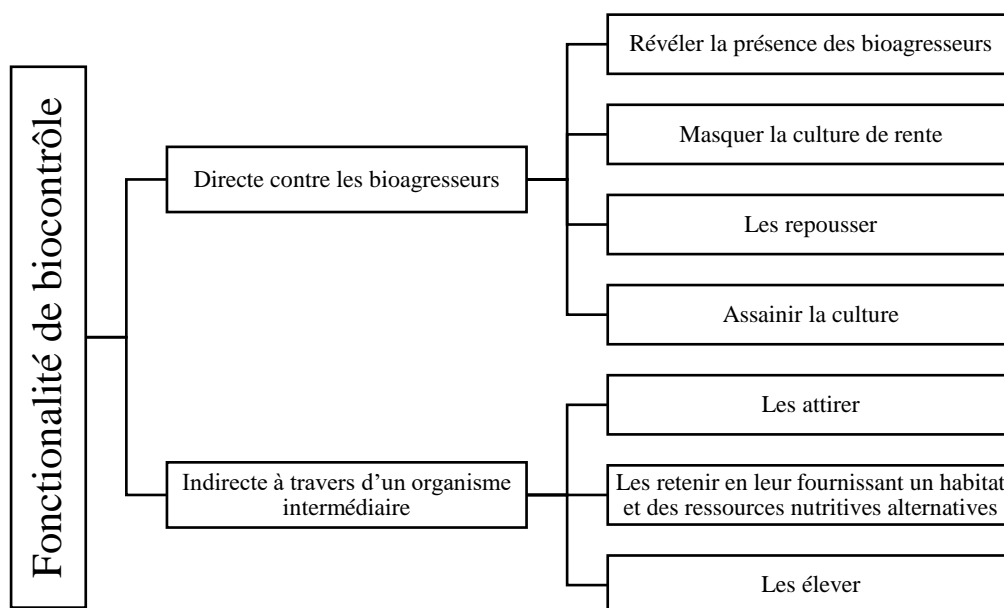


Figure 1. Classification des biocontrôles des plantes de service (à partir de Djian-Caporalino et al. 2020 ; Parker et al. 2013).

Les mécanismes de biocontrôle directs ont été largement étudiés, principalement le masquage de la culture de rente et la répulsion (Parker et al. 2013; Dardouri 2018; Djian-Caporalino et al. 2020; Castella et al. 2022; Khan et al. 2016; Anton, Cortesero 2022). Les plantes masquantes ont la capacité de perturber la perception ou de modifier le bouquet odorant créé par la culture principale (Parker et al. 2013 ; Anton, Cortesero 2022). Les plantes répulsives produisent des composés volatils perçus par certains insectes qui modifient leur comportement en réponse pour éviter la source d'odeur. De nombreuses plantes, en particulier les plantes aromatiques, ont cette capacité, car les COV qu'elles émettent comprennent des huiles essentielles complexes en forte concentration, qui agissent comme des substances allélochimiques positives et/ou négatives sur les insectes (Regnault-Roger 1997).

Parallèlement à leurs effets allélopathiques, les plantes aromatiques peuvent être récoltées et générer des revenus complémentaires pour les agriculteurs, ce qui compense les pertes de surface ou les baisses de rendement liées à la compétition (pour la lumière, l'eau ou les nutriments du sol) (Golijan, Marković 2018). Au cours des dernières années, leur demande a augmenté, car leurs composés sont respectueux de l'environnement, et ces plantes et les huiles essentielles qu'elles produisent bénéficient d'un intérêt croissant comme alternative aux composés aromatiques synthétiques souvent suspectés d'être dangereux pour la santé (Christaki et al. 2012). La famille des Lamiacées compte un grand nombre d'espèces connues, telles que la menthe, l'origan, le basilic, la lavande, etc. (Dardouri 2018). Une autre famille intéressante de plantes aromatiques est celle des Astéracées, qui comprend le genre *Tagetes* (Tomova, Waterhouse, Doberski 2005).

D'un autre côté, les mécanismes indirects regroupent l'attraction, la rétention, la fourniture de refuges et l'alimentation des ennemis naturels. Cette alimentation peut faire intervenir des proies alternatives au ravageur, ou des ressources complémentaires, comme le nectar ou le pollen (Evans 2009; Lundgren 2009). La fourniture de nectar a

un effet fort sur la survie de plusieurs taxons d'insectes bénéfiques, leur fécondité et leur activité de prédation ou de parasitisme (Letourneau et al. 2011 ; Parker et al. 2013 ; Jones, Koptur, Wettberg 2017 ; Song, Han 2020; Liu et al. 2024).

Le nectar est une solution sucrée produit à partir de la sève phloémienne des plantes. Cette substance est sécrétée dans les nectaires floraux ou extrafloraux (Rogers 1985; Barrera, Nobel 2004). La concentration de solutés dans la solution de nectar varie de 10 à 30 % et se compose principalement de sucres simples tels que le saccharose, le fructose et le glucose et d'environ un pour cent d'acides aminés (Barrera, Nobel 2004). D'un point de vue entomologique et évolutif, le nectar floral est produit par les plantes pour favoriser la visite des insectes pollinisateurs, car il nécessite des pièces buccales spécifiques pour atteindre le fond des corolles (Torres, Galetto 2002; Barrera, Nobel 2004). Pour ce qui est du nectar extrafloral, directement exposé sur divers organes de la plante, sa fonction est de fournir une récompense aux ennemis naturels (Rogers 1985).

L'efficacité des PdS dépend de nombreuses variables, comme le comportement du ravageur, l'arrangement spatial de l'implantation (en bordure, entre les rangs ou mélangées à la culture d'intérêt) qui détermine la distance entre la culture d'intérêt, la plante de service et la combinaison d'espèces (Jouhet et al. 2022 ; Parker et al. 2013). Ces paramètres doivent donc être évalués pour déterminer l'arrangement optimal. Dans le cas contraire, le service risque d'être perturbé, ce qui pourrait avoir des conséquences néfastes, telles que l'attraction de ravageurs vers la culture cible ou l'éloignement d'insectes bénéfiques (Djian-Caporalino et al. 2020). Pour cette raison, il est nécessaire d'étudier plus en profondeur chaque espèce à utiliser, afin de recueillir le plus d'informations possibles. Dans cette étude, les plantes de service considérées sont la tagète (*Tagetes patula*) (Linneo, 1753) (Asteraceae) et le basilic (*Ocimum basilicum*) (Linneo, 1753) (Lamiaceae).

2.1.1. Tagète

La tagète (*Tagetes patula* L.) (Asteraceae : Asteroideae) est une plante annuelle au feuillage compact, produisant des fleurs de couleur jaune, orange ou rouge-brun arrangées en petits capitules (Neri et al. 2012). Cette espèce a une distribution cosmopolite ([6], Tomova, Waterhouse, Doberski 2005). Elle produit des COV et des composés chimiques dans tous ses organes (Singh, Laishram 2011), surtout dans les fleurs (Souza et al. 2021). En raison de cette caractéristique, elle est utilisée comme plante ornementale et médicinale, ainsi que comme une plante ayant des effets pesticides, nématocides et fongicides (Bano et al. 2002 ; Tomova, Waterhouse, Doberski 2005 ; Singh, Laishram 2011). Les inflorescences contiennent trente et un COV, dont le principal est la tagétone. De plus, les racines contiennent des composés chimiques appartenant aux thiophènes, qui sont responsables de l'effet nématocide (Singh, Laishram 2011). Leur concentration est cinq à sept fois plus élevée que dans le reste des organes de la plante (Jacobs et al. 1994).

Son inflorescence groupée en un capitule (**Figure 2**). Les fleurs de l'anneau extérieur sont ligulées et celles du disque intérieur sont tubulaires (Braun 2020). Elles sont visitées par de nombreuses espèces d'insectes, comme les abeilles et les papillons (Corbet 2000; Gurung, Koju, Koju 2020). Les nectaires, comme pour toutes les espèces de la sous famille des Asteroideae sont situés à la base du tube floral entourant le style,

au-dessus de l'ovaire inférieur, formant un anneau de tissu nectarifère (Braun 2020). Cependant, des traces de nectar peuvent être retrouvées au-dessus des insertions des étamines (Corbet 2000).



Figure 2. Coupe transversale de la fleur *T. patula*. Pris le 13/08/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Angela Campos.

2.1.2. Basilic

Le basilic (*Ocimum basilicum* L.) (Lamiaceae) est une plante aromatique, ornementale et médicinale, cultivée dans diverses parties du monde (Baritoux et al. 1992; Chwil 2007; Varga et al. 2017). Son cycle de vie est annuel (Bantis, Ouzounis, Radoglou 2016). C'est une plante ramifiée avec des feuilles soyeuses contenant des glandes capables de stocker des huiles essentielles. Les fleurs sont de couleur blanche ou violette et sont disposées en épis terminaux (Gossa et al. 2023). Elles sont groupées en inflorescences et chaque fleur a une corolle bilabée avec un tube infundibuliforme (Medina 2019). Les nectaires sont placés à la base interne de la corolle de la fleur, enveloppant les ovaires (**Figure 3**) (Mačukanović, Rančić, Dajić 2007).



Figure 3. Nectaires de basilic entourant les ovules. Les structures vertes situées sous les nectaires sont les sépales. Les pétales ont été enlevés. Pris le 12/07/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Camille Faber.

Cette plante possède de multiples usages culinaires ou pour l'extraction d'huiles essentielles à valeur commerciale (Varga et al. 2017 ; Golijan, Marković 2018). En agroécologie, elle est considérée comme une plante fournisseuse de nectar (Zhu et al. 2023), certains diptères, hyménoptères et lépidoptères sont connus pour visiter ses fleurs à la recherche de ressources alimentaires (Raju 1989). Cependant, ce sont les abeilles qui sont les principales visiteuses (Chwil 2007).

2.1.3. Féverole

La féverole (*V. faba* L.) (Fabaceae) est une légumineuse à grains multi-usages (animal, humain et écosystème), cultivée dans le monde entier (Duc et al. 2015 ; Nurmansyah, Alghamdi, Migdadi 2020). Ses fleurs ont une structure papillonacée typique, avec une corolle blanche irrégulière et des taches noires ou brunes (Ferraguena, Refeh 2018). Le nectar floral se trouve à la base de la corolle (**Figure 4**), tandis que le nectar extrafloral se trouve facilement dans les stipules des feuilles (Turlings, Wäckers 2004; Ferraguena, Refeh 2018; Lundin 2023).

Ses grains sont riches en protéines, car elle est capable de fixer l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium* (Singh, Jauhar 2005).

Elle est très utilisée comme plante de service, parce qu'elle peut participer à la structuration du sol, concurrencer les mauvaises herbes, attirer les pollinisateurs grâce aux ressources florales produites, et fournir du nectar extrafloral pour alimenter les ennemis naturels (Köpke, Nemecek 2010; Karkanis et al. 2018 ; Barda et al. 2024).

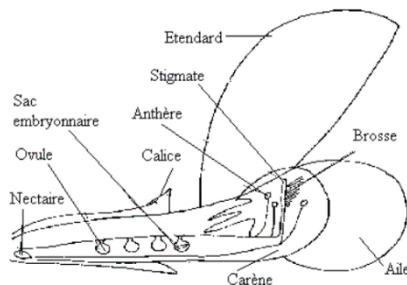


Figure 4. Section longitudinale de la fleur de féverole indiquant la localisation du nectaire floral (d'après Ferraguena, Refeh 2018).

2.2. Stimulateurs de défense

Lorsque des insectes herbivores attaquent une plante, ils déclenchent une série de réactions chimiques par l'intermédiaire d'éliciteurs de résistance induite (Karban, Myers 1989; War et al. 2012). La RSA commence par l'activation de gènes codant pour des enzymes responsables de la production de métabolites secondaires, tels que les HIPV (**Figure 5**) (Warneys et al. 2018 ; Moreno-Delafuente et al. 2020). Chez les pommiers, il

a été montré que le mélange de sesquiterpènes était modifié, augmentant la production principalement d' α -farnésène (Bengtsson et al. 2001 ; Amo et al. 2013).

Il existe des produits de synthèse capables de déclencher une réponse de RSA. L'avantage de leur application est qu'ils peuvent anticiper la réaction d'attaque des herbivores, réduisant ainsi leurs effets indésirables (Warneys et al. 2018 ; Moreno-Delafuente et al. 2020). L'acide salicylique fait partie des éliciteurs de la RSA du pommier (Moreno-Delafuente et al. 2020). L'Acybenzolar S Methyl (ASM) est un analogue de l'acide salicylique et est aussi un éliciteur de la RSA chez le pommier [8]. L'ASM est à l'origine un fongicide dont le rôle a été largement étudié, notamment contre des maladies telles que le feu bactérien (*Erwinia amylovora*) (Maxson-Stein et al. 2002 ; Rodríguez-Peña et al. 2022), qui attaque aussi le pommier (Ephytia 2024). Il a également fait l'objet d'étude sur divers ravageurs (Warabieda 2015; Warneys et al. 2018 ; Moreno-Delafuente et al. 2020). Par exemple, l'application d'ASM, a eu des effets positifs sur la réduction de la population d'acariens (Warabieda 2015).

Les SDP en déclenchant la synthèse de divers métabolites secondaires, peuvent être utilisés pour renforcer leur défense dans d'autres organes, communiquer entre les plantes, affecter les ravageurs directement et indirectement à travers des ennemis naturels (War et al. 2012 ; Fürstenberg-Hägg, Zagrobelny, Bak 2013).

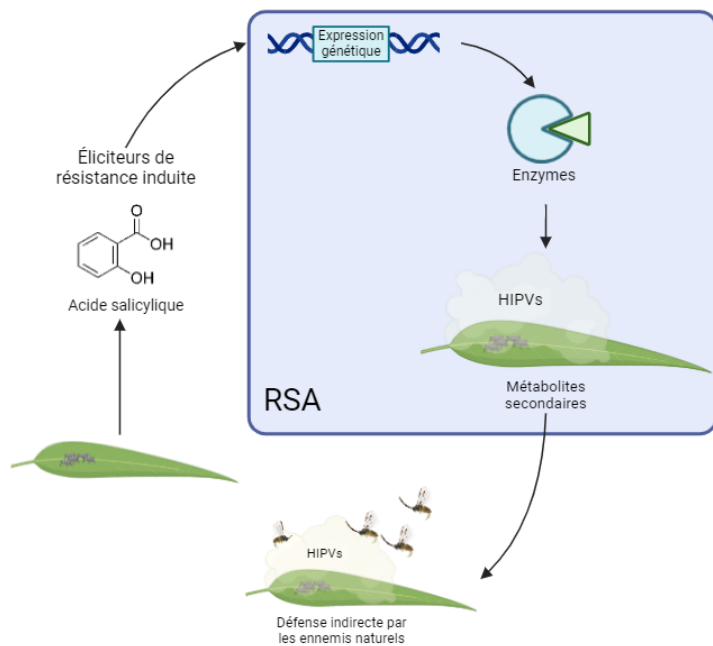


Figure 5. Schéma de mécanisme d'induction de la résistance. RSA : résistance systémique acquise (illustration d'Angela Campos, d'après le schéma de (War et al. 2012)).

2.3. Attract and Reward

L'attraction des guêpes parasitoïdes vers leurs hôtes est médiée par les HIPV émis par les plantes endommagées (Figure 6)(Liu, Matsuyama, Kainoh 2019; Razo-Belman, Ozuna 2023). Comme indiqué dans la section précédente (Stimulateurs de défense), les défenses des plantes peuvent être stimulées avec des composés de synthèse, les amenant

à produire des HIPV naturels. L'utilisation de la stimulation des plantes plutôt que la diffusion de HIPV synthétique présente plusieurs avantages: le bouquet de composé volatiles complet émis lors de la stimulation est plus attractif pour les parasitoïdes qu'un composé pur, ou qu'un mélange partiel (Giunti et al. 2015). L'émission des composés volatiles est plus durable et la production en quantité moins coûteuse.

D'une part, les plantes de service à introduire dans le système doivent être sélectionnées avec précaution, car l'objectif est de favoriser les parasitoïdes sans favoriser les ravageurs. Dans le cas contraire, il pourrait en résulter un disservice (impact négatif), comme par exemple, si les plantes de service servent de réserve d'inoculum pour le ravageur à contrôler (Djian-Caporalino et al. 2020). D'autre part, pour que les parasitoïdes fassent bon usage des plantes de service, celles-ci doivent avoir des fleurs attractives visuellement et olfactivement et le nectar doit être accessible (**Figure 6**)(Colazza, Peri, Cusumano 2023). De cette manière, les parasitoïdes découvrent et exploitent la ressource rapidement et peuvent se concentrer ensuite sur la recherche d'hôtes (Colazza, Peri, Cusumano 2023).

