

Université Paris-Sud 11

Habilitation à Diriger des Recherches (HDR)

Calatayud Paul-André

Interactions plantes – insectes

IRD (UR 072), CNRS (UPR 9034), Université Paris-Sud 11

Av. de la Terrasse, Bât. 13, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex



Photo Denis Bourgeois © Arthropologia

Présentée le 12 juillet 2011 devant le jury composé de :

Myriam Harry	PR à l'Université Paris XI à Orsay	Rapporteur
Philippe Giordanengo	PR à l'Université de Picardie à Amiens	Rapporteur
François Lieutier	PR à l'Université d'Orléans	Rapporteur
Brigitte Frérot	IR (HDR) à l'INRA Versailles	Examineur
Eric Darrouzet	MC (HDR) à l'Université François Rabelais à Tours	Examineur
Jean-François Silvain	DR à l'IRD au CNRS de Gif-sur-Yvette	Examineur

Table des matières

Première partie

<i>Interactions manioc – cochenilles – parasitoïdes</i>	7
1.1 – Présentation des différents protagonistes	7
1.1.1 - Le manioc.....	8
1.1.2 – Les cochenilles du manioc	9
1.1.3 – Les parasitoïdes.....	13
1.2 – Synthèse des travaux de recherche	14
1.2.1 – Contexte	14
1.2.2 – Comment le manioc résiste-t-il à la sécheresse ?	15
1.2.3 – Comment les modifications physiologiques du manioc à la sécheresse peuvent-elles influencer la croissance et le développement des cochenilles et de leurs parasitoïdes ?.....	18

Deuxième partie

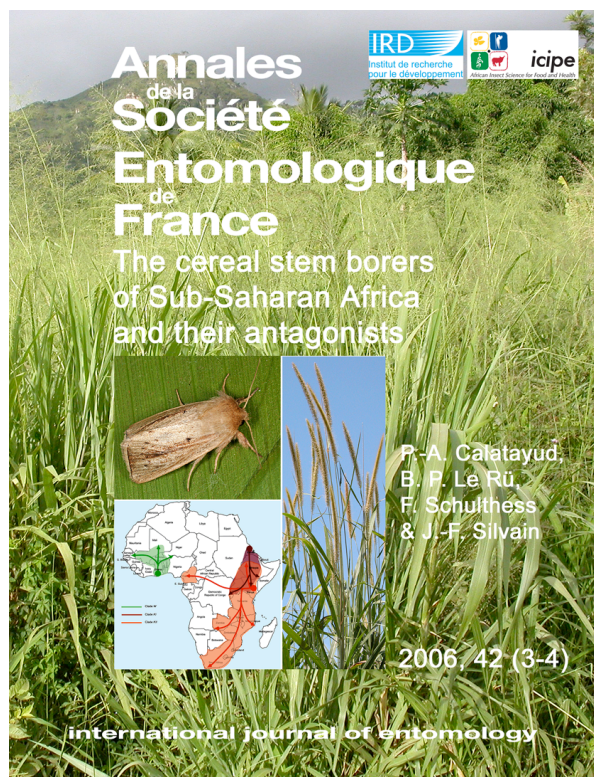
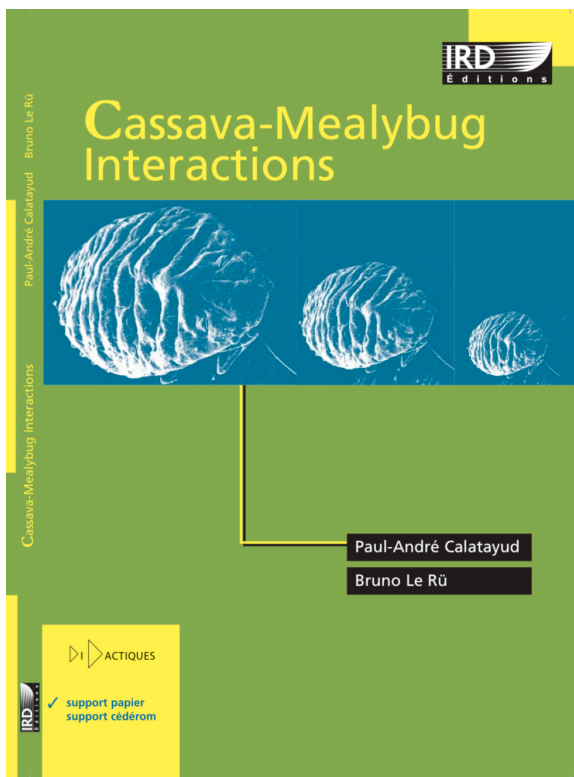
<i>Interactions graminées – lépidoptères foreurs – parasitoïdes</i>	30
2.1 – Présentation des différents protagonistes	31
2.1.1 – Introduction	31
2.1.2 – Le maïs et le sorgho	32
2.1.3 – <i>Busseola fusca</i>	33
2.1.4 – <i>Cotesia sesamiae</i> et <i>C. flavipes</i>	35
2.2 – Synthèse des travaux de recherche	36
2.2.1 – Variabilité génétique des populations de <i>Busseola fusca</i>	36
2.2.2 – Accouplement et ponte chez <i>Busseola fusca</i>	38
2.2.3 – Sélection de la plante hôte chez <i>Busseola fusca</i>	40
2.2.4 – Sélection de l'insecte hôte par les parasitoïdes	46

Troisième partie

<i>Interactions graminées – lépidoptères foreurs – parasitoïdes, Conclusions et Perspectives</i> ..	52
3.1 – Interactions graminées – lépidoptères foreurs	53
3.1.1 – Conclusions	53
3.1.2 – Perspectives : incidence des changements globaux sur les interactions graminées – lépidoptères foreurs	54
3.2 – Interactions lépidoptères foreurs – parasitoïdes	58
3.2.1 – Conclusions	58
3.2.2 – Perspectives : incidence des changements globaux sur les interactions antagonistes – hôtes	59
<i>Curriculum Vitae</i>	68

Avant-Propos

L'objectif de ce manuscrit n'est pas de faire une synthèse bibliographique liée à mes activités de recherche mais de dresser un bilan de carrière en pointant du doigt les connaissances acquises au travers des orientations de recherche qui ont été prises. La plupart des informations présentées dans cet avant-propos sont issues d'un livre et d'un volume d'une revue internationale en entomologie publiés en 2006 et, plus récemment, d'un projet d'ouvrage en cours d'édition :





Que le lecteur ne soit donc pas surpris de ne pas voir dans cet avant-propos une seule référence bibliographique en citation.

