

Capacité de discrimination entre hôtes non parasités et parasités chez *Aphelinus abdominalis*, parasitoïde de puceron

Aurélie Becques, Géraldine Doury, Geneviève Prévost & Aude Couty*

Université Picardie Jules Verne, EA 4698 "Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés". 1, rue des Louvels, F-80037 Amiens Cedex. Equipe Bio-écologie des Insectes Phytophages et Entomophages, 33 rue Saint-Leu, F-80039 Amiens Cedex 1, France. Téléphone/Télécopie: +33 3 22 82 75 47. *Auteur correspondant: aude.couty@u-picardie.fr, Téléphone/télécopie: +33 3 22 82 75 47.

Reçu le 19 octobre 2011, accepté le 20 décembre 2011

Aphelinus abdominalis, un endoparasitoïde solitaire utilisé comme agent de lutte biologique, infeste notamment le puceron de la pomme de terre, *Macrosiphum euphorbiae*. Lors de la recherche et la sélection de l'hôte par la femelle parasitoïde, celle-ci met en œuvre des processus d'évaluation de l'état physiologique de l'hôte lui permettant de l'accepter et d'y déposer un œuf ou non. L'une des caractéristiques qui influence le choix de la ponte est l'état parasité ou non-parasité du puceron hôte rencontré. Dans le cas d'*A. abdominalis*, les hôtes peuvent être aussi exploités par les femelles dans un but alimentaire par le biais de piqûres nutritionnelles ("host-feeding"). Dans cette étude, la capacité à discriminer un hôte sain d'un hôte parasité a été évaluée chez les femelles *A. abdominalis*, dans des situations de non-choix où les hôtes étaient préalablement parasités soit par un conspécifique, soit par un hétérosppécifique (*Aphidius ervi*). Les femelles *A. abdominalis* ont systématiquement évité d'exploiter les hôtes parasités par un conspécifique, autant pour la nutrition que pour la ponte. Aucun cas de superparasitisme n'a donc été observé. Cependant, quelques cas de multiparasitisme ont été notés. Des marquages internes et/ou externes pourraient être impliqués dans cette discrimination.

Mots clés: Endoparasitoïde solitaire, *Aphelinus abdominalis*, puceron, oviposition, discrimination, multiparasitisme, superparasitisme.

Aphelinus abdominalis, a solitary endoparasitoid used as a biological control agent, notably infests the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*. During the host selection process, the parasitoid female evaluates the physiological state of its host, thus leading to host acceptance or not. The decision to oviposit is mainly driven by the parasitised or unparasitised status of the aphid host encountered. *A. abdominalis* females may also exhibit host-feeding behaviour. In this study, the ability to discriminate between unparasitised and parasitised hosts was evaluated in *A. abdominalis* females. This was done in no-choice situations where the hosts had been previously parasitised by either a conspecific or a heterospecific (*Aphidius ervi*). *A. abdominalis* females avoided both oviposition and feeding on hosts parasitised by conspecifics. Thus, no superparasitism was ever observed. However, some cases of multiparasitism were recorded. Internal and/or external cues could be involved in this discrimination.

Keywords: Solitary endoparasitoid, *Aphelinus abdominalis*, aphid, oviposition, discrimination, multiparasitism, superparasitism.

1. INTRODUCTION

Aphelinus abdominalis (Dalman 1820) (Hymenoptera: Aphelinidae) est un endoparasitaire solitaire, agent de lutte biologique disponible dans le commerce, qui infeste différentes espèces de pucerons sur des cultures légumières et horticoles en Europe et en Asie, dont le puceron de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas 1878)

(Hemiptera Sternorrhyncha: Aphididae). Les femelles d'*A. abdominalis* sont synovigéniques et produisent des ovocytes tout au long de leur vie (Quicke, 1997; Stary, 1988). Les œufs riches en vitellus requièrent de la part de la femelle une alimentation riche en protéines. Ainsi, les femelles d'*A. abdominalis* pratiquent des piqûres nutritionnelles avec leur ovipositeur et se nourrissent de l'hémolymphe du puceron directement au site de piqûre.