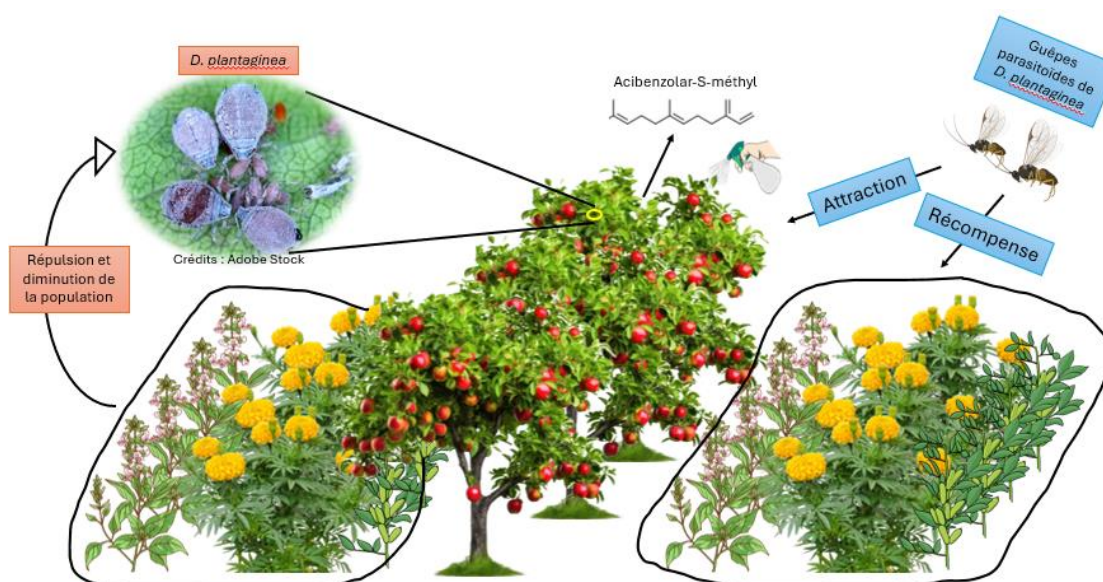


Figure 6. Schéma conceptuel de la stratégie Attract and Reward chez le pommier, qui incorpore l'Acibenzolar S Metyl comme stimulateur de défense, pour induire l'attraction des parasitoïdes et des plantes de service (féverole, tagète et basilic) pour fournir une récompense (illustration fait par Angela Campos).

2.4. Parasitoïdes étudiés

2.4.1. Généralités

Le mode de vie parasitoïde est un mode de vie intermédiaire entre le parasitisme et la prédation. Il est caractérisé par plusieurs critères, comme le fait que seule la larve est parasite, l'adulte est libre, et que l'hôte est systématiquement tué à l'issue de l'interaction. Ce mode de vie est apparu de façon indépendante chez différents ordres d'insectes mais c'est chez les Hyménoptères qu'il s'est le plus développé et diversifié.

La famille des Braconidae est l'une des plus importante en termes de nombre d'espèces de l'ordre des Hyménoptères avec environ 40 000 espèces, toutes parasitoïdes, réparties dans 30 sous-familles [10]. Elle comprend la sous-famille des Aphidiinae, spécialisée sur les pucerons, qui compte 27 genres et 120 espèces en France (Petrović 2022). C'est l'une des sous-familles les plus importantes et les mieux étudiées pour sa contribution à la lutte biologique (Žikić, Lazarević, Milošević 2017). Les Aphidiinae sont caractérisés par une couleur noire à brune et mesurent entre 2 et 3,5 mm [10]. Les guêpes parasitoïdes de cette sous famille sont des endoparasitoïdes solitaires koinobiontes. Autrement dit, un seul individu (solitaire) ne peut se développer à l'intérieur d'un puceron (endo parasitoïde) et ce dernier reste vivant et continu de s'alimenter après la ponte de la femelle parasitoïde (koinobionte) (López 2000; [10]). Les guêpes parasitoïdes ont des niveaux de spécificité d'hôtes différents, divisés dans cinq groupes (**Figure 7**), bien que près de la moitié des espèces soient spécialisées dans une espèce du puceron (Žikić, Lazarević, Milošević 2017).

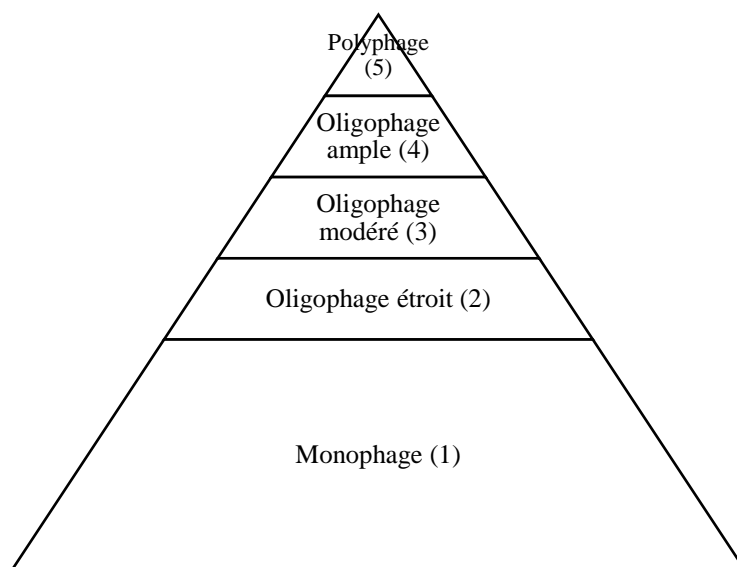


Figure 7. Groupes de spécificité des guêpes parasitoïdes Aphidiinae en fonction de leur gamme d'hôtes. 1) une seule espèce hôte, 2) deux espèces ou plus du même genre de pucerons, 3) des espèces de deux genres ou plus de la même sous-famille de pucerons, 4) Des espèces de deux genres ou plus de deux sous-familles ou plus de la même famille de pucerons, 5) Des espèces de plusieurs genres de deux familles de pucerons ou plus (illustration d'Angela Campos avec les informations de Žikić, Lazarević, Milošević 2017).

2.4.2. Cycle de vie

Le cycle de vie d'un individu (**Figure 8**) commence par l'émergence de la momie du puceron. Ensuite, il cherche un partenaire avec lequel s'accoupler. La reproduction est de type haplo-diploïde, les œufs fécondés donnent des femelles diploïdes et les œufs non fécondés donnent des mâles haploïdes. Dans le cas de la femelle, elle doit trouver un puceron qui constituera l'hôte pour y pondre son œuf (Fernández 2012). Pour trouver un hôte, elle intègre des informations olfactives et visuelles de l'environnement, avec les attractions innées et acquises par apprentissage tout au long de sa vie (Turlings, Wäckers 2004). Lorsqu'elle le trouve, elle le palpe avec ses antennes et insert son

ovipositeur pour le piquer dans son corps [10]. Une femelle peut pondre jusqu'à 300 œufs [10].

Une fois la larve éclore, elle consomme les nutriments du puceron pour se développer et grandir, en passant par trois stades larvaires (Fernández 2012; O'Donnell 1987). C'est au dernier stade qu'elle se nourrit des organes internes et tue son hôte (typique d'un koinobionte), puis elle tisse également son cocon de soie pour y effectuer sa métamorphose (Boivin, Hance, Brodeur 2012; [11]). Parallèlement, la cuticule du puceron se durcit, s'étire et se dessèche, formant une momie avant que la larve ne devienne une pupa (Boivin, Hance, Brodeur 2012). Cette momie peut être de couleur claire, dorée ou foncée, selon l'espèce [10]. Pour sortir, le parasitoïde découpe un opercule en forme de disque dans la cuticule de la momie (Boivin, Hance, Brodeur 2012; [10]). Une fois à l'extérieur, le régime alimentaire de l'adulte est basé sur le miellat et le nectar (Boivin, Hance, Brodeur 2012).

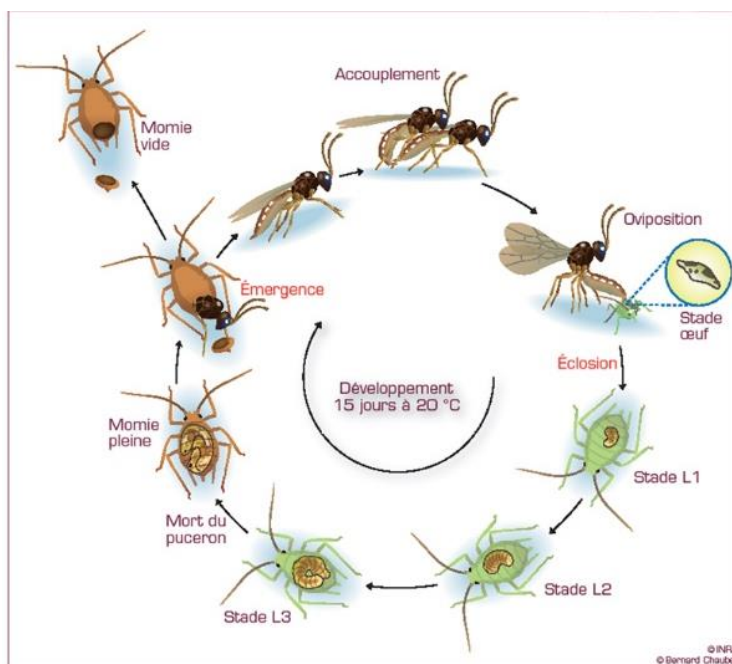


Figure 8. Cycle de vie d'un hyménoptère parasitoïde (d'après Turpeau, Hullé, Chaubet 2011b).

2.4.3. Spécificités inter espèces

Les trois espèces étudiées présentent des caractéristiques communes et des différences. L'une de ces particularités est la gamme d'hôtes qu'elles peuvent occuper (**Figure 7**). *Ephedrus persicae* est un oligophage modéré, *Aphidius matricariae* et *Aphidius ervi* (Haliday, 1834) (Braconidae : Aphidiinae) sont polyphages (Rakhshani et al. 2019).

Ephedrus persicae est la principale guêpe parasitoïde du PCP en Europe (Bribosia et al. 2004; Bogdanović et al. 2009; Dib et al. 2010). Leurs momies sont typiquement noires, et ne restent pas toujours à l'endroit où elles ont été parasitées, car le puceron migre avant de mourir vers des abris, comme l'écorce des arbres ou le sol (Bribosia et al. 2005 ; Doigni 2023). Une particularité de cette espèce est qu'elle entre en diapause estivale, en plus de la diapause hivernale commune à la plupart des espèces de milieu tempéré

(Bribosia et al. 2005). Quand elle parasite le PCP, son temps de développement varie entre 21 et 23 jours à 20°C (Doigni 2023).

En ce qui concerne le genre *Aphidius*, il est le plus diversifié de la sous-famille des Aphidiidae et regroupe des espèces de toutes les classes de spécificité (Žikić, Lazarević, Milošević 2017). Leur gamme d'hôtes est déterminée par la sélection ou les compromis qui favorisent la spécialisation des espèces et de sous espèces pour des espèces ou des populations d'hôtes particulières (Hufbauer, Roderick 2005; Zepeda-Paulo et al. 2013 ; Henry, Roitberg, Gillespie 2008).

Aphidius matricariae est une espèce utilisée en lutte biologique inondative et commercialisée (Boivin, Hance, Brodeur 2012). Elle est capable de parasiter 40 espèces de pucerons différentes (Giri et al. 1982) et présente une structuration génétique intraspécifique liée à l'hôte. Dans le cas particulier du PCP, son temps de développement est de 15 jours à une température de 17°C (Tougeron et al. 2021). Contrairement à *E. persicae*, ses momies sont dorées (Vevai 1942).

Aphidius ervi est une guêpe parasitoïde cosmopolite, qui attaque de nombreux pucerons ravageurs des cultures, tel que le puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* ou les pucerons des céréales (Battaglia et al. 2000 ; He, Wang, Teulon 2005; Araj et al. 2006 ; Žikić, Lazarević, Milošević 2017) mais il ne parasite pas les pucerons du pommier, et est peu rencontré en verger. Son développement dure 13,5 jours à 20°C [4].

3. MATERIELS ET METHODES

3.1. Matériel biologique

3.1.1. Espèces végétales

Pour maintenir les élevages et réaliser les expériences, quatre espèces de plantes ont été cultivées. Le **Tableau 1**. Résumé d'espèces végétales utilisées. montre le détail de chacune et son utilisation.

Tableau 1. Résumé d'espèces végétales utilisées.

Famille	Espèce végétal	Cultivar	Utilisation
Fabaceae	<i>Vicia faba</i>	Tiffany	Élevage et survie
Rosaceae	<i>Malus x domestica</i>	Golden Delicious (greffé)	Élevage
Rosaceae	<i>Malus x domestica</i>	Golden Delicious (semis)	Olfactométrie
Asteraceae	<i>Tagetes patula</i>	Double nain orange	Survie
Lamiaceae	<i>Ocimum basilicum</i>	Pistou	Survie

Pour toutes les plantes, un mélange de tourbe blonde et noire de Klasman-Deilmann, Bourgoin, France, a été utilisé comme substrat dans des container de 1 L. Pour la fertilisation, un engrais NPK liquide (6-5-6) a été utilisé, appliqué à une dose de 7mL/L

d'eau à une fréquence de cinq jours. La photopériode dans toutes les salles climatisées était de 16 heures de lumière et de 8 heures d'obscurité.

Les plants de féverole (cv. Tiffany) utilisés pour l'élevage d'*Acyrtosiphon pisum* et d'*Aphidius ervi* ont été obtenus à partir de graines semées directement dans les pots, cinq semaines avant l'utilisation. Les semences ont été achetées à la Coopérative Agricole Valfrance, Senlis, France.

Pour l'élevage du PCP, des pommiers (*Malus × domestica*) cv. Golden Delicious greffés avec au moins 6 feuilles, proviennent de l'INRAE Pays de la Loire. Deux femelles adultes de *D. plantaginea* étaient placées sur les feuilles du pommier et retirées deux jours après pour obtenir un élevage synchrone (individus de même âge). Les plantes infectées ont été placées dans une pièce climatisée à 22 °C pendant la journée et à 18 °C pendant la nuit. L'humidité relative était de 90 % et la photopériode de 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité.

Les pommiers (*Malus × domestica*) cv. Golden Delicious de semis employés en olfactométrie sont des jeunes plants qui, au moment des expériences, étaient âgés d'environ 3 semaines. Ses semences proviennent du verger de pommiers de l'INRAE Pays de la Loire. Pour les pommiers traités au Bion, une pulvérisation foliaire a été effectuée entre trois et sept jours avant les expériences.

La tagète (cv. 'Double nain orange') et le basilic (cv. 'Pistou') ont été obtenus à partir de graines semées directement dans les pots trois semaines avant l'utilisation. Les graines de tagète ont été achetées à Graines Girerd, Le Thor, France, alors que les graines de basilic ont été achetées à HM Clause, Porte Les Valences, France.

3.1.2. Guêpes parasitoïdes

Trois espèces de guêpes parasitoïdes de la famille des Braconidae ont été utilisées : *Ephedrus persicae*, *Aphidius matricariae* et *Aphidius ervi*. Les individus fondateurs de l'élevage d'*E. persicae* ont été obtenus entre avril et mai 2023 dans deux vergers de pommiers, l'un situé dans le département du Maine-et-Loire et l'autre en Mayenne. *A. matricariae* provient également de la Mayenne à la même date. Pour *A. ervi*, des momies ont été prélevées sur des plants de fèves au printemps 2016 à Seiches sur Loir (Maine et Loire).

Les guêpes parasitoïdes ont été élevées dans des conditions contrôlées en laboratoire. L'humidité relative et la photopériode étaient les mêmes pour toutes les espèces : 60% d'humidité relative et 16 heures de lumière avec 8 heures d'obscurité. La température variait selon les espèces : *E. persicae* et *A. matricariae* étaient à 20 °C pendant le jour et la nuit, tandis qu'*A. ervi* était à 22 °C pendant le jour et à 20° pendant la nuit (Doigni 2023). Selon la littérature, la taille de ces trois espèces est différente. *E. persicae* est de 2,4 à 2,7 mm (Žikić et al. 2009), *A. matricariae* est de 2 à 3 mm (Ephytia 2014a) et pour *A. ervi* d'environ 4 mm (Chambre d'agriculture 2015).

E. persicae et *A. matricariae* ont utilisé *Dysaphis plantaginea* comme hôte sur des pommiers, alors qu'*A. ervi* a été élevé sur *Acyrtosiphon pisum* sur des féveroles.

Chaque espèce de guêpe parasitoïde a été hébergée dans une salle différente pour éviter la contamination inter-espèces.

Pour obtenir des guêpes parasitoïdes d'âge standard, accouplée, avec un état de satiété similaire, sans expérience de ponte, une procédure commune est utilisée pour les deux expériences (**Figure 9**). Pour chaque espèce de parasitoïde, 3 cages ont été définies : élevage, émergence et accouplement. Les cages d'élevage correspondent aux cages contenant les guêpes parasitoïdes avec leurs espèces de pucerons respectives, où elles reçoivent comme nourriture de l'eau, du nectar de fève et un mélange de miel avec de la levure et du pollen. Dans la cage d'émergence, des morceaux de plantes sénescents avec des momies de pucerons provenant de la cage d'élevage sont déposés régulièrement. C'est là que les guêpes parasitoïdes émergent. Tous les jours, les parasitoïdes nouvellement émergés sont collectés et transférés dans la cage « d'accouplement » pour obtenir des femelles accouplées. En fonction de l'expérience à réaliser, ils sont placés dans une cage sans nourriture (pour les tests de longévité) ou avec (pour les expériences d'olfactométrie). Les guêpes parasitoïdes nourries ont reçu un mélange de miel, de pollen, de levure et une plante de fève. Avant d'être utilisées pour les expériences, elles ont été mises à jeun pendant environ deux heures. Avant chaque expérience, les individus sont sexés à l'aide d'une loupe, car seules les femelles sont utilisées.