Pourquoi étudier les insectes et particulièrement les interactions plantes – insectes ?

A peu près la moitié des espèces vivantes décrites et les trois quarts de celles du monde animal sont des insectes. Ils occupent actuellement toutes les terres du globe allant des zones les plus arides (les déserts) aux zones les plus froides (la banquise). Ils sont apparus vers le Dévonien inférieur mais c'est au Carbonifère supérieur, il y a environ 320 millions d'années, qu'ils sont devenus omniprésents. Le Dévonien est également marqué par le début de la conquête des terres par les premiers pro-Gymnospermes (plantes fossiles, groupe - frère des Gymnospermes et des Angiospermes). Cette apparition des plantes terrestres, puis leur évolution a fortement influencé l'évolution des insectes, de même que les pressions exercées par les insectes sur les plantes ont pris une forte part dans la diversification des différentes lignées végétales.

C'est à partir du néolithique, il y a 8 à 10 000 ans, dès l'invention de l'agriculture et de l'élevage, que l'homme agit de façon croissante sur l'environnement et les systèmes biologiques. En retour, ces systèmes vont répondre, *via* des mécanismes propres, et interférer sur les activités humaines.

Environ une moitié des espèces d'insectes connues a un régime phytophage, c'est-à-dire qu'ils consomment différentes parties des plantes : feuilles, tiges, racines, fleurs, fruits ou graines. Il n'est donc pas étonnant qu'ils interfèrent fréquemment avec l'homme en tant que vecteurs de maladies ou ravageurs. Ces interférences se concrétisent le plus souvent par des pertes de rendement. La phytophagie est répandue dans les principaux ordres

d'insectes, mais, parmi les ordres les plus riches en espèces phytophages, on compte les Sternorrhynques (anciennement Homoptères, incluant les pucerons, les cochenilles, les aleurodes, etc.) et les Lépidoptères.

Si ces insectes phytophages se sont diversifiés en exploitant la diversité des espèces végétales, la compréhension de leur histoire évolutive implique aussi la prise en compte des organismes qui les accompagnent et qui régulent leurs populations, comme les insectes parasitoïdes. Les insectes phytophages sont engagés dans des processus co-évolutifs avec leurs antagonistes, processus où les facteurs de l'environnement, la plante hôte et les autres espèces hôtes potentielles des antagonistes jouent un rôle prépondérant. Une meilleure connaissance de ces processus évolutifs et de leur action sur la démographie des hôtes doit permettre une meilleure gestion et utilisation de ces antagonistes pour le contrôle des populations de ces insectes phytophages ravageurs de culture.

Le manuscrit se scinde en trois parties.

Dans la première partie, je dresse un bilan des travaux menés pendant les dix premières années de ma carrière sur les interactions manioc – cochenilles et parasitoïdes associés. Les cochenilles dont certaines espèces, appartenant à la famille des Pseudococcidae, sont recouvertes d'une couche cireuse blanchâtre leur donnant le surnom de cochenilles farineuses. Comme les pucerons, ces insectes sont de sérieux ravageurs d'arbres fruitiers, de plantes ornementales et cultivées. Cependant, comparativement aux pucerons, les informations concernant leurs interactions avec les plantes sont significativement beaucoup plus pauvres. Ceci tient du fait que les cochenilles sont très diversifiées dans les zones tropicales et méditerranéennes alors que les pucerons sont principalement diversifiés en zones paléarctiques et néarctiques où la plupart des entomologistes se concentrent, expliquant en partie, pourquoi les pucerons ont donc plus largement été étudiés que les cochenilles. Néanmoins, les interactions les plus étudiées au cours des dernières décennies sont celles entre le manioc, *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) et deux espèces de cochenille, *Phenacoccus manihoti* et *P. herreni* (Sternorrhyncha : Pseudococcidae). Ces deux espèces sont d'importants ravageurs du manioc en Afrique et en Amérique du Sud, respectivement.

Dans la deuxième partie, mes travaux de recherche menés depuis 2002 ont porté sur les interactions graminées – lépidoptères foreurs et parasitoïdes associés. Les lépidoptères foreurs, dont les chenilles forent les tiges de graminées, constituent l'une des principales contraintes de production des céréales cultivées en Afrique sub-Saharienne. Ces lépidoptères constituent donc un élément clef des biocénoses car ils interfèrent fréquemment avec l'homme en tant que ravageurs, en particulier dans les régions tropicales où se concentre une forte proportion de la diversité entomologique. En Afrique, par exemple, l'homme a introduit des plantes cultivées exotiques (arachide, manioc, maïs, etc.), ou a domestiqué des espèces végétales locales pour créer une variété dont il a intensifié la culture (e.g. *Sorghum bicolor*). Dans certains cas, des insectes ont été transportés avec leurs plantes hôtes, se sont adaptés à de nouveaux biotopes et, en l'absence de compétiteurs locaux, ont pu devenir des espèces invasives [cas de *Chilo partellus* (Lepidoptera :

Crambidae) important ravageur du maïs originaire d'Asie et introduit accidentellement en Afrique vers 1930]. Dans d'autres cas, ce sont des insectes locaux qui se sont adaptés à une ressource végétale domestiquée ou nouvellement introduite, comme par exemple *Busseola fusca* (Lepidoptera : Noctuidae) vis-à-vis du sorgho et du maïs. Dans ce contexte, mes travaux ont porté sur la compréhension des mécanismes de recherche et d'acceptation de la plante hôte par les femelles de *B. fusca*. En complément, l'étude des interactions de *B. fusca* avec son principal parasitoïde larvaire, *Cotesia sesamia* (Hymenoptera : Braconidae), a été abordée au travers de l'identification des mécanismes de reconnaissance et d'acceptation de la larve hôte par les femelles de parasitoïde.