En conditions naturelles, les femelles parasitoïdes recherchent leurs hôtes sur des substrats variés à l'aide de stimuli physiques et/ou chimiques. Plusieurs étapes de la recherche et de la sélection de l'hôte permettent de diminuer progressivement l'aire de recherche et d'augmenter la probabilité de trouver un hôte convenable. Classiquement la recherche et sélection de l'hôte chez les insectes parasitoïdes est divisée en plusieurs phases (van Alphen & Vet, 1986; Godfray, 1994): la localisation de l'habitat de l'insecte hôte, sa localisation sur la plante hôte, la reconnaissance et l'acceptation de cet hôte et enfin, son exploitation. L'étape de reconnaissance et d'acceptation de l'hôte consiste en son examen par la femelle à l'aide de ses antennes ou/et de son ovipositeur, lui permettant d'évaluer sa qualité en tant qu'hôte potentiel. Le choix de pondre ou non dans un hôte dépend alors fortement des caractéristiques de l'hôte (Visser *et al.*, 1992). Chez les parasitoïdes solitaires, quand plusieurs œufs sont déposés dans un hôte, soit une compétition intra-hôte opère (compétition larvaire) à l'issue de laquelle un seul individu survit et s'y développe (Plantegenest *et al.*, 2004), soit aucune larve ne survit, ou encore les parasitoïdes et leur hôte meurent. A priori, le choix effectué par une femelle parasitoïde de type solitaire devrait donc se tourner uniquement vers des hôtes non parasités. Cet évitement du super ou multiparasitisme repose sur la capacité des femelles parasitoïdes à discriminer entre hôtes parasités ou non. Cette capacité de discrimination est généralement liée à la présence de marqueurs laissés lors d'une oviposition antérieure. Ces marqueurs peuvent être de nature chimique et/ou physique et être présents à l'intérieur de l'hôte et/ou à la surface de sa cuticule. Les marqueurs externes sont généralement détectés par des récepteurs situés principalement au niveau des antennes de la femelle parasitoïde, alors que les marqueurs internes le sont par des récepteurs situés au niveau de l'ovipositeur, voire même de sa gaine (van Lenteren, 1981; Godfray, 1994; Nufio & Papaj, 2001; Larocca *et al.*, 2007; Goubault *et al.*, 2011). Par exemple, plusieurs travaux ont montré que la femelle parasitoïde pouvait marquer l'extérieur de son hôte, soit en déposant une phéromone à la surface de la cuticule de ce dernier, soit en laissant une blessure physique au niveau de la cuticule. Les marqueurs internes peuvent provenir soit de composés injectés par la femelle au moment de l'oviposition ou bien de modifications physiologiques de l'hôte suite au parasitisme (Outreman *et al.*, 2001).

L'objectif de notre étude était d'analyser, de manière fine et détaillée, les séquences comportementales de femelles *A. abdominalis* vis-à-vis d'hôtes sains (*i.e.* non parasités) et d'hôtes récemment parasités soit par des femelles conspécifiques, soit par des femelles d'une autre espèce d'endoparasitoïde de puceron, *Aphidius ervi* (Haliday 1833) (Hymenoptera: Aphidiidae), aussi utilisée comme agent de lutte biologique.

2. MATERIEL ET METHODES

Plantes et Insectes

Les parasitoïdes *Aphelinus abdominalis* et *Aphidius ervi* obtenus chez Biobest (Orange, France), ont été élevés sur le puceron *Macrosiphum euphorbiae*, lui-même élevé sur la pomme de terre *Solanum tuberosum* (Linné 1753). Les plants de pomme de terre ainsi que les insectes ont été maintenus dans des conditions constantes de température (20°C ± 1°C), photopériode (alternance jour:nuit 16h:8h) et humidité relative (ca. 70 %).