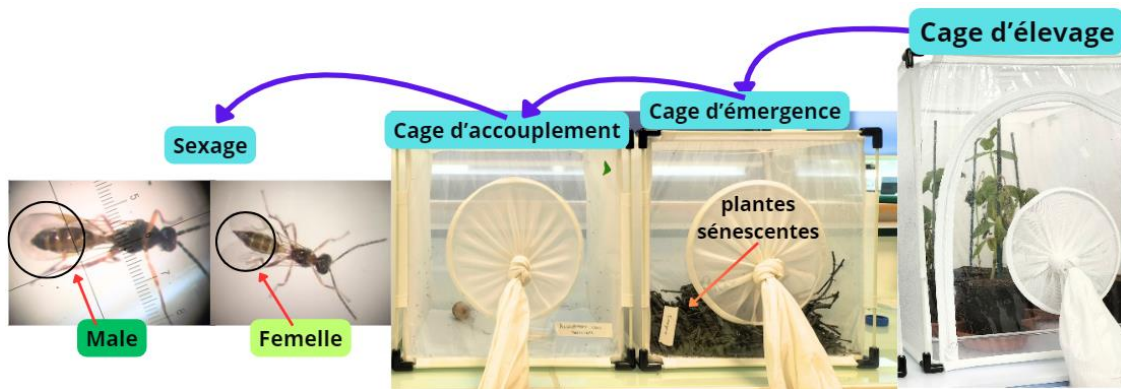


Figure 9. Processus de préparation des femelles accouplées. Les flèches violettes indiquent le flux d'individus d'une étape à l'autre. Les flèches rouges indiquent comment différencier les femelles des mâles (illustration par Angela Campos).

3.2. Test de longévité

Le test de longévité des parasitoïdes a été fait avec un système de clip cage (Jamont, Crépeillère, Jaloux 2013). Ces dispositifs permettent de mettre les parasitoïdes en présence d'un organe végétal précis, sans le détacher de la plante (Moore et al. 2003). Ils sont constitués d'une boîte transparente ronde en plastique de 60 mm de diamètre, avec un trou pour permettre le passage de la tige de la plante et un autre recouvert d'un filet qui permet à l'air d'y pénétrer (**Figure 10**). Deux facteurs ont été étudiés : l'espèce de plante (*O. basilicum*, *T. patula*, *V. faba*) et l'organe (feuille ou nectar floral (*O. basilicum*, *T. patula*) ou extrafloral (*V. faba*)). Un tuteur était utilisé pour soutenir la cage et du parafilm a été utilisé pour l'assemblage. Une fois la boîte installée, la survie a été contrôlée visuellement tous les jours et la durée de vie de l'individu enregistrée. La

durée de vie des insectes ectothermes étant fortement corrélée à la température (Roberts et al. 2023), les expériences ont été réalisées dans des conditions contrôlées, avec un suivi précis de la température de la pièce climatisée. Les plantes avec les clips cages contenant les parasitoïdes, étaient à une température de 23 °C le jour et de 20 °C la nuit. La photopériode était de 16 heures de lumière et de 8 heures d'obscurité. L'humidité relative a été maintenue à 60 %.

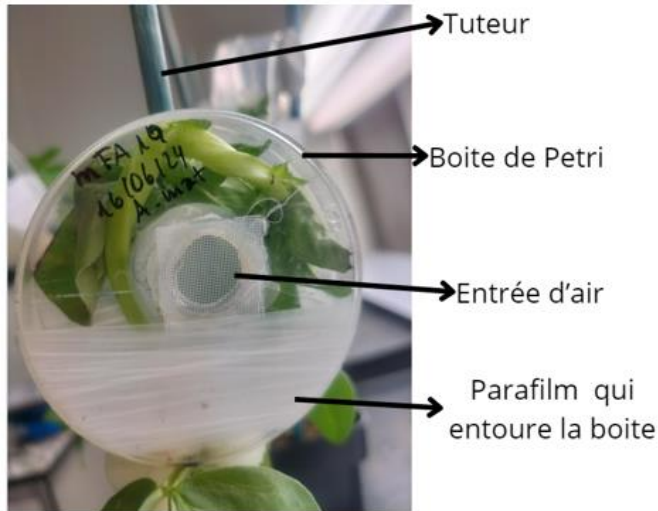


Figure 10. Système clip-cage sur une fleur de *T. patula*. Pris le 06/05/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Angela Campos.

A leur décès, les femelles ont été conservées pour mesurer leur tibia arrière gauche plus tard (**Figure 11**). La durée de vie dépend fortement de la taille de l'individu chez les parasitoïdes, avec une corrélation linéaire positive (Visser 1994; Beltrà, Tena, Soto 2013; Sagarra, Vincent, Stewart 2001). Ceci est dû au fait que la taille du corps ne varie pas après l'éclosion des guêpes, puisqu'elle est déterminée par la taille de l'hôte (King 1988; Visser 1994). La mesure de la taille permet de prendre en compte ce facteur dans l'analyse de la survie. La longueur du tibia arrière gauche est un proxy fiable et facile à mesurer de la longueur du corps de l'insecte, et souvent utilisé dans des études précédentes sur les parasitoïdes (Le Guigo 2010). Les tibias ont été mesurés à l'aide d'une loupe équipée d'un micromètre oculaire, et étalonnée grâce à un étalon gradué au 10ème de millimètre.



Figure 11. Mesures de la taille du tibia (en graduations). 1 graduation = 0,25 mm. Pris le 03/06/2024 à l'Institut Agro Rennes-Angers, site d'Angers par Angela Campos.

3.3. Expériences de comportement

L'olfactomètre à quatre voies est un dispositif qui permet d'étudier le comportement des insectes. Au sein d'une arène, les insectes sont exposés à quatre sources d'odeur et leur position, la durée passée dans chaque secteur de l'olfactomètre, permet de mettre en évidence une attraction ou une répulsion pour une odeur particulière (Pettersson 1970). Dans chaque coin, un trou permet de connecter une odeur, qui peut être un composé de synthèse ou émise par une plante. Sur le dessus de l'olfactomètre, un autre trou permet de connecter un tuyau qui aspire l'air au centre à un débit de 0,5 L/min, pour diffuser les odeurs dans chaque quadrant (**Figure 12**). Dans cette étude, les guêpes parasitoïdes, sont exposés à deux sources de l'odeur à tester, et deux sources contrôle. Pour les composés individuels, de l'huile minérale inodore a été utilisée comme solvant pour les composés purs afin d'obtenir une concentration de 1 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$. Puis, 10 μL ont été appliqués sur un morceau de papier filtre qui se trouve à l'intérieur d'une pipette Pasteur (**Figure 13**). Cette dernière est insérée dans une seringue de cinq mL sans piston, qui est inséré dans un bras de l'olfactomètre. Deux des pipettes contiennent le stimulus et deux contiennent le contrôle, l'huile minérale. Les composés identiques ont été placés en diagonal l'un de l'autre. Un papier filtre (8 cm x 8 cm) est placé sur le fond de l'olfactomètre, avec une zone centrale délimitée (considérée comme une zone de non-choix), puisque les parasitoïdes se déplacent rapidement et sont difficiles à suivre quand ils se trouvent au centre (Luquet et al. 2019).

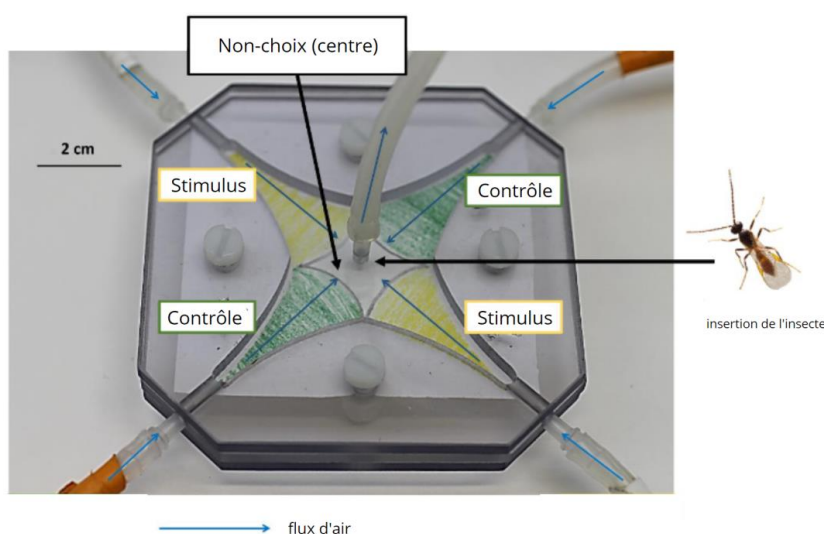


Figure 12. Configuration de l'olfactomètre à quatre voies utilisées pour les essais comportementaux. Les flèches bleues indiquent la direction du flux d'air (d'après Luquet et al., 2019).

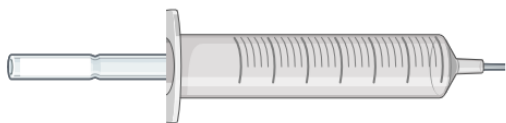


Figure 13. Pipette avec du papier filtre à l'intérieur de la seringue (illustration par Angela Campos).

Pour étudier les odeurs émises par des pommiers entiers, un système de cloches en verre a été utilisé (**Figure 14**). La cloche test contenait le pommier (stimulé ou non) en pot dans le substrat et la cloche contrôle contenait uniquement le pot avec de la terre, sans la plante. Les deux pots ont été recouverts de film transparent sur la surface du substrat pour empêcher l'émission d'odeurs. De l'air purifié par un filtre charbon et humidifié était passé dans les cloches et les sorties de chaque cloche étaient reliées aux bras diagonaux de l'olfactomètre pour diffuser dans les zones correspondantes (**Figure 12**) avec le même débit que pour l'olfactométrie décrit ci-dessus.

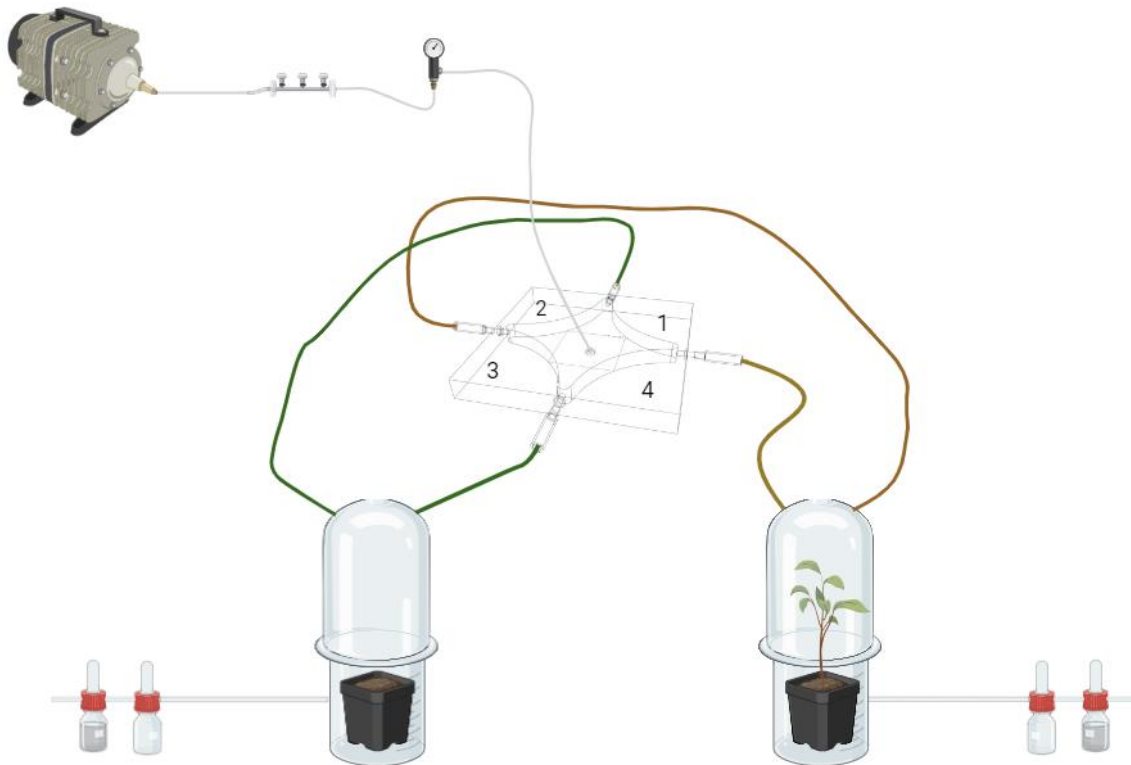


Figure 14. Schéma du système de cloches utilisées pour l'analyse d'olfactométrie avec les pommiers entiers sur l'attraction des parasitoïdes (illustration par Angela Campos).

Comme de nombreux insectes, les hyménoptères parasitoïdes présentent généralement un phototropisme positif, c'est à dire qu'ils sont attirés par la lumière (Chen et al. 2012). Pour éviter un biais d'interprétation de la position de la femelle, les expériences sont réalisées dans une boîte blanche pour un éclairage le plus homogène possible. La boîte blanche où était placé l'olfactomètre était éclairée avec une lumière blanche et froide (deux tubes fluorescent de 18W).

Afin d'avoir une mobilité générale suffisante de la part de parasitoïdes, la température était comprise entre 19 et 28 °C, tandis que l'humidité relative était comprise entre 24 et 69 %. Pour calmer les guêpes parasitoïdes et réduire leur stress avant de les placer dans l'olfactomètre, elles étaient soumises à 5 minutes de froid dans une boîte avec de la glace. Une fois la guêpe parasitoïde à l'intérieur, le chronomètre est lancé pendant 10 minutes (600 s) et chaque transition que la femelle effectue entre les quadrants est notée sur le logiciel R avec une Interface D'encodage de Séquences Comportementales (SequenceR, Hervé 2013). Lorsque le temps est terminé, l'olfactomètre est ouvert et la guêpe est tuée. Chaque partie de l'olfactomètre est lavée avec du liquide vaisselle et

séchée pour une réutilisation future. A chaque nouvelle répétition, l'olfactomètre est tourné 90° pour changer la position des odeurs dans l'olfactomètre afin d'éviter un biais d'orientation dans le dispositif.

3.3.1. Stimuli olfactifs

Des composés synthétiques individuels et des plants de pommiers entiers (stimulés par Acybenzolar S Methyl ou non) ont été étudiés. Selon la littérature (Bengtsson et al. 2001 ; Turlings, Wäckers 2004 ; Giacomuzzi et al. 2017), les composés émis par les pommiers stimulés lorsqu'ils sont attaqués sont : β -farnesene, α -farnesene et β -caryophyllène.

Ces composés ont été obtenus sous forme pure auprès de deux sociétés. L' α -farnésène et le β -farnésène ont été obtenus auprès de Bedoukian, Danbury, CT, États-Unis. Alors que l'huile minérale et le β -caryophyllène ont été obtenus auprès de Sigma-Aldrich, St Quentin, Fallavier, France. Les composés purs et leurs dilutions ont été conservés à -20°C jusqu'à leur utilisation.

L'Acybenzolar S Methyl a été obtenu à partir du fongicide enregistré sous le nom commercial Bion 50 WG de Syngenta. Il s'agit d'une poudre soluble que se dilue à une concentration de 0,4 g/L dans l'eau avant pulvérisation sur les plantes [8]. Comme le traitement se fait à petite échelle, il est effectué à l'aide d'un flacon pulvérisateur de 100 mL appliqué manuellement sur la plante.

3.4. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectués à l'aide du logiciel R (version 4.4.0) (R Core Team 2024), avec les packages glmmTMB (Brooks et al. 2017), survival [9], survminer (Kassambara et al. 2021), ggeffects (Lüdtke 2018).

3.4.1. Test de longévité

L'analyse de longévité a été réalisée à l'aide du modèle de régression de Cox (Cox 1972) et représentés par courbes de survie Kaplan-Meier. La relation entre la longévité et la taille du tibia a été analysée à l'aide d'un modèle linéaire mixte généralisé à l'aide de Template Model Builder (glmmTMB) (Brooks et al. 2017). Toutes les analyses ont été réalisées indépendamment pour chaque espèce avec les effectifs détaillés dans le **Tableau 2**.

L'élevage de l'espèce *E. persicae* n'a pas permis d'obtenir suffisamment de femelles accouplées sans expérience de ponte, donc seules *A. ervi* et *A. matricariae* ont été étudiées.