Dans la troisième partie, de nouvelles lignes d'investigation seront proposées à l'issue des résultats obtenus dans la deuxième partie de ce manuscrit afin de mieux comprendre, dans un contexte de changements globaux, la biodiversité et l'évolution des complexes graminées - lépidoptères foreurs - parasitoïdes en Afrique .

« *Le biologiste passe, la grenouille reste.* »
Jean Rostand, Inquiétudes d'un biologiste – 1967.

Première partie

Interactions manioc – cochenilles – parasitoïdes



*« Science sans conscience n'est que ruine de l'âme. »
François Rabelais, Pantagruel – 1532.*

1.1 – Présentation des différents protagonistes

1.1.1 - Le manioc

Le manioc, *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae) (Figure 1.1) est une plante pérenne native d'Amérique du Sud. Il a été introduit en Afrique, vraisemblablement par les Portugais au cours du 17^{ième} siècle, et constitue de nos jours l'alimentation de base de plus de 500 millions d'habitants des pays tropicaux d'Afrique, d'Asie et d'Amérique du Sud (Cock, 1982). Il est utilisé principalement pour ses racines riches en amidon.

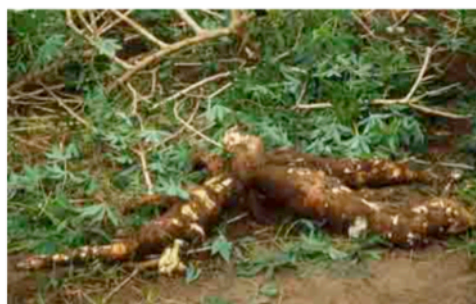
Cette plante se cultive principalement sur des sols acides de faible fertilité avec une pluviométrie annuelle allant de moins de 600 mm dans les zones tropicales semi-arides à plus de 1500 mm dans les régions tropicales subhumides et humides (Howeler, 1991) (Figure 1.2). La majorité de ces régions a une pluviométrie irrégulière alternant saisons sèches et humides.

a.



(Photo B. Le Ru)

b.



(Photo B. Marin © IRD)

Figure 1.1. Le manioc (a), une plante cultivée principalement pour ses racines riches en amidon (b).

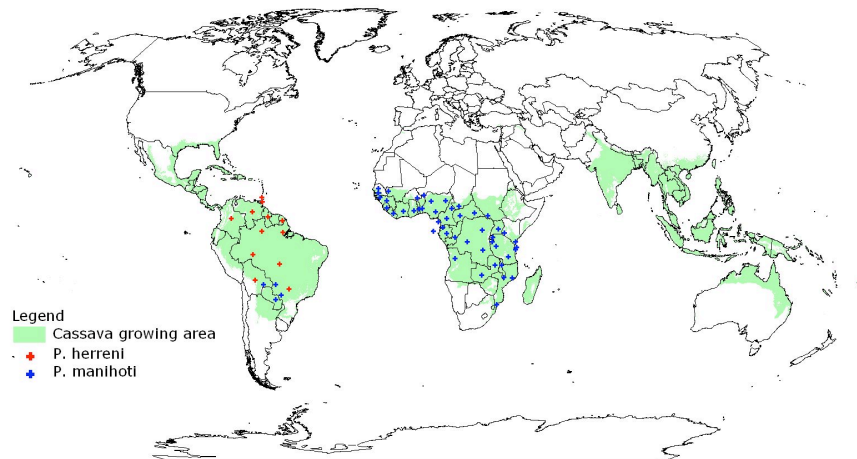


Figure 1.2. Zones de culture du manioc dans le monde et distribution des principales cochenilles associées (*Phenacoccus herreni* et *Phenacoccus manihoti*) (selon Calatayud & Le Ru [2006]).

1.1.2 – Les cochenilles du manioc

Au moins 19 espèces de Pseudococcidae ont été répertoriées sur *M. esculenta* (Williams & Granara de Willink, 1992). Parmi ces espèces, une attention particulière a été accordée à *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero et *P. herreni* Cox & Williams (Sternorrhyncha: Pseudococcidae) responsables d'importants dégâts sur manioc en Afrique et en Amérique du Sud, respectivement (Figure 1.3).

Au début des années 1970, *P. manihoti*, originaire d'Amérique du Sud, aurait été introduit accidentellement en Afrique. En l'absence de ses ennemis naturels, elle s'est propagée rapidement à travers l'Afrique tropicale (Herren & Neuenschwander, 1991). Notons que depuis 2008, *P. manihoti* est également reportée en Thaïlande causant d'importants dégâts dans les parcelles cultivées de manioc (A.C. Bellotti, Comm. Pers.). En Amérique du Sud, *P. manihoti* n'est présent que dans des zones restreintes du Paraguay, du Brésil et de Bolivie. En revanche, *P. herreni* est plus largement distribuée en Amérique du Sud (Bolivie, Brésil, Colombie, Guyane française, Grenade, Guyana, Tobago et Venezuela), mais n'est pas présent en Afrique (Bellotti *et al.*, 1999).

a.



b.



Figure 1.3. Symptômes à l'apex de la plante (a) et dégâts (b) provoqués par l'infestation de cochenilles (Photos A.C. Bellotti).

Phenacoccus manihoti possède quatre stades de développement au cours de son cycle de vie, produisant uniquement des femelles (= parthénogenèse thélytoque) (Figures 1.4a et 1.5). La femelle adulte pond ses œufs (environ 500) dans un sac cotonneux appelé, ovisac. Le premier stade, le plus mobile, est responsable de la colonisation des plantes au sein de la parcelle cultivée (Le Ru *et al.*, 1991).

Phenacoccus herreni est bisexuelle avec un fort dimorphisme sexuel après le deuxième stade larvaire (Figures 1.4bcd et 1.5). Aux troisième et quatrième stades, les mâles complètent leur développement par des adultes ailés à l'intérieur d'un cocon. Comme *P. manihoti*, les femelles adultes pondent leurs œufs à l'intérieur d'un ovisac. Chez cette espèce, le premier stade est aussi le plus mobile.