A l'émergence, les parasitoïdes mâles et femelles ont été collectés et placés ensemble, pour permettre l'accouplement, dans un tube en plastique (70 x 10 mm), et nourris avec de l'eau et du miel. Des expériences préliminaires ont montré que de jeunes femelles *A. abdominalis* (jusqu'à 4 jours après émergence) effectuent plus de piqûres nutritionnelles que d'ovipositions (données non publiées). Afin d'éviter qu'elles n'effectuent un trop grand nombre de piqûres nutritionnelles, les femelles d'*A. abdominalis* ont donc été systématiquement "standardisées" avant chaque observation de leur comportement. Pour cela, les femelles ont été maintenues pendant 3 jours dans une boîte de test (boîte de Pétri, 60 x 15 mm, contenant une feuille de pomme de terre coulée dans de l'agar), contenant une cinquantaine de pucerons déposés sur la feuille.

Obtention des pucerons parasités par *A. abdominalis* ou *A. ervi*

Pour obtenir des pucerons parasités par *A. abdominalis*, des femelles standardisées ont été utilisées. L'oviposition par *A. abdominalis* est un processus relativement long qui peut durer plusieurs minutes par œuf déposé (comparé à 1 ou 2 secondes dans le cas d'*A. ervi*). Ainsi un délai

minimal de 1 à 4h était nécessaire pour pouvoir obtenir un total de six pucerons parasités par *A. abdominalis*.

Pour obtenir des pucerons parasités par *A. ervi*, des femelles accouplées et âgées de 3 à 5 jours ont été utilisées. Les pucerons infestés ont ensuite été présentés à la femelle *A. abdominalis* à tester, entre 1 à 2 heures après la première infestation par *A. ervi*.

Observation et analyse de l'enchaînement des séquences comportementales des femelles *A. abdominalis* vis-à-vis d'hôtes sains ou parasités

L'expérience consistait en l'observation, sous loupe binoculaire, d'une femelle parasitoïde *A. abdominalis* mise en présence, dans une boîte de test, de six pucerons âgés de 4 à 5 jours (stades

larvaires L2 et L3), soit sains (non parasités), soit récemment parasités par *A. ervi* ou *A. abdominalis*. Chaque observation a été effectuée sur une durée de 30 minutes.

Une analyse descriptive des items comportementaux impliqués dans le parasitisme a été réalisée afin d'établir les séquences comportementales de sélection et d'acceptation de l'hôte par les femelles *A. abdominalis* placées en situation de non-choix. L'observation du comportement de chaque femelle *A. abdominalis* a commencé dès son introduction dans la boîte de test. Chaque puceron piqué a ensuite été immédiatement retiré et remplacé par un puceron de même statut. Dix femelles *A. abdominalis* ont été testées pour chaque situation. Les items comportementaux ont été répertoriés (voir légende Figure 1) et leurs enchaînements notés afin de