Tableau 2. Résumé des répétitions d'expériences de longévité

Modalité	<i>A. matricariae</i>	<i>A. ervi</i>
<i>T. patula</i> avec fleur	30	31
<i>T. patula</i> sans fleur	30	30
<i>O. basilicum</i> avec fleur	30	30
<i>O. basilicum</i> sans fleur	28	30
<i>V. faba</i> avec nectar	22	28
<i>V. faba</i> sans nectar	30	30

La survie a été analysée avec un modèle de régression de Cox (Schober, Vetter 2021; Tougeron et al. 2021). Avant de commencer les analyses, les tests d'hypothèse ont été faits. Le test de Kolmogorov-Smirnov et le test de Shapiro-Wilk ont été utilisés pour vérifier la normalité des données, et le test de Bartlett a été appliqué pour vérifier l'homogénéité des variances. Les tests d'hypothèses ont conclu à une non-normalité de la distribution des données (P-value < 0.05) et un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a donc été utilisé.

La famille des modèles GLM permet d'étudier des facteurs qui ne présente pas de distribution normale [7]. Par exemple, la survie étant une donnée de comptage présente une distribution de Poisson. Un modèle glmmTMB avec une distribution Gamma a donc été utilisé pour étudier ensemble l'effet de la survie, du traitement et de la longueur du tibia. Le modèle a été validé en suivant la démarche décrite dans le workflow de (Santon et al. 2023) (pas de sur dispersion et bonne représentation du modèle et des résidus). Les facteurs d'interaction des variables ont été testés et ont montré des résultats non significatifs (χ^2 de type III Wald : P-value > 0.05). L'interaction a alors été enlevée.

3.4.2. Expériences de comportement

Le temps total passé dans les deux zones contenant la même source d'odeur a été sommé. Puis, sur les trois types de zones considérés, seules les zones stimulus et contrôle ont été comparées, sans tenir compte de la zone centrale. La vérification de la normalité a été effectuée par un test de Shapiro (p-value > 0.05), alors que l'égalité des variances a été réalisée par un test de Fisher (p-value > 0.05). La comparaison statistique entre les deux zones a été effectuée à chaque traitement à l'aide d'un test de Student apparié (p-value > 0.05) (Liu, Matsuyama, Kainoh 2019; Souza et al. 2021).

Le temps passé dans la zone centrale, correspondant à une absence de choix a été comparé entre les traitements par une analyse de variance (ANOVA) à un facteur (p-value > 0.05), suivie d'un test post-hoc de Tukey (p-value > 0.05). Le temps passé dans la zone centrale pour *E. persicae* a été analysé avec un test de Wilcoxon, car il n'y avait que deux traitements et leur distribution n'était pas normale (p-value < 0.05). Le modèle de régression linéaire construit est basé sur le pourcentage de temps passé par les individus dans la zone centrale en fonction des traitements (facteur) de chaque espèce.

Le nombre de répétitions pour chaque modalité (espèce de parasitoïde x source d'odeur) était variable (**Tableau 3**) dû à l'exclusion de certaines répétitions où la femelle n'avait pas bougé dans le temps imparti, ou pour des problèmes de productivité de l'élevage.

Comme indiqué ci-dessus, les expériences comportementales n'ont pas non plus permis d'obtenir un nombre suffisant de femelles d'*E. persicae*. Par conséquent, seuls les traitements sur pommier stimulé et non stimulé ont pu être réalisés pour cette espèce.

Tableau 3. Synthèse du nombre de répétitions pour l'expérience d'olfactométrie.

Modalité	<i>E. persicae</i>	<i>A. matricariae</i>	<i>A. ervi</i>
β -farnesene	0	29	30
α - farnesene	0	30	30
β -caryophyllène	0	29	30
Air pur	0	28	30
Pommier non stimulé	13	30	22
Pommier stimulé	15	30	30

4. RESULTATS

4.1. Test de longévité

4.1.1. Analyse de survie

La survie des femelles des deux espèces testées, *A. ervi* et *A. matricariae*, était significativement différentes selon les sources de nourriture présentées, et ces différences sont identiques pour les deux espèces.

Pour *A. ervi*, des différences hautement significatives ont été détectées entre les traitements (Cox model, logrank = 79.84, df = 5, p < 0.001). La modalité *V. faba* avec accès au nectar extrafloral était associé à une survie moyenne des femelles très supérieure (Cox model, logrank = 79.84, df = 5, p-value < 0.001) avec une longévité moyenne de 9 jours (\pm 1 jours), tandis que la modalité *T. patula* sans fleur a aussi présenté un effet significatif mais négatif (Cox model, logrank = 79.84, df = 5, p < 0.01), avec une survie de seulement 3 jours (\pm 0 jour). Le reste des traitements ont eu une survie de 4 jours (\pm 0 jour), comme le montre la **Figure 15**.

Chez *A. matricariae*, il a été observé également des différences hautement significatives entre les traitements (Cox model, logrank = 61.67, df = 5, p-value < 0.01) avec la modalité *V. faba* avec accès au nectar (Cox model, logrank = 61.67, df = 5, p-value < 0.001) ayant un effet significativement positif sur la survie. Sa survie moyenne a été de 10 jours (\pm 4 jours). Pour les autres traitements il n'y avait pas de différence significative. Les guêpes parasitoïdes avec les autres traitements ont survécu 4 jours (\pm 1 jour) en modalité avec et sans fleur (ou nectar), comme le montre la **Figure 16**. Le traitement d'*O. basilicum* sans fleur a été marginalement significatif négative (Cox model, logrank = 61.67, df = 5, p-value = 0.0792).

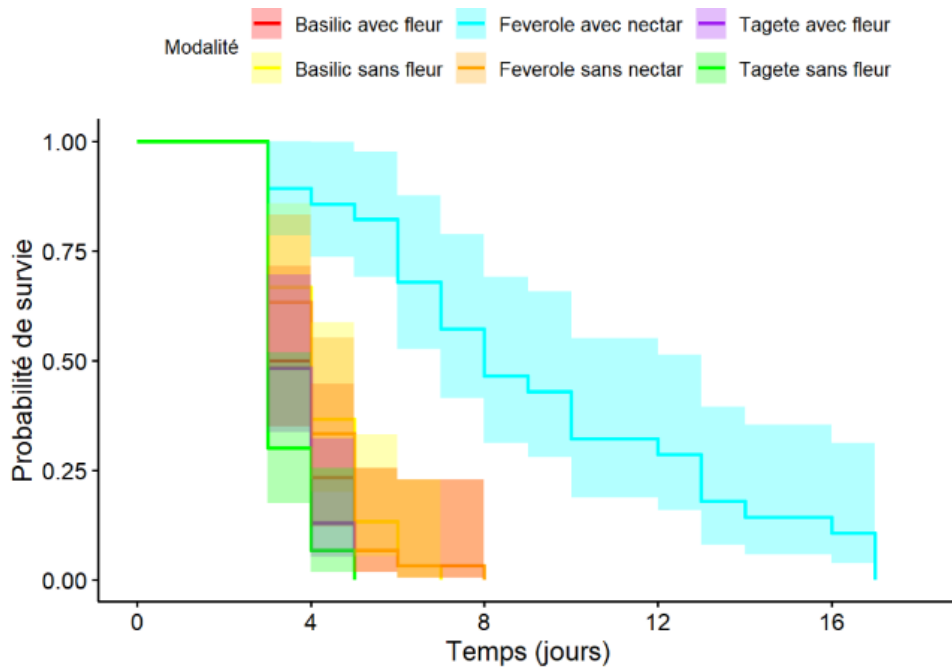


Figure 15. Probabilité de survie de l'espèce *A. ervi*. La ligne pour chaque modalité indique la moyenne, et la zone de même couleur que la ligne représente l'intervalle de confiance.

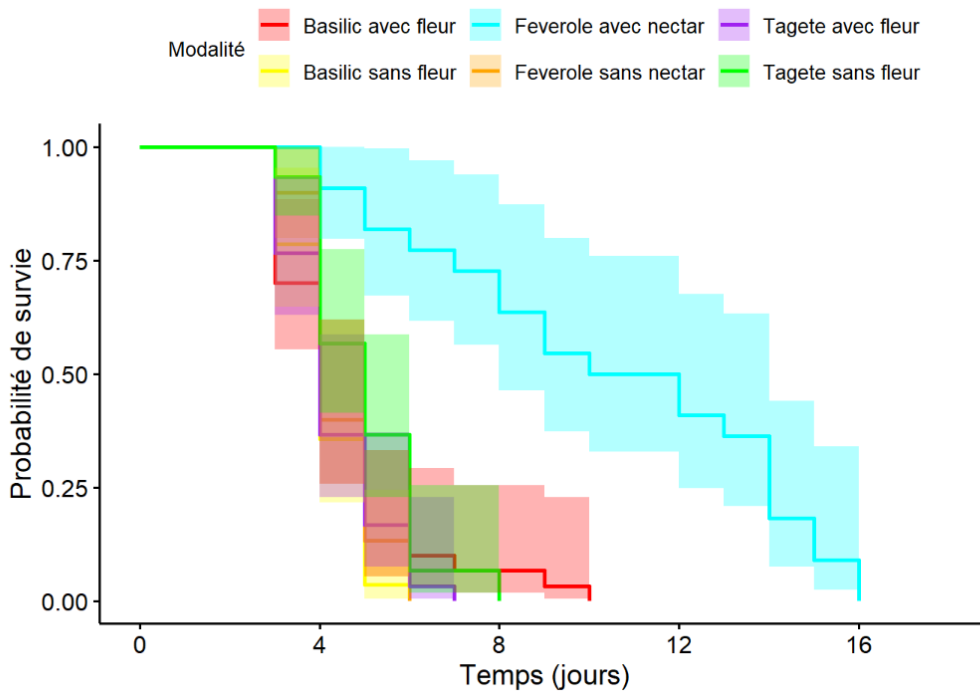


Figure 16. Probabilité de survie de l'espèce *A. matricariae*. La ligne pour chaque modalité indique la moyenne, et la zone de même couleur que la ligne représente l'intervalle de confiance.

4.1.2. Influence de la taille de la femelle sur la longévité

Les tibias arrière gauche d'*A. ervi* mesuraient en moyenne $0,81 \pm 0,10$ mm alors que ceux d'*A. matricariae* ne mesuraient que $0,50 \pm 0,09$ mm. Autrement dit, la taille corporelle d'*A. ervi* était plus grande que celle d'*A. matricariae*. Une variation intraspécifique a été observée chez les 2 espèces avec des longueurs de tibia de 0.53 à 1.00 mm pour les femelles *A. ervi*, et de 0.18 à 0.70 mm pour *A. matricariae*. La longévité étant connue pour dépendre fortement de la taille de l'individu chez ces parasitoïdes (Visser 1994; Sagarra, Vincent, Stewart 2001; Beltrà, Tena, Soto 2013). Une régression linéaire a été utilisée pour représenter cette relation, avec un R^2 de 0,0195 et 0,0045 pour *A. ervi* (Figure 17) et *A. matricariae* (Figure 18), respectivement.

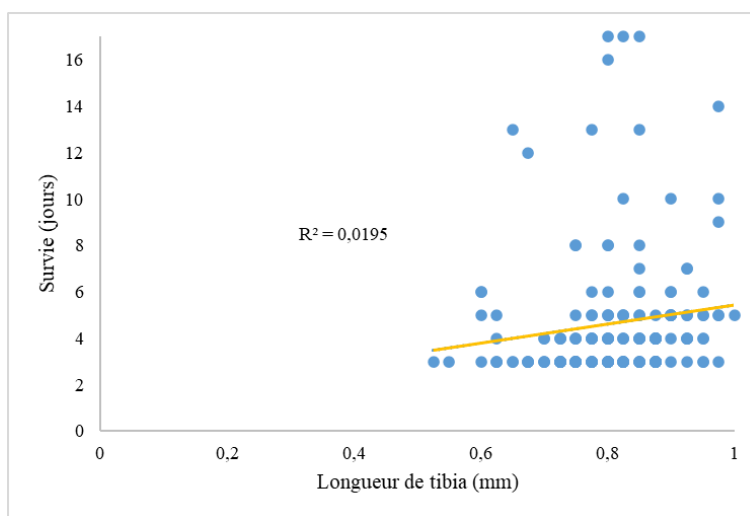


Figure 17. Survie en fonction de la longueur de tibia de l'espèce *A. ervi*

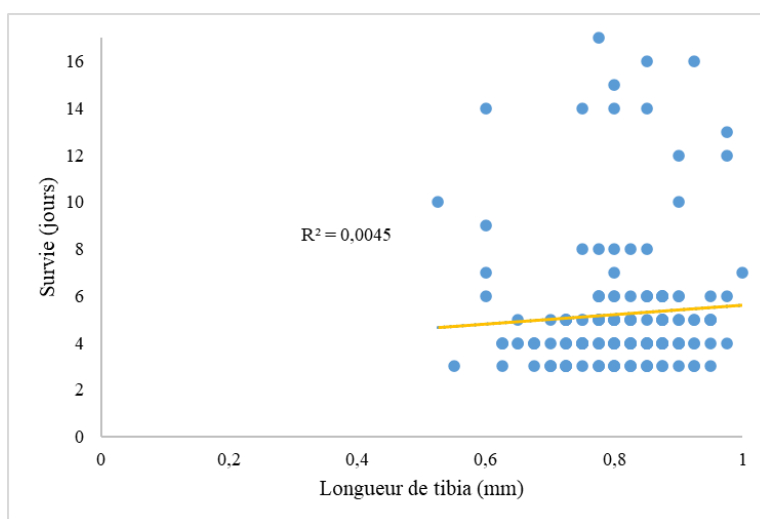


Figure 18. Survie en fonction de la longueur de tibia de l'espèce *A. matricariae*

Nous avons pris en compte la taille du tibia dans l'analyse de l'influence de la source de nourriture (dans notre cas, la modalité) sur la longévité grâce au modèle glmmTMB. Le

modèle de Cox ne permettant pas de prendre en compte des facteurs aléatoires (Schober, Vetter 2021). A l'intérieur du modèle glmmTMB, l'interaction entre la taille du tibia et la longévité d'*A. ervi* et *A. matricariae* n'était pas significative (χ^2 de type III Wald, p-value > 0.05), mais il y avait des effets significatifs de chaque facteur lorsque cette interaction était enlevée (χ^2 de type III Wald, p-value < 0.05). Néanmoins, il est possible de voir comment les trois variables interagissent entre elles dans la **Figure 19** et la **Figure 20** pour *A. ervi* et *A. matricariae*, respectivement.

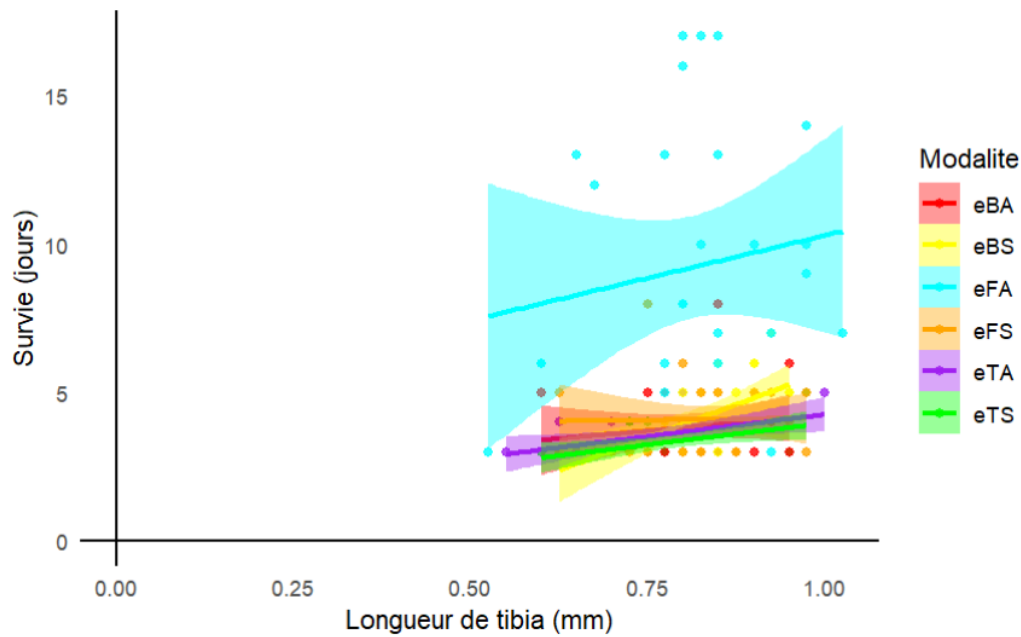


Figure 19. Survie en fonction de la longueur du tibia en tenant compte des modalités pour *A. ervi*

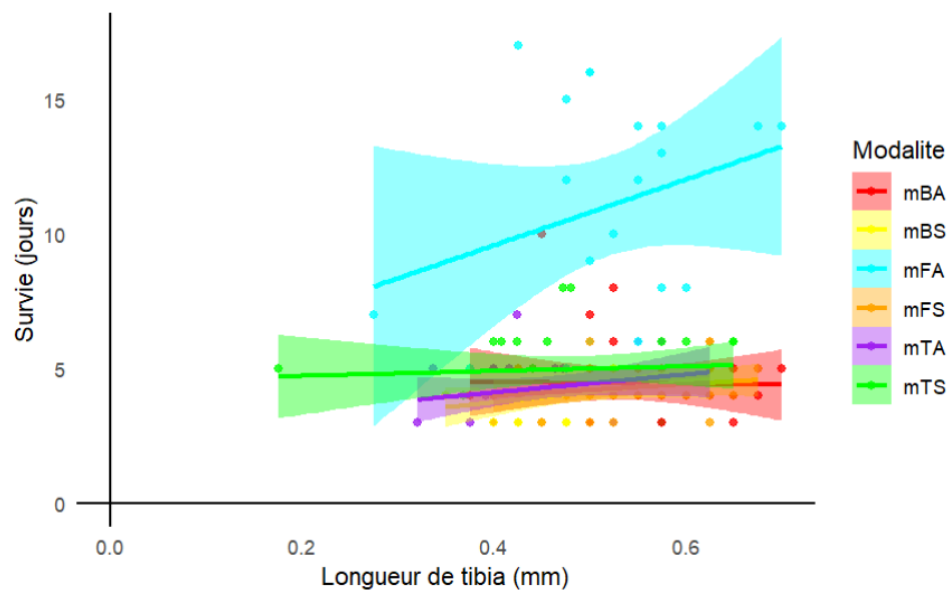


Figure 20. Survie en fonction de la longueur du tibia en tenant compte des modalités pour *A. matricariae*

4.1.3. Attraction des parasitoïdes pour l'odeur du pommier traité à l'ASM

Les expériences d'olfactométrie n'ont pas permis de mettre en évidence d'attraction de des espèces de parasitoïdes pour les différentes sources d'odeur testées. Pour les espèces *A. ervi* et *A. matricariae*, où toutes les modalités ont pu être testées avec un nombre de répétitions suffisant, aucune attraction n'a pu être enregistrée. Les femelles *A. ervi*, *A. matricariae* passaient le même temps dans les branches tests que dans les branches contrôles quelle que soit l'odeur proposée (**Figure 21** et **Figure 22**). De façon surprenante, le seul effet significatif détecté était la réponse d'*A. ervi* au pommier stimulé, qui avait un effet répulsif significatif ($t = -4.44$, $df = 29$, $p\text{-value} < 0.001$) (**Figure 21**). Il n'y avait pas non plus de différence significative ($p\text{-value} > 0.05$) dans le temps passé dans la zone centrale de l'olfactomètre entre les différents traitements.