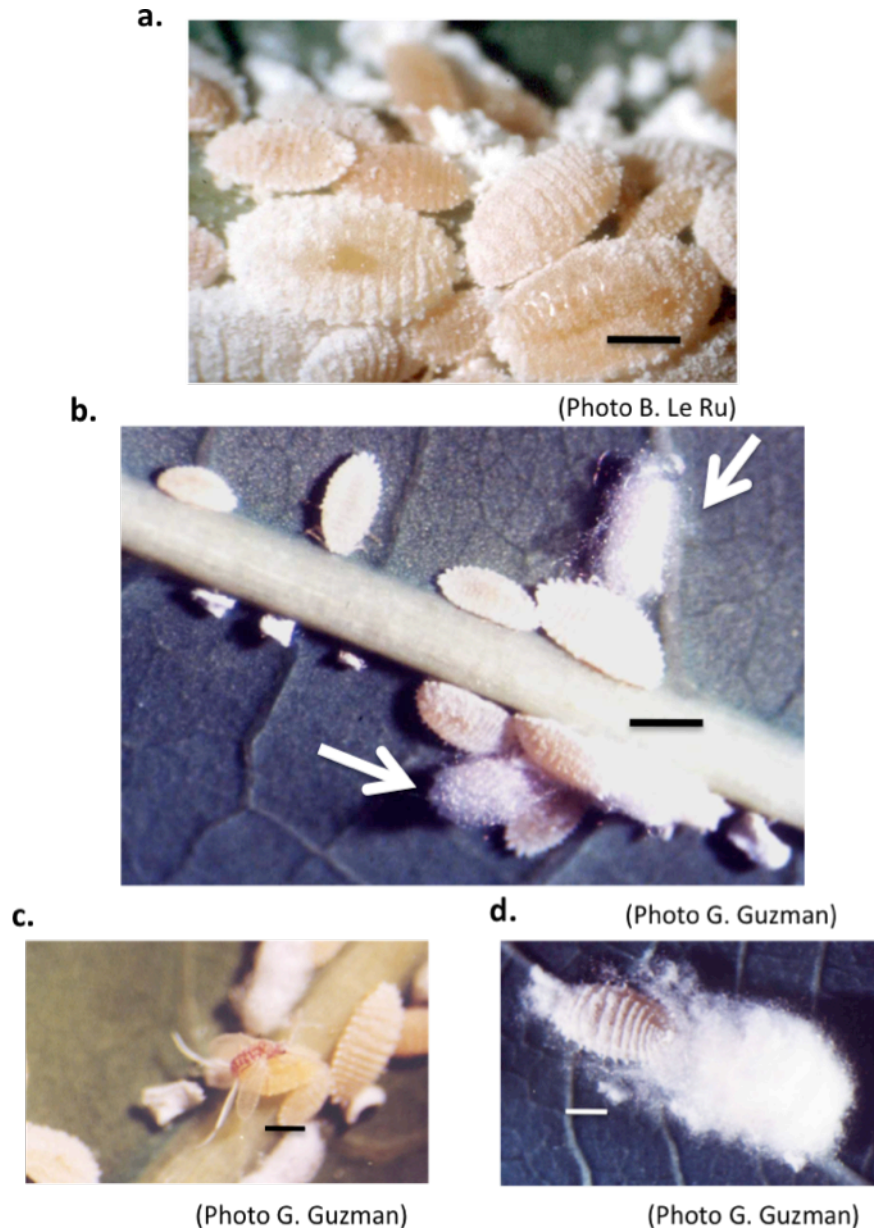
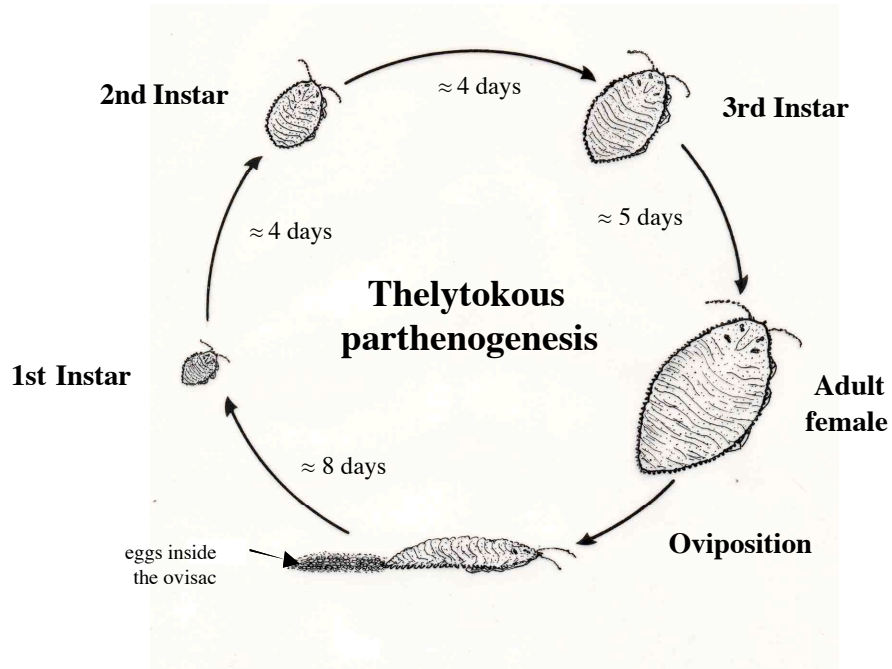


Figure 1.4. Chez *P. manihoti*, il n'y a que des femelles (a). Chez *P. herreni*, les mâles sont à l'intérieur d'un cocon (b, voir les flèches) et au stade adulte sont pourvus d'ailes (c). De même que pour *P. manihoti*, les femelles adultes de *P. herreni* pondent les œufs à l'intérieur d'un ovisac (d) (barre d'échelle = 1 mm en a et 2 mm en b, c et d).