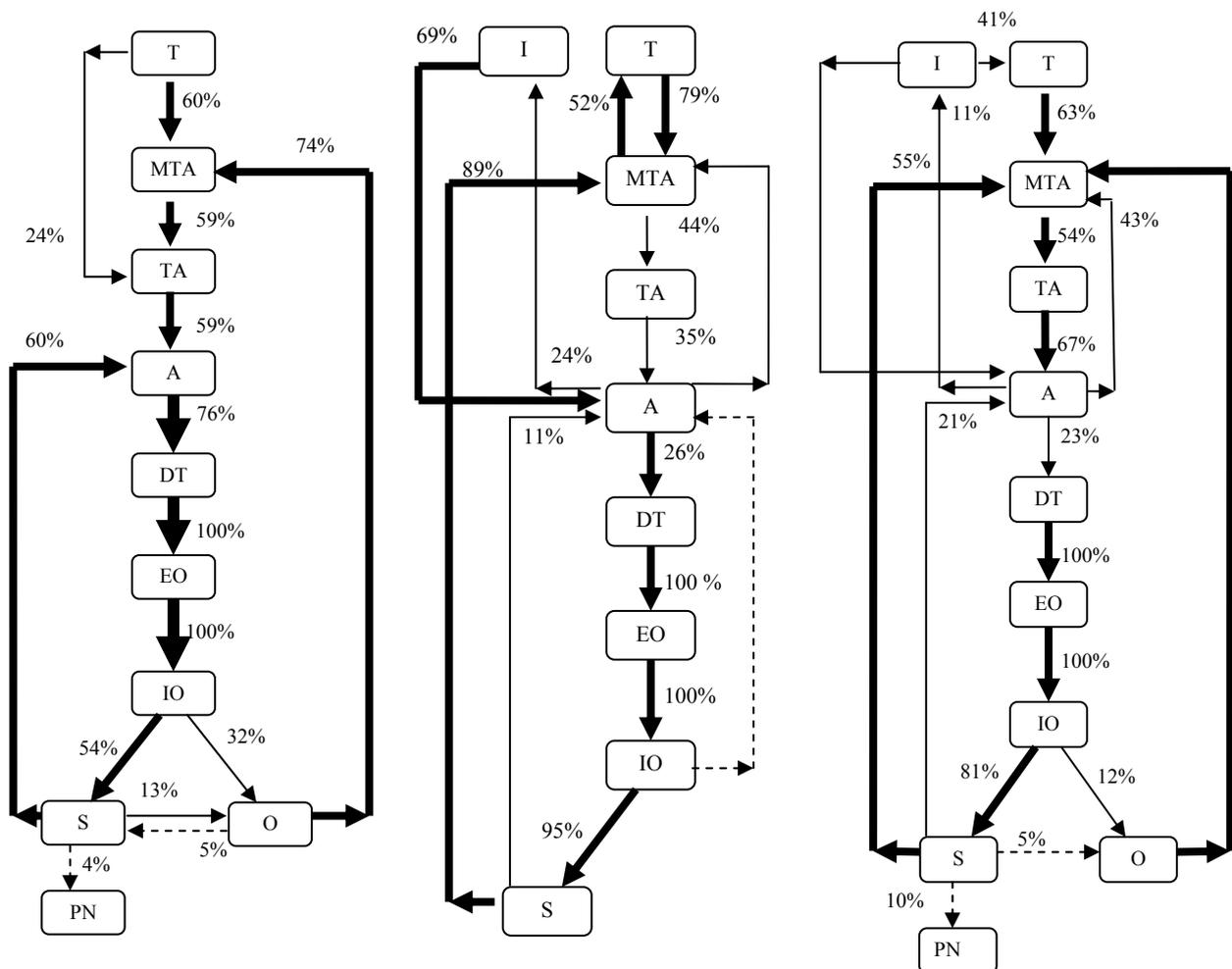


Figure 1: Diagramme des séquences comportementales de parasitisme chez *A. abdominalis* dans les trois situations de non-choix : **—** nombre d'occurrences > 50 % ; **—** : nombre d'occurrences compris entre 10 % et 50 % ; **- - - - -**: nombre d'occurrences < 10 %. Items comportementaux relevés: Toilettage (T), Tapotements Antennaires (TA), Marche avec Tapotements Antennaires (MTA), Antennation (A), Demi-Tour (DT), Extension de l'ovipositeur (EO), Insertion de l'ovipositeur (IO), Oviposition (O), Sondage avec l'ovipositeur (S), Piqûre nutritionnelle (PN), Immobilité (I).

réaliser des éthogrammes pour chacune des trois situations expérimentales.

A l'issue de chaque expérience, les pucerons piqués ont été disséqués sous la loupe afin de vérifier la présence d'œufs d'*A. abdominalis* et/ou d'*A. ervi*.

Analyse comparée de différents paramètres liés au parasitisme par *A. abdominalis*

Chaque femelle *A. abdominalis* a été introduite et observée dans une boîte de test renfermant six pucerons de même statut (sain, parasité par un conspécifique ou parasité par *A. ervi*), selon les modalités décrites ci-dessus. Cinq paramètres ont été mesurés : le nombre de pucerons piqués, le nombre d'œufs pondus, le nombre de piqûres nutritionnelles, le nombre d'antennations et le nombre de toilettes.