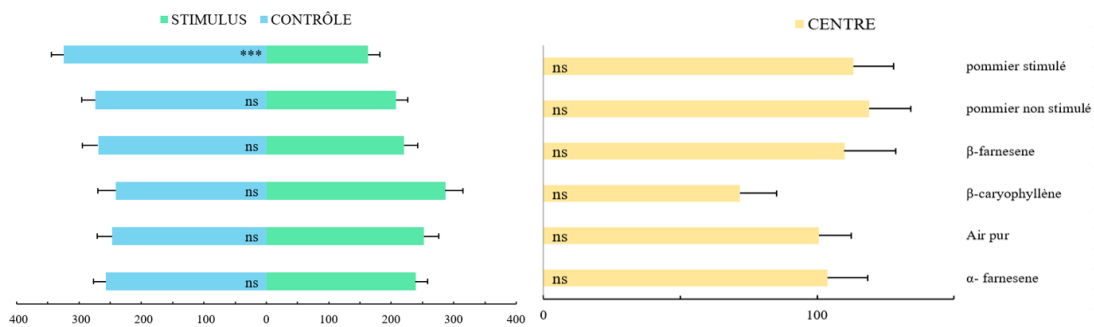


Figure 21. Distribution du temps passé (secondes) dans les différentes zones par traitement pour l'espèce *A. ervi*. Les barres indiquent l'erreur standard.

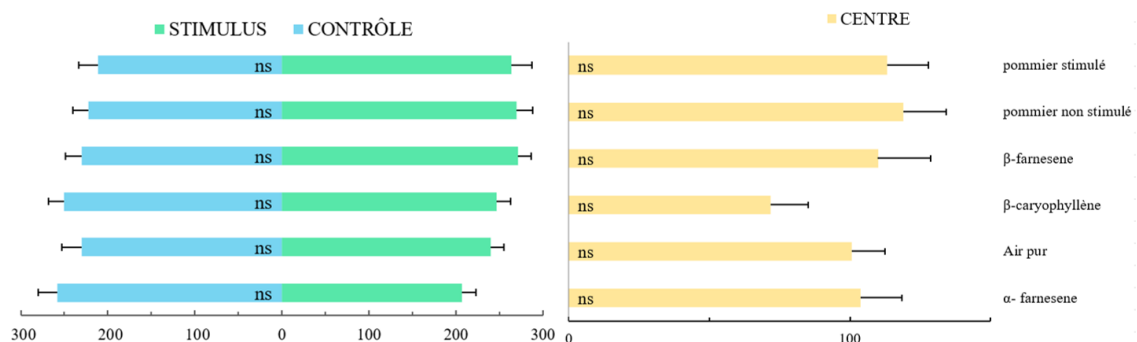


Figure 22. Distribution de temps passé (secondes) dans les différentes zones par traitement pour l'espèce *A. matricariae*. Les barres indiquent l'erreur standard.

Pour l'espèce spécialisée *E. persicae*, pour laquelle seuls les modalités pommiers stimulés et non stimulés ont pu être testés, avec un nombre limité de répétitions, aucune attraction n'a pu être mise en évidence. Dans le traitement des pommiers non stimulés, bien qu'il n'y eût pas eu de résultat statistiquement significatif ($t = 1.91$, $df = 11$, $p\text{-value} = 0.08$), il s'est trouvé très proche même si toutes les répétitions n'étaient pas effectuées. Il est remarquable aussi, qu'en présence du pommier stimulé, les femelles passent moins de temps dans la zone centrale et plus dans les branches correspondant à l'odeur du

pommier stimulée. De manière générale, le temps moyen passé par les guêpes parasitoïdes dans les zones avec l'odeur des pommiers non stimulés et les pommiers stimulés était de 299 ± 90 s et 324 ± 152 s, respectivement (**Figure 23**). Des répétitions supplémentaires auraient permis de confirmer ou d'affirmer cette tendance non significative.

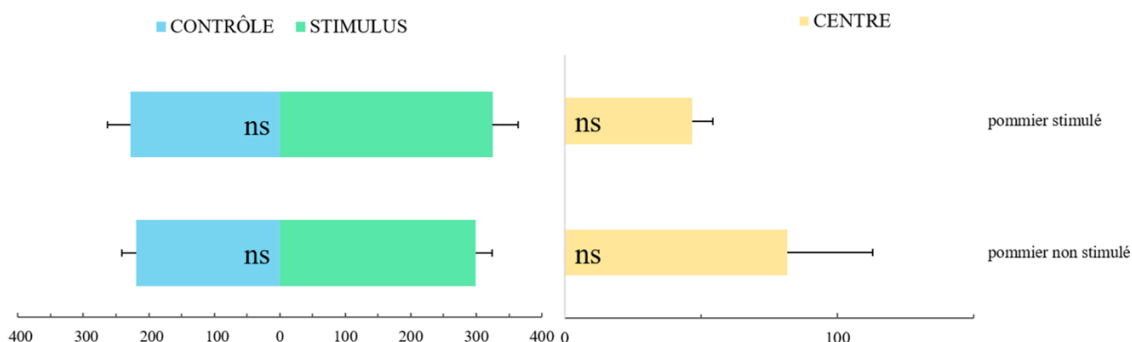


Figure 23. Distribution de temps passé (secondes) dans les différentes zones par traitement pour l'espèce *E. persicae*.

5. DISCUSSION

5.1. Survie des parasitoïdes en fonction de l'accès aux ressources nutritives

L'expérience de suivi de la survie en clip cage a permis de démontrer que les fleurs de tagète (*T. patula nana*) et de basilic à petite feuille (*O. basicum*) ne représentent pas une source de nectar efficace pour aucune des deux espèces de guêpes parasitoïdes étudiées. A l'inverse, conformément à de nombreuses études (Jamont, Crépellière, Jaloux 2013 ; Lu et al. 2014 ; Jamont, Dubois-Pot, Jaloux 2014), la féverole (*V. faba*) est une source de nectar extrafloral efficace pour les parasitoïdes de cette sous famille. En moyenne, ils ont survécu 9-10 jours contre 3-4 jours avec les autres traitements.

Nos résultats sont similaires avec d'autres études sur l'impact d'un accès efficace aux sources alimentaires et sont en contradiction avec d'autres. Les durées de vie enregistrées pour *A. ervi* dans notre étude concordent avec celles relevées dans d'autres études testant diverses sources de nectar (Araj et al. 2006). En revanche, la capacité du tagète et du basilic à fournir une source de nourriture efficace semble varier selon les auteurs ou les espèces de parasitoïdes testés. Rahat et al. 2005 ont ainsi montré un effet positif des fleurs de *T. patula* mais pas d'effet des fleurs de basilic sur la longévité de *Trissolcus basalis*. Souza et al. 2018 ont observé un effet positif de la tagète *T. erecta* sur la survie d'*Aphidius platensis*. L'architecture florale influence l'approvisionnement en nectar des parasitoïdes dans les systèmes de culture (Patt, Hamilton, Lashomb 1997). Ces différences avec Rahat et al. 2005 pourraient provenir du fait qu'ils ont étudié le tagète cv. 'Sophia', qui a des fleurs plus grandes, et une espèce différente de guêpe parasitoïde (*Trissolcus basalis*). Notre étude diffère également de celle de Souza et al.

2018, au niveau de la méthodologie, car ils ont fourni de l'eau aux guêpes parasitoïdes dans tous leurs traitements.

Ces différences d'effet de l'effet des sources de nourriture sur longévité entre notre étude et celles de Rahat et al. 2005 et Souza et al. 2018, semblent indiquer que la taille relative des guêpes parasitoïdes à la taille des corolles des fleurs joue un rôle important dans leur capacité à exploiter le nectar floral (Sagarra, Vincent, Stewart 2001 ; Guigo 2010 ; Beltrà, Tena, Soto 2013). En l'occurrence, la taille moyenne de *T. basalis* est de 1 à 1,3 mm [3], celle de *A. plantensis* de 1,75 à 1,8 mm (Martínez, Duque, Toro 2019), de *A. matricariae* de 2 à 3 mm [2] et celle d'*A. ervi* d'environ 4 mm [1]. Sans pièces buccales adaptées, les espèces de parasitoïdes les plus petites semblent capables d'avoir accès à plus de ressources florales que les grandes espèces.

5.2. Orientation des parasitoïdes face à des stimuli olfactifs

Les réponses des trois espèces de parasitoïdes aux stimuli proposés dans l'olfactomètre étaient très variables et très peu de résultats significatifs ont été mis en évidence avec le dispositif utilisé. Quelques résultats préliminaires sont quand même intéressants à discuter.

Il a pu être démontré que les deux espèces non spécialisées, pour lesquelles *D. plantaginea* est un hôte généraliste (*A. matricariae*) ou n'est pas un hôte (*A. ervi*), n'ont pas de préférence pour les composés individuels ou les plantes entières de pommier. Cela peut s'expliquer par le manque de signaux spécifiques indiquant un hôte d'intérêt. Les plantes produisent des substances volatiles de fond que les plantes émettent naturellement, issues de leur métabolisme (plantes non-stimulées) et des substances volatiles supplémentaires induits quand les herbivores les attaquent (HIPV), qui peuvent donner un signal spécifique aux parasitoïdes de la présence d'un hôte d'intérêt (Mumm, Hilker 2005 ; Liu, Matsuyama, Kainoh 2019).

Nos résultats corroborent avec d'autres études que les parasitoïdes ont un sens de l'odorat très développé, qui leur permet de différencier une large gamme d'odeurs. Liu, Matsuyama, Kainoh 2019 ont montré que les composés individuels n'avaient aucun effet sur le comportement de recherche d'hôtes de la guêpe parasitoïde *Lytopylus rufipes* sur les poiriers japonais. Hodge et al. 2011 signale que l'application d'acide β -aminobutyrique (un stimulateur de défense) dans le sol n'a pas d'effet sur le choix olfactif d'*A. ervi* sur la féverole *V. faba*.

En revanche, Karatolos, Hatcher 2009 ont montré que la stimulation des choux de Bruxelles par application foliaire d'acide acétylsalicylique, l'homologue de l'ASM, a des effets négatifs sur l'émergence d'*Aphidius colemani*. Ils ont également indiqué que cette espèce était capable de différencier les HIPV émis par des plantes attaquées par leur hôte ou par d'autres organismes.

De manière surprenante, *A. ervi* a montré une répulsion pour les pommiers stimulés, ce qui pourrait indiquer la présence d'un composé répulsif émis par l'ASM, ou par la plante traitée. Dans la littérature, aucun effet répulsif sur les guêpes parasitoïdes n'a été rapporté à notre connaissance.

Etonnamment, *A. matricariae* n'a pas été attiré par les COV émis par les pommiers stimulés et non stimulés. Issus d'une souche constituée à partir de momies de *D. plantaginea*, et élevés dans le complexe pommier-PCP, mais nous aurions pu s'attendre à une attraction innée ou la mise en place d'un mécanisme d'apprentissage olfactif pré-imaginal pour localiser des hôtes pour leur future progéniture, avec une attraction pour l'odeur du complexe plante-hôte d'origine comme montré pour *A. ervi*, (Luquet et al. 2020). L'absence d'attraction innée ou acquise observée pourrait s'expliquer par le fait que le dispositif est inadapté, car il ne permet pas d'étudier les individus dans des conditions de vol naturel.

La réponse de *E. persicae* aux pommiers stimulés et non stimulés n'a pas été concluante, probablement en raison du manque de répétitions. Un effet marginalement significatif a été trouvé en faveur des pommiers non stimulés, mais en termes de temps brut, ils passaient plus de temps dans les zones de pommiers stimulés et moins en zone centrale. Cela peut indiquer qu'ils sont plus attirés par le pommier stimulé et qu'ils hésitent moins à choisir. Cette expérience nécessiterait d'être refaite avec un nombre suffisant de répétitions, une fois l'élevage mieux maîtrisé (voir le paragraphe suivant). Si elle était avérée, cette attraction de l'espèce spécialiste *E. persicae*, mais pas des espèces généralistes pour l'odeur du pommier stimulée corroborerait notre hypothèse initiale d'un effet d'attraction limité aux ennemis naturels spécialisés, ce qui limiterait l'efficacité générale potentielle de cette stratégie.

5.3. Limites de l'étude

La principale difficulté rencontrée dans notre étude a été la faiblesse de l'élevage de *Ephedrus persicae*, l'espèce spécialisée pour *D. plantaginea* qui n'a pas permis de produire suffisamment d'individus pour tester les sources de nourriture sur cette espèce, et a fortement limité le nombre de répétitions et de modalités testées dans le test d'attraction pour les odeurs de pommier stimulé. *E. persicae* est une espèce complexe à reproduire en raison de sa susceptibilité à la diapause estivale à la fin du printemps (Bribosia 2004). Dans des conditions de laboratoire, la température et l'humidité relative peuvent être contrôlées, mais même ainsi, il n'a pas été possible d'obtenir un nombre suffisant d'individus, possiblement à cause d'une mauvaise maîtrise des conditions abiotiques (Doigni 2023). Une autre difficulté de cette espèce est que de nombreux pucerons momifiés migrent loin de la plante, de sorte que lorsque les morceaux de plantes ont été coupés et transférés dans les boîtes d'émergence, il n'y avait pas assez de momies. Bribosia et al. 2005 ont été confronté à cette difficulté et l'ont résolue en entourant la plante d'une bande de carton pour piéger les pucerons. Nous avons tenté cette solution avec des bandes de feutre, sans succès.

Décrire le comportement des insectes est complexe, car ils peuvent réagir de façon différente à des conditions et à des stimuli donnés (Roberts et al. 2023). Au cours de nos expériences d'olfactométrie, les conditions environnementales ont beaucoup varié. Les températures minimales et maximales mesurées pendant les périodes de test ont varié de 19 à 28°C, tandis que l'humidité relative a varié de 24 à 69%. Sachant que les guêpes parasitoïdes sont ectothermes, ces variations ont un impact important sur leur comportement (Roberts et al. 2023). La littérature indique que les insectes utilisent la température et l'humidité relative comme informations complémentaires pour trouver leurs hôtes (Roberts et al. 2023). De plus, les expériences d'olfactométrie sont souvent

complétées par d'autres types d'études afin d'obtenir des conclusions plus précises à ce sujet (Ballhorn, Kautz 2013; Luquet et al. 2019).