P. manihoti



P. herreni

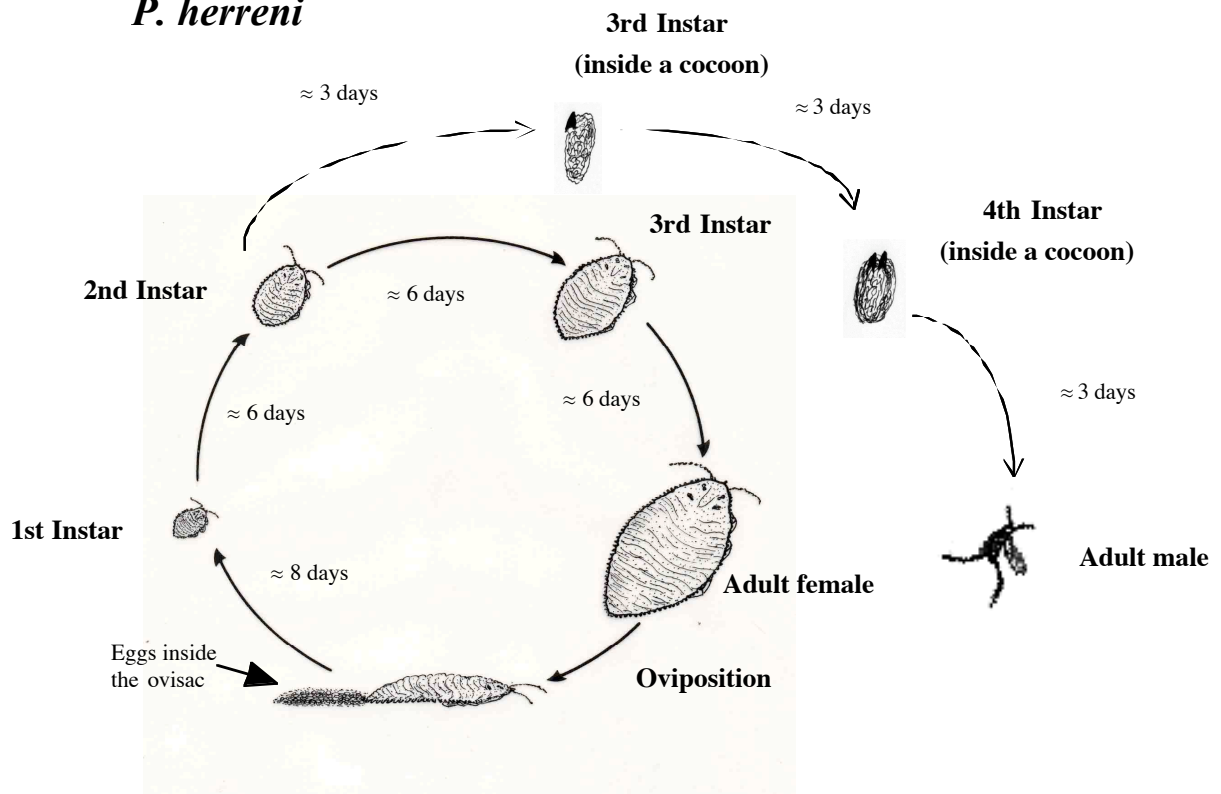


Figure 1.5. Cycles de développement de *P. manihoti* (selon Nwanze [1977]) et de *P. herreni* (selon Varela & Bellotti [1981]).

1.1.3 – Les parasitoïdes

Selon Godfray (1994), les parasitoïdes se distinguent des vrais parasites en ce sens qu'ils ne tuent pas nécessairement leurs hôtes car leurs larves s'en nourrissent. Un seul hôte est nécessaire pour le développement complet du parasitoïde. Ils parasitent différents stades de développement de leur insecte hôte. Il existe des parasitoïdes d'œufs, de larves, de chrysalides ou de pupes. Ils constituent donc pour l'homme des armes naturelles contre les insectes nuisibles aux cultures. C'est ainsi que des parasitoïdes larvaires associés à *P. manihoti* et *P. herreni* sont utilisés pour le contrôle biologique de leurs populations:

-*Apoanagyrus (Epidinocarsis) lopezi* De Santis (Hymenoptera: Encyrtidae) (Figure 1.6a) pour le contrôle de *P. manihoti* en Afrique ;

-*A. diversicornis* Howard, *Aenasius vexans* Kerrich et *Acerophagus coccois* Smith (Hymenoptera : Encyrtidae) (Figures 1.6b, c et d) pour le contrôle de *P. herreni* en Amérique du Sud.

Ces parasitoïdes ont la particularité de parasiter les troisièmes stades larvaires des femelles et de se développer à l'intérieur de leur hôte alors que celui-ci continue à s'alimenter et à se développer. On parle d'endoparasitoïdes koinobiontes.

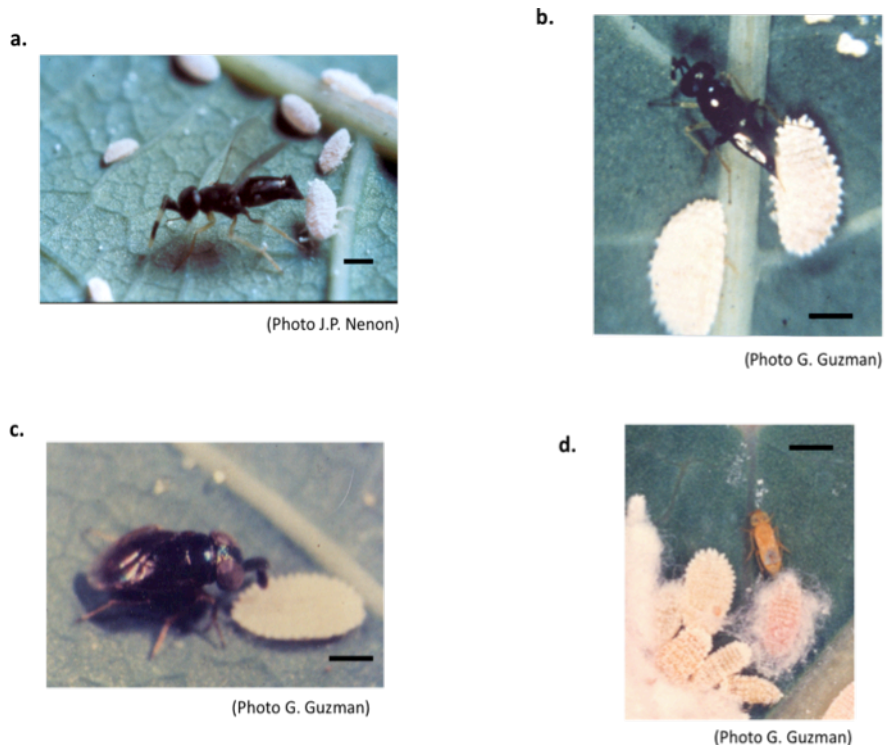


Figure 1.6. *Apoanagyrus (Epidinocarsis) lopezi* (a), *A. diversicornis* (b), *Aenasius vexans* (c) et *Acerophagus coccois* (d).