3. RESULTATS

Analyse de l'enchaînement des séquences comportementales des femelles *A. abdominalis* vis-à-vis d'hôtes sains ou parasités

Lorsque les femelles sont en présence de pucerons sains (Figure 1A), les enchaînements des items comportementaux conduisant à l'oviposition sont assez linéaires. Dès l'instant où elles s'approchent d'un puceron sain, les séquences menant à l'oviposition s'enchaînent de la façon suivante: DT (Demi-Tour: posture préparant à l'insertion de l'ovipositeur dans un hôte), EO (Extension de l'ovipositeur), IO (Insertion de l'Ovipositeur), O (Oviposition). Après une oviposition, la majorité des femelles (74 %) reprennent immédiatement une exploration du patch (MTA: Marche avec Tapotement Antennaire), et si l'oviposition n'a pas abouti (suite à S: Sondage avec l'ovipositeur) elles retournent majoritairement (60 %) au comportement d'antennation sur un hôte.

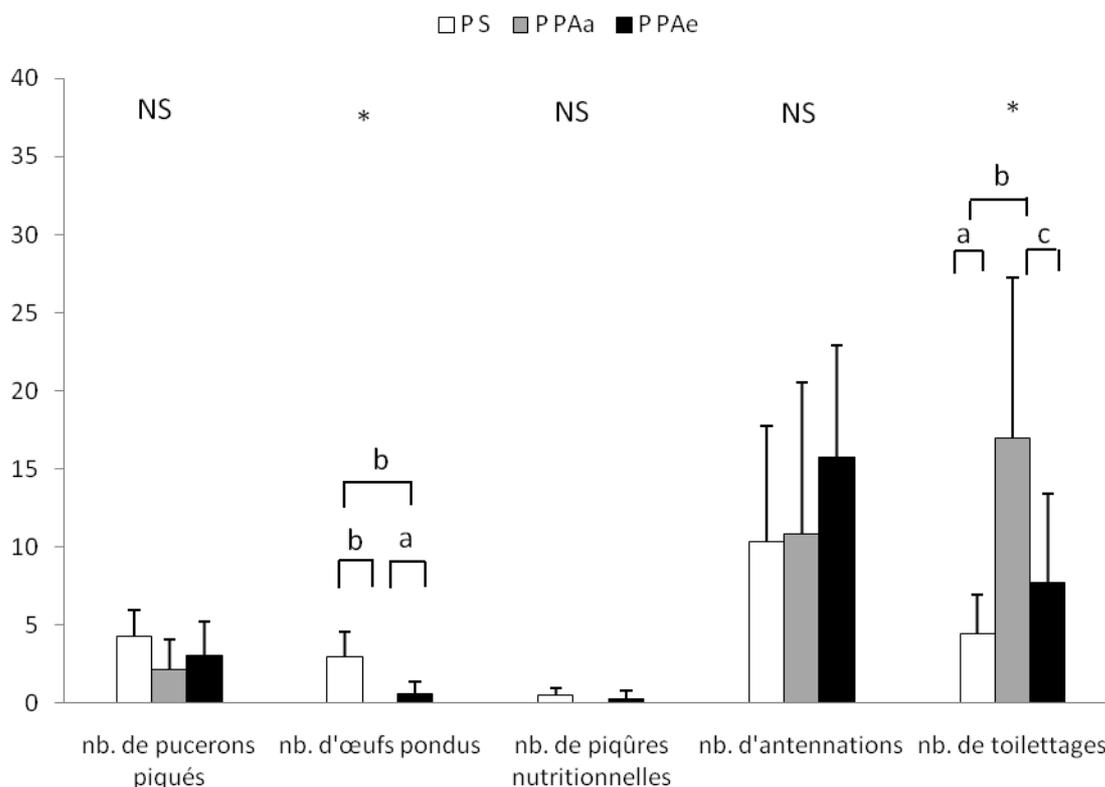


Figure 2: Comparaison de différents paramètres liés au parasitisme (nb. de pucerons piqués, nb. d'œufs pondus, nb. d'antennations, nb. de toilettes) (moyenne \pm écart type) réalisés par *A. abdominalis* en présence de pucerons sains (PS), parasités par un conspécifique (PPAa) ou par un hétérosppécifique (PPAe). Un test de permutation pour groupes indépendants a été utilisé. NS: non significatif; si * $p < 0,05$ une comparaison multiple par la méthode séquentielle de Bonferroni a été utilisée. Des lettres différentes indiquent des moyennes statistiquement différentes au seuil $\alpha = 5 \%$.