5.4. Effet systémique des stratégies complémentaires

Les résultats obtenus montrent que le tagète et le basilic ne semblent pas constituer de source de nectar efficace pour les parasitoïdes de *D. plantaginea* sélectionnés pour leur capacité à perturber olfactivement la localisation du pommier par le puceron cendré dans le cadre de la thèse de Louna Rizzi (PSH INRAE Avignon). Elles ne semblent pas fournir de ressources alimentaires pour les ennemis naturels, au moins pour les parasitoïdes de *D. plantaginea*, comme la littérature aurait pu le suggérer. Le tagète et le basilic pourraient même s'avérer néfastes pour les parasitoïdes. Nderitu, Kiptoo 2017 ont trouvé que l'application foliaire d'un extrait produit à partir de *Tagetes erecta* avait des effets létaux (doses sublétals inconnues) sur *A. ervi*. (Ketoh, Glitho, Huignard 2002) ont également constaté que l'extrait d'huiles essentielles d'*O. basilicum* ont une dose sublétal de 0.69 $\mu\text{L/L}$ sur le parasitoïde *Dinarmus basalis*. Les traits fonctionnels associés à la répulsion des ravageurs et à la fourniture de ressources pour les ennemis naturels sont indépendants et leur combinaison au sein d'une même plante est hasardeuse, rendant l'identification de plantes multiservices, efficaces pour plusieurs mécanismes, difficile (Nderitu, Kiptoo 2017; Fabrick, Yool, Spurgeon 2020). Au contraire, la féverole a montré une nouvelle fois constituer une source de nectar efficace pour les espèces de guêpes parasitoïdes étudiées. Il existe plusieurs plantes dont la capacité à fournir une source de nectar efficace aux parasitoïdes a mainte fois été démontré comme sarrasin (*Fagopyrum esculentum* Moench.) et l'alyse (*Lobularia maritima* L.) (Rahat et al. 2005 ; Araj et al. 2006 ; Jado et al. 2019 ; Colazza, Peri, Cusumano 2023). Irvin et al. 2006 ont étudié l'impact de ces deux plantes dans les vergers de pommier en Nouvelle Zélande sur le parasitoïde du carpocapse *Dolichogenidea tasmanica*. Ils ont trouvé que les deux espèces de plante améliorent sa longévité et, que l'alyse améliore la production d'œufs des femelles. Un autre avantage de cette dernière est qu'il s'agit d'une plante persistante, qui n'a pas besoin d'être semée chaque année (Irvin et al. 2006). Cependant la précocité du développement des populations de *D. plantaginea* au printemps, avant la floraison de ces plantes, limite leur intérêt [12]. La féverole qui produit du nectar extrafloral dès début mars semble la plante de service la plus adaptée dans notre cas. Ce cas illustre la difficulté de trouver la combinaison de traits fonctionnels et de caractéristiques agronomiques permettant de mobiliser plusieurs mécanismes contre plusieurs ravageurs (Djian-Caporalino et al. 2020). Une approche combinant des mélanges de plantes présentant chacune des caractéristiques idéales pour un objectif donnée peut sembler plus pertinente (Tilman, Isbell, Cowles 2014). Elle s'accompagne cependant d'une complexification du système, avec des interactions multiples, positives et négatives entre les différentes plantes et les organismes associés, et un effet global variable et difficile à prévoir (Letourneau et al. 2011 ; Ratnadass et al. 2012 ; Tilman, Isbell, Cowles 2014).

L'effet de l'application d'ASM sur l'attraction d'*E. persicae* n'a malheureusement pas pu être solidement démontré dans notre étude, à cause des problèmes de productivité de l'élevage. Cependant, ce produit mais il est connu pour avoir au moins des effets positifs sur le contrôle de *D. plantaginea* et certaines maladies attaquant les pommiers

(Warneys et al., 2018 ; voir section Stimulateurs de défense). Malheureusement, en juin de cette année, le *Règlement d'exécution (UE) 2024/1696* 2024 a été publié, approuvant le retrait de l'Acybenzolar S Methyl à partir du 10 juin 2025, car les effets néfastes sur le système endocrinien de l'homme et d'autres organismes n'ont pu être ni affirmés ni niés (EFSA 2014). De plus certains stimulateurs de défense des plantes peuvent avoir des effets négatifs sur les guêpes parasitoïdes à des doses élevées, comme la réduction du pourcentage d'émergence (Karatolos, Hatcher 2009; Hodge et al. 2011). Cela impliquera des recherches supplémentaires pour trouver des produits de synthèse ou de biocontrôle qui obtiennent des résultats similaires sur des ravageurs sans les contraintes réglementaires de l'application d'un produit phytopharmaceutique et sans effet négatif sur les ennemis naturels pour pouvoir poursuivre le développement de cette stratégie combinée basée sur la stimulation de la défense des plantes. D'autres leviers, physiques, génétiques ou nutritionnels sont envisagés dans le cadre du projet CapZéroPhyto, pour stimuler les défenses du pommier peuvent avoir des effets négatifs sur les guêpes parasitoïdes à des doses élevées, comme la réduction du pourcentage d'émergence (Karatolos, Hatcher 2009; Hodge et al. 2011).

6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude n'a pas montré que la combinaison des deux stratégies basées sur les effets directs et indirects des défenses des plantes permettait d'améliorer les performances des guêpes parasitoïdes. Les pommiers stimulés par l'ASM, connus comme répulsifs pour *D. plantaginea* sont potentiellement attractifs pour *E. persicae*, mais les difficultés élevage ne nous ont pas permis de le prouver. Malheureusement, même si cette attractivité était vérifiée, l'interdiction imminente de ce produit ne permettrait pas d'envisager son emploi dans le futur.

D'autre part, les plantes de tagete et de basilic, ayant montré un effet répulsif sur *D. plantaginea* sont pas en mesure de fournir du nectar aux guêpes parasitoïdes. D'autres variété de tagète et de basilic avec des fleurs plus grandes pourrait être considéré. Certaines espèces largement étudiées à cet effet, comme la féverole, semblent toutefois plus à même de fournir ces ressources. Ces résultats confirment que les plantes fournissant du nectar aux guêpes parasitoïdes doivent être choisies avec prudence. En outre, les fleurs de tagetes et de basilic sont souvent très voyantes par leurs couleurs, mais peuvent être un piège si elles ne fournissent pas efficacement du nectar.

La loi devient de plus en plus stricte dans ses exigences en matière d'approbation des produits synthétiques. Dans ce contexte, nous devons continuer à renforcer les systèmes basés sur la biodiversité, en acceptant l'interaction co-évolutive entre les ravageurs et les ennemis naturels.

Par rapport à l'élevage d'*E. persicae* pour de futurs essais, il faudrait chercher des moyens de piéger les pucerons parasités qui s'échappent à l'extérieur des plantes. Pour les futurs tests d'olfactométrie, il pourrait être envisagé d'utiliser des pièces climatisées, ce qui permettrait un contrôle plus précis des conditions météorologiques. De plus, les enregistrements de chaque répétition pourraient être intégrés, remplaçant ainsi l'observateur qui peut être à l'origine d'erreurs d'enregistrement. En ce qui concerne les composés individuels, l'analyse de différentes doses pourrait être ajoutée. Avec des données fiables sur l'attraction des parasitoïdes spécialistes, l'échelle peut être augmentée et des essais sur le terrain peuvent être conduits.

En synthèse, il serait possible de proposer une stratégie combinant plusieurs leviers mais avec précaution, en sélectionnant un ensemble de plantes de services support d'un ou plusieurs mécanismes couplés à l'application d'un stimulateur de défense à définir. Cette stratégie nécessiterait de nombreuses études préalables envisageant les interactions positives et négatives entre les différentes composantes de la stratégie afin d'optimiser l'effet recherché et de proposer une solution efficace.

7. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

7.1. Bibliographie

AHMED, Faten M. et AL-KHAZRAJI, Hind I., 2024. Seasonal Abundance of Aphids on Apple Cultivars and Their Chemical Control. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. Vol. 1371, no 3, p. 032002. DOI 10.1088/1755-1315/1371/3/032002.

ALJBORY, Zainab et CHEN, Ming-Shun, 2018. Indirect plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Science*. Vol. 25, no 1, pp. 2-23. DOI 10.1111/1744-7917.12436.

AMO, Luisa et al., 2013. Birds exploit herbivore-induced plant volatiles to locate herbivorous prey. *Ecology Letters*. Vol. 16, no 11, pp. 1348-1355. DOI 10.1111/ele.12177.

ANTON, Sylvia et CORTESERO, Anne-Marie, 2022. Plasticity in Chemical Host Plant Recognition in Herbivorous Insects and Its Implication for Pest Control. *Biology*. Vol. 11, no 12, p. 1842. DOI 10.3390/biology11121842.

ARAJ, S. A. et al., 2006. Floral nectar affects longevity of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* and its hyperparasitoid *Dendrocerus aphidum*. *New Zealand Plant Protection*. Vol. 59, pp. 178-183. DOI 10.30843/nzpp.2006.59.4537.

BALLHORN, Daniel J. et KAUTZ, Stefanie, 2013. How useful are olfactometer experiments in chemical ecology research? *Communicative & Integrative Biology*. Vol. 6, no 4, p. e24787. DOI 10.4161/cib.24787.

BANTIS, Filippos, OUZOUNIS, Theoharis et RADOGLU, Kalliopi, 2016. La iluminación LED artificial mejora las características de crecimiento y el contenido fenólico total de *Ocimum basilicum*, pero afecta de forma variable el éxito del trasplante. *Scientia Horticulturae*. Vol. 198, pp. 277-283. DOI 10.1016/j.scienta.2015.11.014.

BARDA, Myrto et al., 2024. Flower morphology and nectar quality traits in faba bean affect attraction to bees. *Journal of Applied Entomology*. Vol. 148, no 1, pp. 57-73. DOI 10.1111/jen.13208.

BARITAU, O. et al., 1992. Effects of drying and storage of herbs and spices on the essential oil. Part I. Basil, *Ocimum basilicum* L. *Flavour and Fragrance Journal*. Vol. 7, no 5, pp. 267-271. DOI 10.1002/ffj.2730070507.

- BARRERA, Erick De la et NOBEL, Park S., 2004. Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. *Trends in Plant Science*. Vol. 9, no 2, pp. 65-69. DOI 10.1016/j.tplants.2003.12.003.
- BATTAGLIA, Donatella et al., 2000. Physical and chemical cues influencing the oviposition behaviour of *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 94, no 3, pp. 219-227. DOI 10.1046/j.1570-7458.2000.00623.x.
- BELTRÀ, Aleixandre, TENA, Alejandro et SOTO, Antonia, 2013. Reproductive strategies and food sources used by *Acerophagus sp.* near *coccos*, a new successful parasitoid of the invasive mealybug *Phenacoccus peruvianus*. *Journal of Pest Science*. Vol. 86, no 2, pp. 253-259. DOI 10.1007/s10340-012-0475-5.
- BENGTSSON, Marie et al., 2001. Plant Odor Analysis of Apple: Antennal Response of Codling Moth Females to Apple Volatiles during Phenological Development. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. Vol. 49, no 8, pp. 3736-3741. DOI 10.1021/jf0100548.
- BLACKMAN, R. L. et EASTOP, V. F., 1994. Aphids on the world's trees: an identification and information guide. *Bulletin of Entomological Research*. Vol. 85, no 2, pp. 305-306. DOI 10.1017/S0007485300034465.
- BOGDANOVIĆ, Ana Mitrovski et al., 2009. Sexual dimorphism in *Ephedrus persicae* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae): intraspecific variation in size and shape. *The Canadian Entomologist*. Vol. 141, no 6, pp. 550-560. DOI 10.4039/n09-029.
- BOIVIN, Guy, HANCE, Thierry et BRODEUR, Jacques, 2012. Aphid parasitoids in biological control. *Canadian Journal of Plant Science*. Vol. 92, no 1, pp. 1-12. DOI 10.4141/cjps2011-045.
- BRAUN, Kelton T., 2020. *A Structural Investigation of Floral Nectaries in Disk and Ray Florets of Seven North American Aster Species (Asteraceae: Astereae)*. Master thesis Saskatchewan, Canada : University of Saskatchewan.
- BRIBOSIA, E. et al., 2004. Assessing the suitability of alternative host aphids for *Ephedrus persicae* Froggatt (Hymenoptera: Braconidae), the main parasitoid attacking *Dysaphis plantaginea* (Passerini) (Homoptera: Aphididae) in Belgian apple orchards. In : SIMON, J. C. et al. (éd.), *APHIDS IN A NEW MILLENNIUM*, pp. 269-274 [en ligne]. Paris : Inst Natl Recherche Agronomique. 2004. 6 p. SCIENCE UPDATE. ISBN 978-2-7380-1113-8. Disponible à l'adresse : <https://www.webofscience.com/wos/woscc/full-record/WOS:000189426400040> [consulté le 23 août 2024]. Web of Science ID: WOS:000189426400040
- BRIBOSIA, Emmanuel, 2004. *Experimental study on the utilisation of substitute food resources by parasitic wasps and syrphid Aies attacking the rosy apple aphid Dysaphis plantaginea (Passerini) (Homoptera: Aphididae)*. Thèse doctorale . Bruxelles, Belgique : Université libre de Bruxelles.
- BRIBOSIA, Emmanuel et al., 2005. In-field production of parasitoids of *Dysaphis plantaginea* by using the rowan aphid *Dysaphis sorbi* as substitute host. *BioControl*. Vol. 50, no 4, pp. 601-610. DOI 10.1007/s10526-004-5526-2.
- BROOKS, Mollie E. et al., 2017. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*. Vol. 9, no 2, pp. 378-400. DOI 10.32614/RJ-2017-066.

- CASTELLA, Claude et al., 2022. Un olfactomètre tubulaire dynamique pour évaluer l'effet répulsif des plantes sur les pucerons. *NOV'AE*. Vol. Numéro Régulier, no 07. DOI <https://doi.org/10.17180/novae-2022-NO-art07>.
- CHANDRAKUMARA, K, ISHWARYALAKSHMI, K et DHILLON, M, 2023. Impact of Pesticide Usage on Biodiversity. *Annals of Multidisciplinary Research, Innovation and Technology*. Vol. 2, no 2, pp. 16-22.
- CHEN, Z. et al., 2012. Phototactic behaviour in *Aphidius gifuensis* (Hymenoptera: Braconidae). *Biocontrol Science and Technology*. Vol. 22, no 3, pp. 271-279. DOI 10.1080/09583157.2012.655261.
- CHRISTAKI, Efterpi et al., 2012. Aromatic Plants as a Source of Bioactive Compounds. *Agriculture*. Vol. 2, no 3, pp. 228-243. DOI 10.3390/agriculture2030228.
- CHWIL, Mirosława, 2007. Flowering pattern, the structure of nectary surface and nectar secretion in two varieties of *Ocimum basilicum* L. *Acta Agrobotanica*. Vol. 60, no 1, pp. 55-65. DOI 10.5586/aa.2007.006.
- COLAZZA, Stefano, PERI, Ezio et CUSUMANO, Antonino, 2023. Chemical Ecology of Floral Resources in Conservation Biological Control. *Annual Review of Entomology*. Vol. 68, pp. 13-29. DOI 10.1146/annurev-ento-120220-124357.
- CORBET, Sarah A., 2000. Butterfly nectaring flowers: butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 96, no 3, pp. 289-298. DOI 10.1046/j.1570-7458.2000.00708.x.
- COX, D. R., 1972. Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*. Vol. 34, no 2, pp. 187-202. DOI 10.1111/j.2517-6161.1972.tb00899.x.
- DARDOURI, Tarek, 2018. *Implication des composés organiques volatils dans la capacité des plantes de service à perturber le comportement et les performances de Myzus persicae Sulzer, le puceron vert du pêcher*. Thèse doctorale . Avignon, France : Université d'Avignon.
- DASSOU, Anicet et TIXIER, Philippe, 2016. Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. *Ecology and Evolution*. Vol. 6, no 4, pp. 1143-1153. DOI 10.1002/ece3.1917.
- DIB, Hazem et al., 2010. The role of natural enemies on the population dynamics of the rosy apple aphid, *Dysaphis plantaginea* Passerini (Hemiptera: Aphididae) in organic apple orchards in south-eastern France. *Biological Control*. Vol. 55, no 2, pp. 97-109. DOI 10.1016/j.biocontrol.2010.07.005.
- DJIAN-CAPORALINO, Caroline et al., 2020. Agrosystèmes légumiers: les plantes de service contre les bioagresseurs. *Infos CTIFL*. p. 23.
- DOIGNI, Maxime, 2023. *Étude de l'impact de la température sur la compétition interspécifique entre les parasitoïdes de pucerons Aphidius matricariae Haliday et Ephedrus persicae Froggatt*. Mémoire de master . Ottignies-Louvain-la-Neuve, Belgique : Université catholique de Louvain.
- DUC, Gérard et al., 2015. Faba Bean. In : DE RON, Antonio M. (éd.), *Grain Legumes*, pp. 141-178. New York, NY : Springer. ISBN 978-1-4939-2797-5. DOI 10.1007/978-1-4939-2797-5_5.