1.2 – Synthèse des travaux de recherche

1.2.1 – Contexte

La principale contrainte climatique dans les régions tropicales pour les plantes cultivées est la présence de périodes de sécheresse prolongées. Les densités de certaines espèces d'insecte associées à ces plantes augmentent souvent dans de telles conditions. C'est le cas de *P. manihoti* et *P. herreni* dont les populations augmentent tous les ans pendant chaque saison sèche. Plusieurs raisons ont été avancées pour expliquer ces augmentations. Il s'agit notamment, des changements de la qualité de la nourriture, de la réduction des mécanismes de défense de la plante aux insectes, de la diminution de l'efficacité des ennemis naturels ou tout simplement des effets directs des stress abiotiques sur les insectes (Mattson & Haack, 1987). Parmi ces explications, la qualité des aliments a reçu la plus grande attention. Ainsi, les changements biochimiques de la plante, constatés lors d'un déficit hydrique, induisent un meilleur développement des insectes [par augmentation des concentrations en acides aminés solubles par exemple (White, 1974; 1984)], et contribuent à une augmentation importante de leur nombre. Cette hypothèse a été critiquée par Larsson (1989) et Koricheva *et al.* (1998), qui suggèrent que la sécheresse n'a aucun effet, et qu'elle aurait plutôt dans certains cas, des effets négatifs sur les insectes. Le mode d'alimentation des insectes pourrait être à l'origine de ces controverses. (Mattson & Haack, 1987). En effet, les effets de la sécheresse apparaissent plus marqués chez les phloémophages que chez les insectes broyeur. Ceci s'explique par le fait que ceux qui se nourrissent de sève phloémienne (les phloémophages) sont beaucoup plus sensibles aux variations biochimiques de ce compartiment tissulaire comparativement aux insectes broyeur vis-à-vis des organes de la plante (feuilles, tiges,...) qu'ils mâchent et broient (Larsson & Björkman, 1993). Quoiqu'il en soit, aussi bien pour *P. manihoti* que pour *P. herreni*, on assiste chaque année à une augmentation de leurs populations au début des périodes de sécheresse coïncidant à des modifications importantes de la physiologie du manioc (Bellotti *et al.*, 1983 ; Le Ru *et al.*, 1991). Ces observations suggèrent un changement de la qualité trophique du manioc qui influencerait positivement le développement des cochenilles et donc leur abondance. Ceci nous a conduit à entreprendre l'étude des mécanismes de résistance du manioc à la sécheresse, et notamment des modifications physiologiques résultant de ces mécanismes de résistance susceptibles d'influencer la croissance et le développement des cochenilles et de leurs parasitoïdes.

Dans le cadre de mon cursus scientifique, étudiant en thèse puis chargé de recherche à l'IRD depuis 1993, j'ai été conduit à étudier en premier lieu le mode de nutrition de la cochenille puis les mécanismes de résistance à la sécheresse du manioc pour finalement revenir au mode de nutrition et les conséquences sur les parasitoïdes.

Pour des raisons de clarté de l'exposé, j'ai choisi de présenter d'abord les travaux consacrés aux mécanismes de résistance du manioc au stress hydrique et, aux modifications physiologiques résultant de ces mécanismes de résistance. Puis ceux obtenus sur le mode de nutrition des cochenilles sont présentés et je montre ensuite comment les modifications physiologiques induites par le stress hydrique peuvent influencer la nutrition des cochenilles et, par conséquent, la dynamique de ses populations.

Enfin, ceux consacrés aux conséquences de ces modifications physiologiques sur le comportement et l'efficacité des parasitoïdes de la cochenille, dans un contexte tritrophique, sont présentés.

1.2.2 – Comment le manioc résiste-t-il à la sécheresse ?

Publications concernées

(personnes encadrées en rouge gras)

1 - Calatayud P.-A., Duchon S. & T. Lamaze, 2000. Estimation of carbon and nitrogen modification during water deficiency in leaves of cassava *Manihot esculenta* Crantz. In: Proceedings of the IVth International Scientific Meeting of Cassava Biotechnology Network, Carvalho L. J. C. B., Thro A. M. & A. D. Vilarinhos (eds), November 03-07, 1998, Salvador, Bahia, Brazil, p. 288-298.

2 - **Article de Master**. Calatayud P.-A., **Llovera E.**, Bois J.-F. & T. Lamaze, 2000. Photosynthesis in drought-adapted cassava. Photosynthetica 38: 97-104.

3 - **Article de Master**. Calatayud P.-A., **Baron C. H.**, Velasquez H., Arroyave J. A. & T. Lamaze, 2002. Wild *Manihot* species do not possess C4 photosynthesis. Annals of Botany 89: 125-127.

Comparativement à d'autres cultures vivrières de base comme les céréales, le manioc se caractérise par sa grande capacité de résistante à la sécheresse (El-Sharkawy, 1993). Dans le but d'identifier les modifications de la physiologie du manioc induites par la sécheresse susceptibles d'agir sur les relations tritrophiques plantes – insectes – parasitoïdes, j'ai mené, dans un premier temps, des recherches sur la photosynthèse (métabolisme carboné) du manioc en situation de déficit hydrique. Ce travail a été réalisé en étroite collaboration avec un physiologiste de la plante spécialiste du stress hydrique chez les végétaux en France, le Professeur Thiery Lamaze.

Suite à l'application d'un déficit hydrique marqué (Figure 1.7), le manioc présente une forte réduction de croissance mais un statut hydrique intact. Parallèlement, les jeunes feuilles maintiennent une forte activité photosynthétique alors que les feuilles plus âgées n'assimilent presque plus de carbone. Ceci est associé à un phénomène d'héliotropisme qui maximise l'interception lumineuse en début de journée mais la minimise en milieu de journée, suggérant que les feuilles sont sensibles aux fortes irradiations. Nous nous sommes ainsi intéressés à l'effet de l'intensité lumineuse sur la photosynthèse et à l'activité du photosystème II (PSII). Cette dernière a été estimée *in vivo* par la fluorescence de la chlorophylle *a* (Article 2). L'étude est justifiée par le fait que le PSII est un complexe moléculaire très fragile, facilement altéré par les excès d'énergie (photoinhibition).