Selon que les pucerons sont parasités par un conspécifique (Figure 1B) ou par un hétérospécifique (Figure 1C), l'enchaînement des items comportementaux est principalement modifié par le fait que l'insertion de l'ovipositeur est suivie de sondages dans 95 % ou 81 % des cas, respectivement. En outre, aucun cas de superparasitisme n'a été observé (Figure 1B, transition IO-O = 0 %).

On peut noter que quelques rares piqûres nutritionnelles (PN) ont été observées sur pucerons sains ou parasités par *A. ervi*, mais jamais sur pucerons parasités par un conspécifique. De plus, les femelles sont constamment actives en présence de pucerons sains alors qu'elles peuvent s'immobiliser (I) après l'antennation d'hôtes parasités par un hétérospécifique ou un conspécifique.

Analyse comparée de différents paramètres liés au parasitisme par *A. abdominalis*

Les femelles pondent significativement plus d'œufs dans les hôtes non parasités. Très peu d'œufs sont retrouvés dans les pucerons parasités par *A. ervi*, et aucun dans ceux parasités par *A. abdominalis*. Quel que soit le statut du puceron hôte, aucune différence significative n'est observée en ce qui concerne le nombre de pucerons piqués ou le nombre d'antennations. En revanche, les femelles *A. abdominalis* effectuent significativement plus de toilettages en présence d'hôtes parasités, et d'autant plus si ceux-ci sont parasités par un conspécifique (Figure 2).

4. DISCUSSION

L'analyse détaillée de l'enchaînement des séquences comportementales des femelles *A. abdominalis* révèle des différences notables selon le statut parasitaire de l'hôte, suggérant que les femelles sont capables de discriminer des hôtes sains des hôtes déjà parasités à relativement court terme après une première infestation. Les femelles *A. abdominalis* n'exploitent jamais de pucerons déjà parasités par un conspécifique. Cependant, quelques cas de multiparasitisme ont été notés, suggérant que la capacité de discrimination d'*A. abdominalis* est moins importante et/ou qu'elle conduit à une prise de décision différente dans le cas d'un hôte infesté par *A. ervi*. La capacité à discriminer des hôtes non parasités et parasités,

bien que courante chez les parasitoïdes solitaires, peut varier en fonction de leur histoire de vie et de leur stratégie d'exploitation des hôtes (Quicke, 1997) et semble être liée à l'existence de marqueurs chimiques externes (phéromones) et/ou internes (Hagvar & Hofsvang, 1991).

Cette capacité à discriminer entre pucerons sains et pucerons déjà parasités par des conspécifiques a été montrée chez plusieurs espèces d'Aphelinidae, mais n'avait jamais été clairement démontrée dans le cas d'*A. abdominalis*. La seule référence est apportée par Wahab (1985) qui indique que sur 1855 pucerons disséqués, seuls deux pucerons étaient superparasités. Notre étude montre que le multiparasitisme et surtout le superparasitisme ne semblent pas faire partie des stratégies d'exploitation des hôtes par les femelles *A. abdominalis*. Outreman *et al.* (2001) ont ainsi montré que la reconnaissance et le rejet de pucerons parasités par un conspécifique était liés à la présence de sécrétions corniculaires émises par le puceron lors de la primo-infestation, l'effet répulsif de ces sécrétions déclinant avec le temps. Dans notre étude, lorsque la femelle *A. abdominalis* est en présence de pucerons parasités, elle s'immobilise souvent après un comportement d'antennation et passe aussi plus de temps à se nettoyer, ceci d'autant plus lorsqu'elle est confrontée à des hôtes parasités par des conspécifiques. La perception de phéromone(s) de marquage déposée(s) par les femelles *A. abdominalis* ou *A. ervi* lors de la première infestation pourrait donc être impliquée ici.