- EFSA, 2014. Conclusion on the peer review of the pesticide risk assessment of the active substance acibenzolar-S-methyl. *EFSA Journal*. Vol. 12, no 8, p. 3691. DOI 10.2903/j.efsa.2014.3691.
- EVANS, Edward W., 2009. Lady beetles as predators of insects other than Hemiptera. *Biological Control*. Vol. 51, no 2, pp. 255-267. DOI 10.1016/j.biocontrol.2009.05.011.
- FABRICK, Jeffrey A., YOOL, Andrea J. et SPURGEON, Dale W., 2020. Insecticidal activity of marigold *Tagetes patula* plants and foliar extracts against the hemipteran pests, *Lygus hesperus* and *Bemisia tabaci*. DESNEUX, Nicolas (éd.), *PLOS ONE*. Vol. 15, no 5, p. e0233511. DOI 10.1371/journal.pone.0233511.
- FAGAN, Thomas et al., 2014. *Companion planting effects of insecticidal marigolds and nitrogen fixing legumes on growth and protection*. [en ligne]. Michigan, USA : University of Michigan Biological Station. Working Paper . Disponible à l'adresse : <http://deepblue.lib.umich.edu/handle/2027.42/110135> [consulté le 16 juillet 2024].
- FERNÁNDEZ, G., 2012. *The effect of the aphid sex pheromone on the aphid Myzus persicae and its parasitoid Aphidius colemani*. Thèse doctorale . Southampton, United Kingdom : University of Southampton.
- FERRAGUENA, Khadidja et REFEH, AchouakLyinda, 2018. *Les insectes butineurs de la fève (Vicia faba L.) (Fabaceae) et du Cerisier (Prunus avium L.) (Rosaceae) et leur rôle dans la pollinisation de ces deux cultures en région de Constantine*. . Mémoire de master . Constantine, Algérie : Université des Frères Mentouri.
- FRANCK, Gertrud, 1983. *Companion planting: successful gardening the organic way* [en ligne]. Wellingborough, Northamptonshire, England : New York, N.Y : Thorsons Pub. Group ; Distributed by Sterling Pub. Co. ISBN 978-0-7225-0694-3. Disponible à l'adresse : <https://www.soilandhealth.org/wp-content/uploads/0302hsted/030217franck/franck.pdf#page=28.14>
- FRISON, E, 2016. *From uniformity to diversity: a paradigm shift from industrial agriculture to diversified agroecological systems* [en ligne]. Louvain-la-Neuve, Belgium : IPES. Disponible à l'adresse : <https://hdl.handle.net/10568/75659> [consulté le 16 avril 2024].
- FÜRSTENBERG-HÄGG, Joel, ZAGROBELNY, Mika et BAK, Søren, 2013. Plant Defense against Insect Herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 14, no 5, pp. 10242-10297. DOI 10.3390/ijms140510242.
- GIACOMUZZI, Valentino et al., 2017. Diel rhythms in the volatile emission of apple and grape foliage. *Phytochemistry*. Vol. 138, pp. 104-115. DOI 10.1016/j.phytochem.2017.03.001.
- GIRI, M. K. et al., 1982. Behavior, net reproduction, longevity, and mummy-stage survival of *Aphidius matricariae* [Hym. Aphidiidae]. *Entomophaga*. Vol. 27, no 2, pp. 147-153. DOI 10.1007/BF02375222.
- GIUNTI, G. et al., 2015. Parasitoid learning: Current knowledge and implications for biological control. *Biological Control*. Vol. 90, pp. 208-219. DOI 10.1016/j.biocontrol.2015.06.007.

- GOLIJAN, Jelena et MARKOVIĆ, Dimitrije, 2018. The benefits of organic production of medicinal and aromatic plants in intercropping system. *Acta agriculturae Serbica*. Vol. 23, no 45, pp. 61-76. DOI 10.5937/AASer1845061G.
- GONG, Bin et ZHANG, Guangfu, 2014. Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense. *Acta Ecologica Sinica*. Vol. 34, no 6, pp. 325-336. DOI 10.1016/j.chnaes.2013.07.010.
- GONG, Bing et al., 2024. Intercropping with aromatic plants enhances natural enemy communities facilitating pest suppression in tea plantations. *Arthropod-Plant Interactions*. DOI 10.1007/s11829-024-10074-5.
- GOSSA, Aynalem Gebre et al., 2023. The chemotypes of Ethiopian *Ocimum basilicum* L. (sweet basil) germplasms. *South African Journal of Botany*. Vol. 163, pp. 348-357. DOI 10.1016/j.sajb.2023.10.062.
- GURUNG, Sandhya, KOJU, Neel et KOJU, Narayan, 2020. Diversity of pollinators in marigold (*Tagetes erecta* L.) in a core area of Kathmandu Valley, Nepal. *Nepal Journal of Environmental Science*. Vol. 8, pp. 29-38. DOI 10.3126/njes.v8i1.35538.
- HE, X.Z., WANG, Q. et TEULON, D.A.J., 2005. The effect of parasitism by *Aphidius ervi* on development and reproduction of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *New Zealand Plant Protection*. Vol. 58, pp. 202-207. DOI 10.30843/nzpp.2005.58.4273.
- HENRY, Lee M., ROITBERG, Bernard D. et GILLESPIE, David R., 2008. Host-range evolution in *Aphidius* parasitoids: fidelity, virulence and fitness trade-offs on an ancestral host. *Evolution*. Vol. 62, no 3, pp. 689-699. DOI 10.1111/j.1558-5646.2007.00316.x.
- HERVÉ, Maxime, 2013. *sequenceR: une interface d'encodage de séquences comportementales*. .
- HODGE, Simon et al., 2011. The effects of a plant defence priming compound, β -aminobutyric acid, on multitrophic interactions with an insect herbivore and a hymenopterous parasitoid. *BioControl*. Vol. 56, no 5, pp. 699-711. DOI 10.1007/s10526-011-9344-z.
- HOWE, Gregg A. et SCHALLER, Andreas, 2008. Direct Defenses in Plants and Their Induction by Wounding and Insect Herbivores. In : SCHALLER, Andreas (éd.), *Induced Plant Resistance to Herbivory*, pp. 7-29. Dordrecht : Springer Netherlands. ISBN 978-1-4020-8182-8. DOI 10.1007/978-1-4020-8182-8_1.
- HUFBAUER, Ruth A. et RODERICK, George K., 2005. Microevolution in biological control: Mechanisms, patterns, and processes. *Biological Control*. Vol. 35, no 3, pp. 227-239. DOI 10.1016/j.biocontrol.2005.04.004.
- IRVIN, N. A. et al., 2006. The effects of floral understoreys on parasitism of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) on apples in New Zealand. *Agricultural and Forest Entomology*. Vol. 8, no 1, pp. 25-34. DOI 10.1111/j.1461-9555.2006.00285.x.
- JACOBS, John J.M.R. et al., 1994. Thiophene synthesis and distribution in young developing plants of *Tagetes patula* and *Tagetes erecta*. *Journal of Experimental Botany*. Vol. 45, no 279, pp. 1459-1466.

- JADO, Rana Hasan et al., 2019. Floral resources to enhance the potential of the parasitoid *Aphidius colemani* for biological control of the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Applied Entomology*. Vol. 143, no 1-2, pp. 34-42. DOI 10.1111/jen.12556.
- JAMONT, Marie, CRÉPELLIÈRE, Solène et JALOUX, Bruno, 2013. Effect of extrafloral nectar provisioning on the performance of the adult parasitoid *Diaeretiella rapae*. *Biological Control*. Vol. 65, no 2, pp. 271-277. DOI 10.1016/j.biocontrol.2013.01.010.
- JAMONT, Marie, DUBOIS-POT, Charles et JALOUX, Bruno, 2014. Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic and Applied Ecology*. Vol. 15, no 2, pp. 151-160. DOI 10.1016/j.baae.2014.01.001.
- JIMÉNEZ, E, 2009. *Métodos de Control de Plagas* [en ligne]. 1. Managua, Nicaragua : Universidad Nacional Agraria. Disponible à l'adresse : <https://www.casadeinsecticidas.com.ar/imgprod/Metodos%20para%20control%20de%20plagas.pdf> [consulté le 22 avril 2024].
- JONES, Ian, KOPTUR, Suzanne et WETTBERG, Eric, 2017. The use of extrafloral nectar in pest management: overcoming context dependence. *College of Agriculture and Life Sciences Faculty Publications*. DOI 10.1111/1365-2664.12778.
- JOUHET, Eloise et al., 2022. Plantes de service. In : INRAE (éd.), *Dictionnaire d'Agroécologie*. DOI 10.17180/xxv9-mx71.
- KAPLAN, Ian et al., 2008. Constitutive and induced defenses to herbivory in above- and belowground plant tissues. *Ecology*. Vol. 89, no 2, pp. 392-406. DOI 10.1890/07-0471.1.
- KARATOLOS, N. et HATCHER, P. E., 2009. The effect of acetylsalicylic acid and oxalic acid on *Myzus persicae* and *Aphidius colemani*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 130, no 1, pp. 98-105. DOI 10.1111/j.1570-7458.2008.00797.x.
- KARBAN, R. et MYERS, J. H., 1989. Induced Plant Responses to Herbivory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 20, no Volume 20, 1989, pp. 331-348. DOI 10.1146/annurev.es.20.110189.001555.
- KARKANIS, Anestis et al., 2018. Faba Bean Cultivation – Revealing Novel Managing Practices for More Sustainable and Competitive European Cropping Systems. *Frontiers in Plant Science*. Vol. 9. DOI 10.3389/fpls.2018.01115.
- KASSAMBARA, Alboukadel et al., 2021. *survminer: Drawing Survival Curves using « ggplot2 »* [logiciel]. Version 0.4.9. 9 mars 2021. [consulté le 21 juillet 2024]. Disponible à l'adresse : <https://cran.r-project.org/web/packages/survminer/index.html> [consulté le 21 juillet 2024].
- KETOH, Guillaume K., GLITHO, Adole I. et HUIGNARD, Jacques, 2002. Susceptibility of the Bruchid *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its Parasitoid *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) to Three Essential Oils. *Journal of Economic Entomology*. Vol. 95, no 1, pp. 174-182. DOI 10.1603/0022-0493-95.1.174.

- KHAN, Zeyaur et al., 2016. Push-Pull: Chemical Ecology-Based Integrated Pest Management Technology. *Journal of Chemical Ecology*. Vol. 42, no 7, pp. 689-697. DOI 10.1007/s10886-016-0730-y.
- KING, Bethia, 1988. Sex-Ratio Manipulation in Response to Host Size by the Parasitoid Wasp *Spalangia Cameroni*: A Laboratory Study. *Evolution*. Vol. 42, no 6, pp. 1190-1198. DOI 10.1111/j.1558-5646.1988.tb04179.x.
- KLINGAUF, F. A., 1988. Are Feasible Methods for an Ecological Pest Control in View? *Ecological Bulletins*. No 39, pp. 74-81.
- KÖPKE, Ulrich et NEMECEK, Thomas, 2010. Ecological services of faba bean. *Field Crops Research*. Vol. 115, no 3, pp. 217-233. DOI 10.1016/j.fcr.2009.10.012.
- LAFFON, Ludivine et al., 2022. Conservation Biological Control of Codling Moth (*Cydia pomonella*): Effects of Two Aromatic Plants, Basil (*Ocimum basilicum*) and French Marigolds (*Tagetes patula*). *Insects*. Vol. 13, no 10, p. 908. DOI 10.3390/insects13100908.
- LE GUIGO, Pauline, 2010. *Interactions tritrophiques entre des Brassicacées, des pucerons et un parasitoïde : Importance des plantes hôtes et des plantes voisines*. . Thèse de doctorat . Angers, France : Université d'Angers.
- LEFEVERE, Hannes, BAUTERS, Lander et GHEYSEN, Godelieve, 2020. Salicylic Acid Biosynthesis in Plants. *Frontiers in Plant Science*. Vol. 11. DOI 10.3389/fpls.2020.00338.
- LETOURNEAU, Deborah K. et al., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*. Vol. 21, no 1, pp. 9-21. DOI 10.1890/09-2026.1.
- LIU, Chia-Ming, MATSUYAMA, Shigeru et KAINOH, Yooichi, 2019. Synergistic Effects of Volatiles from Host-Infested Plants on Host-Searching Behavior in the Parasitoid Wasp *Lytopylus rufipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology*. Vol. 45, no 8, pp. 684-692. DOI 10.1007/s10886-019-01088-y.
- LIU, Zhihui et al., 2024. Combination of functional plants conserves predators, repels pests, and enhances biological control of *Aphis spiraecola* in apple orchards. *Biological Control*. Vol. 192, p. 105512. DOI 10.1016/j.biocontrol.2024.105512.
- LÓPEZ, Aristóbulo, 2000. *Control biológico componente fundamental del MIP: origen, definiciones y conceptos básicos*. [en ligne]. Agrosavia. Disponible à l'adresse : <https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/16352> [consulté le 10 juin 2024].
- LU, Zhong-Xian et al., 2014. Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect Science*. Vol. 21, no 1, pp. 1-12. DOI 10.1111/1744-7917.12000.
- LÜDECKE, Daniel, 2018. ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *Journal of Open Source Software*. Vol. 3, no 26, p. 772. DOI 10.21105/joss.00772.
- LUNDGREN, Jonathan G., 2009. Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*. Vol. 51, no 2, pp. 294-305. DOI 10.1016/j.biocontrol.2009.05.016.

LUNDIN, Ola, 2023. Distribución de los servicios de polinización de la haba (*Vicia faba* L.) entre abejas melíferas controladas y abejas silvestres. *Basic and Applied Ecology*. Vol. 71, pp. 9-17. DOI 10.1016/j.baae.2023.05.006.

LUQUET, Martin et al., 2019. Early Olfactory Environment Influences Antennal Sensitivity and Choice of the Host-Plant Complex in a Parasitoid Wasp. *Insects*. Vol. 10, no 5, p. 127. DOI 10.3390/insects10050127.

LUQUET, Martin et al., 2020. Early experience influences several steps of the host selection process differentially in *Aphidius ervi* (Hymenoptera, Braconidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*. Vol. 23, no 4, pp. 1235-1240. DOI 10.1016/j.aspen.2020.10.003.

MAČUKANOVIĆ, M. P., RANČIĆ, D. V. et DAJIĆ, Z. P., 2007. Floral nectaries of basil (*Ocimum basilicum*): Morphology, anatomy and possible mode of secretion. *South African Journal of Botany*. Vol. 73, no 4, pp. 636-641. DOI 10.1016/j.sajb.2007.06.008.

MARDOC, Gabin, 2023. *Étude des effets de traitements physiques sur les profils de composés organiques volatils de plantes de service, et leurs conséquences potentielles sur Dysaphis plantaginea, puceron cendré du pommier*. . Mémoire de stage . Montpellier : Institut Agro.

MARTIN, Lynn B., HAWLEY, Dana M. et ARDIA, Daniel R., 2011. An introduction to ecological immunology. *Functional Ecology*. Vol. 25, no 1, pp. 1-4.

MAXSON-STEIN, Kimberly et al., 2002. Effect of Treating Apple Trees with Acibenzolar- S -Methyl on Fire Blight and Expression of Pathogenesis-Related Protein Genes. *Plant Disease*. Vol. 86, no 7, pp. 785-790. DOI 10.1094/PDIS.2002.86.7.785.

MEDINA, Rosalinda (éd.), 2019. *Flora del Valle de Tehuacán - Cuicatlán*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Lamiaceae. ISBN 978-607-30-1790-9.

MOORE, J. P. et al., 2003. The use of clip cages to restrain insects reduces leaf expansion systemically in *Rumex obtusifolius*. *Ecological Entomology*. Vol. 28, no 2, pp. 239-242. DOI 10.1046/j.1365-2311.2003.00490.x.

MORENO-DELAFUENTE, Ana et al., 2020. Effects of a Salicylic Acid Analog on *Aphis gossypii* and Its Predator *Chrysoperla carnea* on Melon Plants. *Agronomy*. Vol. 10, no 11, p. 1830. DOI 10.3390/agronomy10111830.

MUMM, Roland et HILKER, Monika, 2005. The Significance of Background Odour for an Egg Parasitoid to Detect Plants with Host Eggs. *Chemical Senses*. Vol. 30, no 4, pp. 337-343. DOI 10.1093/chemse/bji028.

NDERITU, Peris et KIPTOO, Judith, 2017. Potential of Botanical Extracts in the Control of Kale Aphids (*Brevicoryne brassicaea*) and Their Effect on the Parasitic Wasp (*Aphidius ervi*). *Asian Research Journal of Agriculture*. Vol. 4, pp. 1-6. DOI 10.9734/ARJA/2017/29849.

NERI, Fernanda et al., 2012. Morpho-agronomic trait comparisons among *Tagetes patula* L. cultivars. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental*. Vol. 18.

NURMANSYAH, ALGHAMDI, Salem et MIGDADI, Hussein, 2020. Morphological diversity of faba bean (*Vicia faba* L.) M2 mutant populations induced by gamma

radiation and diethyl sulfate. *Journal of King Saud University - Science*. Vol. 32, no 2, pp. 1647-1658. DOI 10.1016/j.jksus.2019.12.024.

O'DONNELL, D. J., 1987. Larval development and the determination of the number of instars in aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. Vol. 16, no 1, pp. 3-15. DOI 10.1016/0020-7322(87)90052-3.