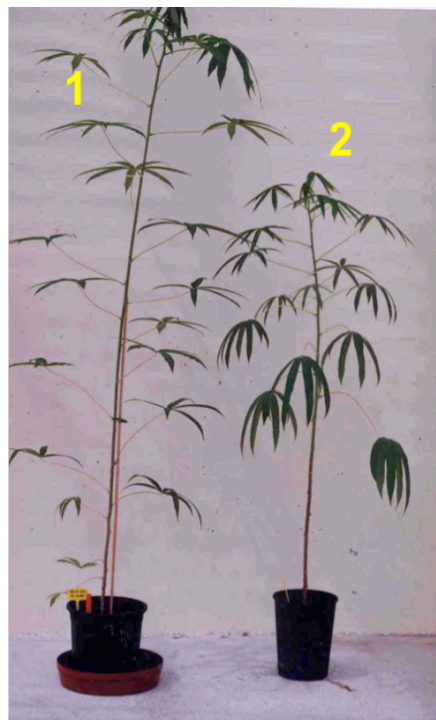


Figure 1.7. Plants de manioc cultivés sous serre avec une disponibilité optimale en eau (1) ou après 48 jours de limitation en eau (2) ; le déficit hydrique étant imposé par diminution du volume d'irrigation.

Chez les maniocs bien irrigués, la photosynthèse nette, le rendement quantique de l'assimilation du CO₂ et la capacité photosynthétique sont significativement plus importants chez les jeunes feuilles que chez les feuilles plus âgées, quelque soit l'éclairement. Sous fort éclairement, les feuilles matures présentent une activité réductrice du carbone très diminuée, et des valeurs de « quenching » photochimique¹ très faibles indiquant un risque de photoinhibition (destruction du PSII). Il apparaît que l'évitement d'un excès de lumière par mouvement marqué des limbes (héliotropisme) est une stratégie de photoprotection importante pour les

¹ Estimation de la capacité du PSII à atténuer (“to quench” en anglais) la fluorescence.

feuilles matures. Cette stratégie n'est pas développée par les jeunes feuilles qui sont capables d'utiliser les fortes intensités lumineuses (**Article 2**).

Chez les manioc subissant une forte contrainte hydrique, une réduction importante de la conductance stomatique provoque une réduction de l'assimilation du CO₂. Quelque soit l'irradiation, les feuilles matures présentent une activité photosynthétique résiduelle et montrent une grave altération de la photochimie du PSII. Chez les jeunes feuilles, à faible éclaircissement, l'activité photosynthétique diminue de 66% en raison de la résistance à la diffusion du CO₂ mais le « quenching » photochimique ainsi que l'efficacité de transport d'électrons du PSII ne sont pas modifiés. Par contre, sous fort éclaircissement, la photosynthèse des jeunes feuilles et les paramètres de fluorescence indiquent que le fonctionnement du PSII est perturbé de façon dramatique par le déficit hydrique. Par conséquent, chez le manioc en condition de déficit hydrique, les jeunes feuilles qui supportent un niveau appréciable d'assimilation photosynthétique du CO₂ peuvent maintenir les PSII dans un état correct sous éclaircissement modéré, mais sont susceptibles de subir un phénomène de photoinhibition sous fort éclaircissement. En conclusion, ces travaux indiquent que l'héliotropisme des jeunes feuilles de manioc en déficit hydrique limite l'interception du rayonnement, et est une stratégie nécessaire pour éviter qu'un fort éclaircissement ne provoque des dommages aux photosystèmes (**Article 2**).

Nous avons ensuite étudié les répercussions du déficit hydrique sur le métabolisme photosynthétique (**Article 1**). Rappelons que la fixation du dioxyde de carbone se traduit par l'apparition de composés à 3 carbones (photosynthèse C₃) ou de composés à 4 carbones (photosynthèse C₄). Les deux modes d'assimilation affectent différemment la capacité d'utilisation de l'eau par la plante. Les plantes de type C₃ ont une efficacité d'utilisation de l'eau inférieure aux plantes C₄. Les données de la littérature sur la nature de l'accepteur primaire du carbone photoassimilé, chez le manioc, sont contradictoires et suggèrent qu'il pourrait même être un intermédiaire C₃-C₄ (El-Sharkawy & Cock, 1987). La voie suivie par le carbone serait donc chez cette plante en partie déterminée par la contrainte hydrique.

Les résultats concernant le $\delta^{13}\text{C}^2$, les mesures d'activités enzymatiques (phospho-enol-pyruvate carboxylase ou PEPCase, phospho-glycolate phosphatase, saccharose phosphate synthase) et l'analyse des métabolites associés (acides organiques, acides aminés libre et sucres) font apparaître que le manioc lors d'un déficit hydrique présente une augmentation des activités enzymatiques impliquées dans la fixation du CO₂ sous forme de composés à 4 carbones et dans la photorespiration (**Article 1**). Notre interprétation est que l'activité PEPCase augmente non pas du fait d'un "glissement" du métabolisme C₃ vers le métabolisme C₄ mais en raison d'une

² $\delta^{13}\text{C}$: est lié à l'abondance isotopique du carbone 13. Sa mesure permet de distinguer les plantes C₃ des plantes C₄. En effet, le rapport ¹³C/¹²C est plus élevé chez les plantes C₄ que chez les plantes C₃, car la Phospho-Enol-Pyruvate Carboxylase (ou PEP Case, enzyme de la fixation primaire du CO₂ chez les plantes C₄) est moins discriminante vis-à-vis du ¹³C que la Ribulose 1,5-Biphosphate Carboxylase (ou RubpCase, enzyme de la fixation primaire du CO₂ chez les plantes C₃). De ce fait, l'analyse de l'abondance du ¹³C dans les tissus foliaires permet non seulement de caractériser le type de photosynthèse (C₃ ou C₄) mais aussi de suivre ses éventuelles déviations (de C₃ en C₄) induites par un stress hydrique.

augmentation de la photorespiration et de la réassimilation de l'ammonium photorespiratoire (cette dernière nécessitant des précurseurs à 4 carbones).