L'existence d'un marquage interne, lié aux changements physiologiques de l'hôte parasité et/ou associé à la présence et au développement de l'œuf, pourrait aussi expliquer la modification du comportement des femelles *A. abdominalis* en présence de pucerons hôtes déjà parasités. De tels signaux pourraient venir renforcer la prise de décision par la femelle. En effet, pour estimer la qualité des hôtes, la femelle réalise plus de sondages avec son ovipositeur dans les pucerons parasités que dans les pucerons sains, suggérant la détection d'un signal chimique. En outre la femelle parasitoïde n'a jamais réalisé de piqûres nutritionnelles dans des pucerons parasités par un conspécifique, alors qu'elle en effectue dans des pucerons sains ou parasités par un hétérospécifique. Cela pourrait suggérer qu'elle "choisit" de "préserver" les hôtes parasités par un conspécifique.

Des expériences complémentaires faisant varier la durée après la première infestation par un parasitoïde, conspécifique ou hétérosppécifique, pourraient permettre de déterminer l'origine, la qualité et la pérennité des deux types putatifs de marquage, interne et externe.

Bibliographie

- Godfray H.C.J. (1994). *Parasitoids behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, 788 p.
- Goubault M., Cortesero A.M., Paty C., Fourrier J., Dourlot S. & Le Ralec A. (2011). Abdominal sensory equipment involved in external host discrimination in a solitary parasitoid wasp. *Microscopy Research and Technique* **74**, p. 1145-1153.
- Hagvar E.B. & Hofsvang T. (1991). Aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae): biology, host selection and use in biological control. *Biocontrol News and Information* **12**, p. 13-41.
- Larocca A., Fanti P., Romano V.A., Marsicovetere E., Isodoro N. & Romani R. (2007). Functional bases of host-acceptance behaviour in the aphid parasitoid *Aphidius ervi*. *Physiological Entomology* **32**, p. 305-312.
- Nufio R. & Papaj D.R. (2001). Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **99**, p. 273-293.
- Outreman Y., Le Ralec A., Plantegenest M., Chaubet B. & Pierre J.S. (2001). Superparasitism limitation in an aphid parasitoid: cornicule secretion avoidance and host discrimination ability. *Journal of Insect Physiology* **47**, p. 339-348.
- Plantegenest M., Outreman Y., Goubault M. & Wajnberg E. (2004). Parasitoids flip a coin before deciding to superparasitize. *Journal of Animal Ecology* **73**, p. 802-806.
- Quicke L.J.D. (1997). Life history strategy: idiobionts and koinobionts. In Quicke D. (éd.), *Parasitic Wasps*, p. 67-78. Chapman & Hall, London.
- Sary P. (1988). Natural Enemies. In Minks A. & Harrewijn P. (éds.), *Aphids, their biology, natural enemies and control*, p. 171-184. Elsevier, Amsterdam.
- van Alphen J.J.M. & Vet L.E.M. (1986). An evolutionary approach to host finding. In Waage J. & Greathead D. (éds.), *Insect parasitoids*. Academic Press New York, p. 23-61.
- van Lenteren J.C. (1981). Host discrimination by parasitoids. In Nordlund D.A., Jones R.L. & Lewis W.J. (éds.), *Semiochemicals, their role in pest control*, p. 163-179. Wiley, New York.
- Visser M.E., Luyckx B., Nell H.W. & Boskamp G.J.F. (1992). Adaptive superparasitism in solitary parasitoids: marking of parasitized hosts in relation to the pay-off from superparasitism. *Ecological Entomology* **17**, p. 76-82.
- Wahab W.A. (1985). Observations on the biology and behaviour of *Aphelinus abdominalis* Dalm. (Hym., Aphelinidae), a parasite of aphids. *Journal of Applied Entomology* **100**, p. 290-296.

(13 réf.)