PÅLSSON, Joakim et al., 2022. Attract, reward and disrupt: responses of pests and natural enemies to combinations of habitat manipulation and semiochemicals in organic apple. *Journal of Pest Science*. Vol. 95, no 2, pp. 619-631. DOI 10.1007/s10340-021-01410-2.

PARKER, Joyce E. et al., 2013. Companion Planting and Insect Pest Control. In : *Weed and Pest Control - Conventional and New Challenges*. IntechOpen. ISBN 978-953-51-0984-6. DOI 10.5772/55044.

PAROLIN, Pia et al., 2012. Secondary plants used in biological control: A review. *International Journal of Pest Management*. Vol. 58, no 2, pp. 91-100. DOI 10.1080/09670874.2012.659229.

PATT, Joseph M., HAMILTON, George C. et LASHOMB, James H., 1997. Foraging success of parasitoid wasps on flowers: interplay of insect morphology, floral architecture and searching behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 83, no 1, pp. 21-30. DOI 10.1046/j.1570-7458.1997.00153.x.

PÉREZ, R et al., 2013. Biotechnological Approaches to Study Plant Responses to Stress. *BioMed Research International*. Vol. 2013, no 1, pp. 1-10. DOI 10.1155/2013/654120.

PETROVIĆ, Andjeljko, 2022. Sizing the Knowledge Gap in Taxonomy: The Last Dozen Years of Aphidiinae Research. *Insects*. Vol. 13, no 2, p. 170. DOI 10.3390/insects13020170.

PETTERSSON, Jan, 1970. An Aphid Sex Attractant. *Insect Systematics & Evolution*. Vol. 1, no 1, pp. 63-73. DOI 10.1163/187631270X00357.

PICKETT, John A. et al., 2010. Companion Cropping to Manage Parasitic Plants. *Annual Review of Phytopathology*. Vol. 48, no Volume 48, 2010, pp. 161-177. DOI 10.1146/annurev-phyto-073009-114433.

PINGALI, Prabhu L., 2012. Green Revolution: Impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 109, no 31, pp. 12302-12308. DOI 10.1073/pnas.0912953109.

PREISSER, Evan L. et al., 2007. Underground herbivory and the costs of constitutive defense in tobacco. *Acta Oecologica*. Vol. 31, no 2, pp. 210-215. DOI 10.1016/j.actao.2006.09.004.

R CORE TEAM, 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [logiciel]. Version 4.4.0. 2024. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible à l'adresse : <https://www.R-project.org/>

RAHAT, Samina et al., 2005. Effect of plant nectars on adult longevity of the stinkbug parasitoid, *Trissolcus basalus*. *International Journal of Pest Management*. Vol. 51, no 4, pp. 321-324. DOI 10.1080/09670870500312778.

- RAJU, A. J. Solomon, 1989. Reproductive Ecology of *Ocimum americanum* L. and *O. basilicum* L. (Lamiaceae) in India. *Plant Species Biology*. Vol. 4, no 2, pp. 107-116. DOI 10.1111/j.1442-1984.1989.tb00052.x.
- RAKSHSHANI, Ehsan et al., 2019. Review of Aphidiinae parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of the Middle East and North Africa: key to species and host associations. *European Journal of Taxonomy*. No 552. DOI 10.5852/ejt.2019.552.
- RAMÍREZ, Marco Antonio, 2020. El uso de pesticidas en la agricultura y su desorden ambiental. *Revista Enfermería la Vanguardia*. Vol. 6, no 2, pp. 40-47. DOI 10.35563/revan.v6i2.210.
- RATNADASS, Alain et al., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development*. Vol. 32, no 1, pp. 273-303. DOI 10.1007/s13593-011-0022-4.
- RAZO-BELMAN, Rosario et OZUNA, César, 2023. Volatile Organic Compounds: A Review of Their Current Applications as Pest Biocontrol and Disease Management. *Horticulturae*. Vol. 9, no 4, p. 441. DOI 10.3390/horticulturae9040441.
- Règlement d'exécution (UE) 2024/1696*, 2024 [en ligne]. Disponible à l'adresse : http://data.europa.eu/eli/reg_impl/2024/1696/oj/fra [consulté le 17 août 2024].
Legislative Body: COM, SANTE
- REGNAULT-ROGER, Catherine, 1997. The potential of botanical essential oils for insect pest control. *Integrated Pest Management Reviews*. Vol. 2, no 1, pp. 25-34. DOI 10.1023/A:1018472227889.
- RIZZI, Louna, 2022. *Effets l'introduction et de la gestion de plantes de services sur le paysage olfactif et la régulation de pucerons en arboriculture fruitière* [en ligne]. These en préparation . Avignon : École doctorale Agrosociences et Sciences. Disponible à l'adresse : <https://theses.fr/s379264> [consulté le 21 août 2024].
- ROBERTS, Joe M. et al., 2023. Scents and sensibility: Best practice in insect olfactometer bioassays. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 171, no 11, pp. 808-820. DOI 10.1111/eea.13351.
- RODRÍGUEZ-PEÑA, Álvaro et al., 2022. Effects of Chemical Products on Fire Blight Suppression, and Fruit Production and Quality in Apple (*Malus domestica* Borkh.) cv. Golden Glory. *Phyton*. Vol. 91, no 7, pp. 1341-1351. DOI 10.32604/phyton.2022.019728.
- ROGERS, C. E., 1985. Extrafloral Nectar: Entomological Implications. *Bulletin of the Entomological Society of America*. Vol. 31, no 3, pp. 15-20. DOI 10.1093/besa/31.3.15.
- SAGARRA, L.A., VINCENT, C. et STEWART, R.K., 2001. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research*. Vol. 91, no 5, pp. 363-367. DOI 10.1079/BER2001121.
- SANTON, Matteo et al., 2023. A versatile workflow for linear modelling in R. *Frontiers in Ecology and Evolution*. Vol. 11. DOI 10.3389/fevo.2023.1065273.
- SCHOBBER, Patrick et VETTER, Thomas R., 2021. Kaplan-Meier Curves, Log-Rank Tests, and Cox Regression for Time-to-Event Data. *Anesthesia & Analgesia*. Vol. 132, no 4, p. 969. DOI 10.1213/ANE.00000000000005358.

- SIERRA, Jorge et TOURNEBIZE, Régis, 2019. *Fixation symbiotique d'azote par les légumineuses en association. Résultats obtenus en Guadeloupe*. [en ligne]. Inconnu. Other 9. Disponible à l'adresse : <https://hal.science/hal-02373208> [consulté le 16 juillet 2024].
- SINGH, Arvinder et LAISHRAM, Nomita, 2011. Properties of essential oils: a review. *Indian Perfumer*.
- SINGH, Ram J. et JAUHAR, Prem P., 2005. *Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement: Grain Legumes, Volume I*. CRC Press. ISBN 978-0-203-48928-4.
- SONG, Beizhou et HAN, Zhenhai, 2020. Assessment of the biocontrol effects of three aromatic plants on multiple trophic levels of the arthropod community in an agroforestry ecosystem. *Ecological Entomology*. Vol. 45, no 4, pp. 831-839. DOI 10.1111/een.12858.
- SOUZA, Ivana et al., 2018. Effects of marigold on the behavior, survival and nutrient reserves of *Aphidius platensis*. *Biocontrol*. Vol. 63, no 4, pp. 543-553. DOI 10.1007/s10526-018-9882-8. DOI: 10.1007/s10526-018-9882-8MAG ID: 2802467222S2ID: b9dd992846cf2ba90d9a68a3a097458c22560bdd
- SOUZA, Ivana et al., 2021. A parasitoid's dilemma between food and host resources: the role of volatiles from nectar-providing marigolds and host-infested plants attracting *Aphidius platensis*. *The Science of Nature*. Vol. 109, no 1, p. 9. DOI 10.1007/s00114-021-01780-8.
- SUTHERLAND, O. R. W. et HUTCHINS, R. F. N., 1972. α -farnesene, a Natural Attractant for Codling Moth Larvae. *Nature*. Vol. 239, no 5368, pp. 170-170. DOI 10.1038/239170a0.
- TAHVANAINEN, Jorma O. et ROOT, Richard B., 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*. Vol. 10, no 4, pp. 321-346. DOI 10.1007/BF00345736.
- TILMAN, David, ISBELL, Forest et COWLES, Jane M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 45, no Volume 45, 2014, pp. 471-493. DOI 10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917.
- TOMOVA, Blagovesta S., WATERHOUSE, John S. et DOBERSKI, Julian, 2005. The effect of fractionated *Tagetes* oil volatiles on aphid reproduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 115, no 1, pp. 153-159. DOI 10.1111/j.1570-7458.2005.00291.x.
- TORRES, C. et GALETTO, L., 2002. Are Nectar Sugar Composition and Corolla Tube Length Related to the Diversity of Insects that Visit Asteraceae Flowers? *Plant Biology*. Vol. 4, pp. 360-366. DOI 10.1055/s-2002-32326.
- TOUGERON, Kévin et al., 2021. Effects of Constant versus Fluctuating Temperatures on Fitness Indicators of the Aphid *Dysaphis plantaginea* and the Parasitoid *Aphidius matricariae*. *Insects*. Vol. 12, no 10, p. 855. DOI 10.3390/insects12100855.
- TURLINGS, Ted C. J. et WÄCKERS, Felix, 2004. Recruitment of predators and parasitoids by herbivore-injured plants. In : MILLAR, Jocelyn G. et CARDÉ, Ring T.

- (éd.), *Advances in Insect Chemical Ecology*, pp. 21-75. Cambridge : Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-79275-2. DOI 10.1017/CBO9780511542664.003.
- VARGA, Filip et al., 2017. Morphological and biochemical intraspecific characterization of *Ocimum basilicum* L. *Industrial Crops and Products*. Vol. 109, pp. 611-618. DOI 10.1016/j.indcrop.2017.09.018.
- VEVAI, E. J., 1942. On the bionomics of *Aphidius matricariae* Hal., a braconid parasite of *Myzus persicae* Sulz. *Parasitology*. Vol. 34, no 2, pp. 141-151. DOI 10.1017/S0031182000016115.
- VISSER, Marcel E., 1994. The Importance of Being Large: The Relationship between Size and Fitness in Females of the Parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Animal Ecology*. Vol. 63, no 4, pp. 963-978. DOI 10.2307/5273.
- VLOT, A. Corina et al., 2021. Systemic propagation of immunity in plants. *New Phytologist*. Vol. 229, no 3, pp. 1234-1250. DOI 10.1111/nph.16953.
- WAR, Abdul Rashid et al., 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*. Vol. 7, no 10, pp. 1306-1320. DOI 10.4161/psb.21663.
- WARABIEDA, Wojciech, 2015. The effect of methyl jasmonate and acibenzolar-S-methyl on the populations of the European red mite (*Panonychus ulmi* Koch) and *Typhlodromus pyri* Scheut. in apple orchards, as well as on the yield and growth of apple trees. *International Journal of Acarology*. Vol. 41, no 2, pp. 100-107. DOI 10.1080/01647954.2015.1016104.
- WARNEYS, Romain et al., 2018. Acibenzolar-S-Methyl Reprograms Apple Transcriptome Toward Resistance to Rosy Apple Aphid. *Frontiers in Plant Science*. Vol. 9. DOI 10.3389/fpls.2018.01795.
- ZAVALA, Jorge Alberto, 2010. Respuestas inmunológicas de las plantas frente al ataque de insectos. *Universidad Católica Argentina*. Vol. 20, no 117, pp. 52-59.
- ZEPEDA-PAULO, Francisca A. et al., 2013. Adaptive evolution of a generalist parasitoid: implications for the effectiveness of biological control agents. *Evolutionary Applications*. Vol. 6, no 6, pp. 983-999. DOI 10.1111/eva.12081.
- ZHU, Pingyang et al., 2023. Extrafloral and floral nectar promote biocontrol services provided by parasitoid wasps to rice crops. *Entomologia Generalis*. Vol. 43, no 5, pp. 971-979. DOI 10.1127/entomologia/2023/1925.
- ŽIKIĆ, Vladimir et al., 2009. Morphological Characterization of *Ephedrus persicae* Biotypes (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in the Palaearctic. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 102, no 1, pp. 1-11. DOI 10.1603/008.102.0101.
- ŽIKIĆ, Vladimir, LAZAREVIĆ, Maja et MILOŠEVIĆ, Djuradj, 2017. Host range patterning of parasitoid wasps *Aphidiinae* (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 268, pp. 75-83. DOI 10.1016/j.jcz.2016.10.001.

7.2. Sitographie

- [1] CHAMBRE D'AGRICULTURE, 2015. *Aphidius sp.* [en ligne]. Disponible à l'adresse : https://occitanie.chambre-agriculture.fr/fileadmin/user_upload/Occitanie/076_Inst-Occitanie/Documents/Productions_techniques/Agriculture_biologique/Espace_ressource_bio/Maraichage_bio/Pluri-espece/Sante-des-plantes/Aphidius-RhoneAlpes-2015.pdf [consulté le 8 août 2024].
- [2] EPHYTIA, 2014a. *Aphidius matricariae* Haliday | Cycle, conditions de développement. *Ephytia* [en ligne]. 2014. Disponible à l'adresse : <https://ephytia.inra.fr/fr/C/19887/Biocontrol-Cycle-conditions-de-developpement> [consulté le 8 août 2024].
- [3] EPHYTIA, 2014b. *Trissolcus basalis* Wollaston | Cycle, conditions de développement. *Ephytia* [en ligne]. 2014. Disponible à l'adresse : <https://ephytia.inra.fr/fr/C/20118/Biocontrol-Cycle-conditions-de-developpement> [consulté le 8 août 2024].
- [4] HORTOINFO, 2022. *Aphidius ervi*. *Hortoinfo* [en ligne]. 16 juin 2022. Disponible à l'adresse : <https://hortoinfo.es/control-biologico-aphidius-ervi/> [consulté le 11 mars 2024].
- [5] MNHN, 2017. Parasitoides: entre la realidad y la ficción. *Museo Nacional de Historia Natural* [en ligne]. 15 décembre 2017. Disponible à l'adresse : <https://www.mnhn.gob.cl/noticias/parasitoides-entre-la-realidad-y-la-ficcion> [consulté le 10 juin 2024].
- [6] MNHN et OFB, 2003. *Tagetes patula* L., 1753 - Tagète étalé, Œillet d'inde. *Inventaire National du Patrimoine Naturel* [en ligne]. 2003. Disponible à l'adresse : https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/125405 [consulté le 30 avril 2024].
- [7] SARMIENTO, Laura Morte, 2018. *Modelos lineales generalizados: Modelos con coeficiente de variación constante y otros.* [en ligne]. Zaragoza : Universidad de Zaragoza. Disponible à l'adresse : <https://zaguan.unizar.es/record/76354/files/TAZ-TFG-2018-4745.pdf#page=3.16> [consulté le 5 août 2024].
- [8] SYNGENTA, 2022. BION 50 WG. *Syngenta France* [en ligne]. 5 décembre 2022. Disponible à l'adresse : <https://www.syngenta.fr/produits/protection-des-cultures/fongicides/bion-50-wg> [consulté le 27 juin 2024].
- [9] THERNEAU, Terry M. et al., 2024. *survival: Survival Analysis* [logiciel]. Version 3.7-0. 5 juin 2024. [Consulté le 21 juillet 2024]. Disponible à l'adresse : <https://cran.r-project.org/web/packages/survival/index.html> [consulté le 21 juillet 2024].
- [10] TURPEAU, E., HULLÉ, M. et CHAUBET, B., 2011a. Parasitoids. *Encyclop'Aphid - INRAE* [en ligne]. 21 février 2011. Disponible à l'adresse : <https://eng-encyclopedie-pucerons.hub.inrae.fr/aphids-and-their-environment/antagonists/parasitoids> [consulté le 3 juin 2024].
- [11] TURPEAU, E., HULLÉ, M. et CHAUBET, B., 2011b. Life cycle. *Encyclop'Aphid - INRAE* [en ligne]. 21 février 2011. Disponible à l'adresse : <https://eng-encyclopedie-pucerons.hub.inrae.fr/aphids-and-their-environment/life-cycle> [consulté le 3 juin 2024].

pucerons.hub.inrae.fr/aphids-and-their-environment/antagonists/parasitoids/life-cycle [consulté le 3 juin 2024].

[12] TURPEAU, Evelyne, HULLÉ, Maurice et CHAUBET, Bernard, 2010. *Dysaphis plantaginea* (Passerini, 1860). *Encyclop'Aphid - INRAE* [en ligne]. 2010. Disponible à l'adresse : <https://encyclopedie-pucerons.hub.inrae.fr/fiche-especes/pucerons/dysaphis/d.-plantaginea> [consulté le 26 août 2024].

[13] WAGON, Sara, 2021. Définition - « Plantes de services » : une seule expression pour beaucoup d'options. *ARVALIS* [en ligne]. 24 juin 2021. Disponible à l'adresse : <https://www.arvalis.fr/infos-techniques/plante-de-services-une-seule-expression-pour-une-multitude-doptions> [consulté le 16 juillet 2024].