Les résultats concernant le $\delta^{13}\text{C}$ confirment également que le manioc cultivé possède bien un métabolisme C_3 et qu'il ne dériverait pas de forme « sauvages » de type C_4 (**Article 3**).

Le manioc en situation de déficit hydrique présente également une augmentation de la concentration en solutés solubles (acides aminés libres, sucres et acides organiques) contribuant à l'abaissement du potentiel osmotique afin de préserver les structures cellulaires lors du déficit hydrique (**Article 1**). Ceci rend la sève phloémienne plus riche en ces composés et peut ainsi favoriser le développement des phloémophages associés.

Toutes ces adaptations physiologiques au déficit hydrique sont utilisées par la plupart des plantes. Cependant, elles s'avèrent extrêmement efficaces chez le manioc, et permettent de comprendre pourquoi cette plante est particulièrement résistante à de longues périodes de sécheresse.

1.2.3 – Comment les modifications physiologiques du manioc à la sécheresse peuvent-elles influencer la croissance et le développement des cochenilles et de leurs parasitoïdes ?

Publications concernées

(personnes encadrées en rouge gras)

4 - Calatayud P.-A., Rahbé Y., Delobel B., Khuong-Huu F., Tertuliano M. & B. Le Ru, 1994. Influence of secondary compounds in the phloem sap of cassava on expression of antibiosis towards the mealybug *Phenacoccus manihoti*. Entomologia Experimentalis et Applicata 72: 47-57.

5 - Calatayud P.-A., Rahbé Y., Tjallingii W. F., Tertuliano M. & B. Le Ru, 1994. Electrically recorded feeding behaviour of cassava mealybug on host and non-host plants. Entomologia Experimentalis et Applicata 72: 219-232.

6 - Calatayud P.-A., Tertuliano M. & B. Le Ru, 1994. Seasonal changes in secondary compounds in the phloem sap of cassava in relation to plant genotype and infestation by *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae). Bulletin of Entomological Research 84: 453-459.

7 - Calatayud P.-A., Boher B., Nicole M. & J.-P. Geiger, 1996. Interactions between cassava mealybug and

cassava: cytochemical aspects of plant cell wall modifications. Entomologia Experimentalis et Applicata 80: 242-245.

8 - Calatayud P.-A., Rouland C. & B. Le Ru, 1997. Influence de la linamarine dans la relation manioc-cochenille. Acta Botanica Gallica 144: 427-432.

9 - Calatayud P.-A., Delobel B., Guillaud J. & Y. Rahbé, 1998. Rearing the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, on a defined diet. Entomologia Experimentalis et Applicata 86: 325-329.

10 - **Article de Master. Polania M. A.**, Calatayud P.-A. & A.C. Bellotti, 1999. Comportamiento alimenticio del piojo harinoso *Phenacoccus herreni* (Sternorrhyncha: Pseudococcidae) e influencia del deficit hidrico en plantas de yuca sobre su desarrollo. Revista Colombiana de Entomologia 25: 1-9.

11 - Calatayud P.-A. 2000. Influence of linamarin and rutin on biological performances of *Phenacoccus herreni* in artificial diets. Entomologia Experimentalis et Applicata 96: 81-86.

12 - Calatayud P.-A., Auger J., Thibout E., Rousset S., Caicedo A.M., Calatayud S., Buschmann H., Guillaud J., Mandon N. & Bellotti A.C. 2001. Identification and synthesis of a kairomone mediating host location by two parasitoid species of the cassava mealybug *Phenacoccus herreni*. Journal of Chemical Ecology 27: 2203-2217.

13 - **Article de Master. Calatayud P.-A., Seligmann C. D., Polania M. A.** & A. C. Bellotti, 2001. Influence of parasitism by encyrtid parasitoids on the feeding behaviour of the cassava mealybug *Phenacoccus herreni*. Entomologia Experimentalis et Applicata 98: 271-278.

14 - **Article de Master. Calatayud P.-A., Polania M. A., Guillaud J., Múnera D. F., Hamon J. C.** & A. C. Bellotti, 2002. Role of single amino acids in phagostimulation, growth, and development of the cassava mealybug *Phenacoccus herreni*. Entomologia Experimentalis et Applicata 104: 363-367.

15 - **Article de Master. Calatayud P.-A., Polania M. A., Seligmann C. D.** & A. C. Bellotti, 2002. Influence of water-stressed cassava on *Phenacoccus herreni* and three associated parasitoids. Entomologia Experimentalis et Applicata 102: 163-175.

16 - Calatayud P.-A. & B. Le Ru (Eds.), 2006. Cassava – mealybugs interactions. IRD Editions, Montpellier, France. 110 p.

Les études sur le mode d'alimentation et les besoins nutritifs des cochenilles sont des prérequis indispensables pour répondre à cette question : Comment les modifications physiologiques du manioc à la sécheresse peuvent-elles influencer la croissance et le développement des cochenilles et de leurs parasitoïdes ?

1.2.3.1 – Comportement alimentaire des cochenilles

L'arrangement particulier des pièces buccales sous forme de stylets procure aux cochenilles et, aux Sternorhynques en général, un comportement alimentaire de type « piqueurs-suceurs » (Grassé, 1951) (Figure 1.8). L'utilisation pour la première fois de l'ElectroPénétrographie (EPG) sur une cochenille en 1994 a permis de confirmer que *P. manihoti* est bien un insecte phloémophage (**Article 5**). Cette technique, mise au point par McLean & Kinsey (1964), permet grâce à un montage électrique d'enregistrer les activités de piqûre de ces insectes (Figure 1.9). Les signaux (endogènes ou non) sont amplifiés puis enregistrés sous forme d'ondes. Ils résultent :

- des activités de pénétration des pièces buccales qui engendrent des variations de potentiel électrique;

- de la résistance induite par l'insecte qui varie selon une source électrique exogène traversant les canaux des pièces buccales.

Cette technique présente un double intérêt, non seulement elle permet de mieux connaître le compartiment nutritif de l'insecte mais aussi d'identifier les tissus de la plante les plus impliqués dans la résistance du végétal à la pénétration des pièces buccales du ravageur.

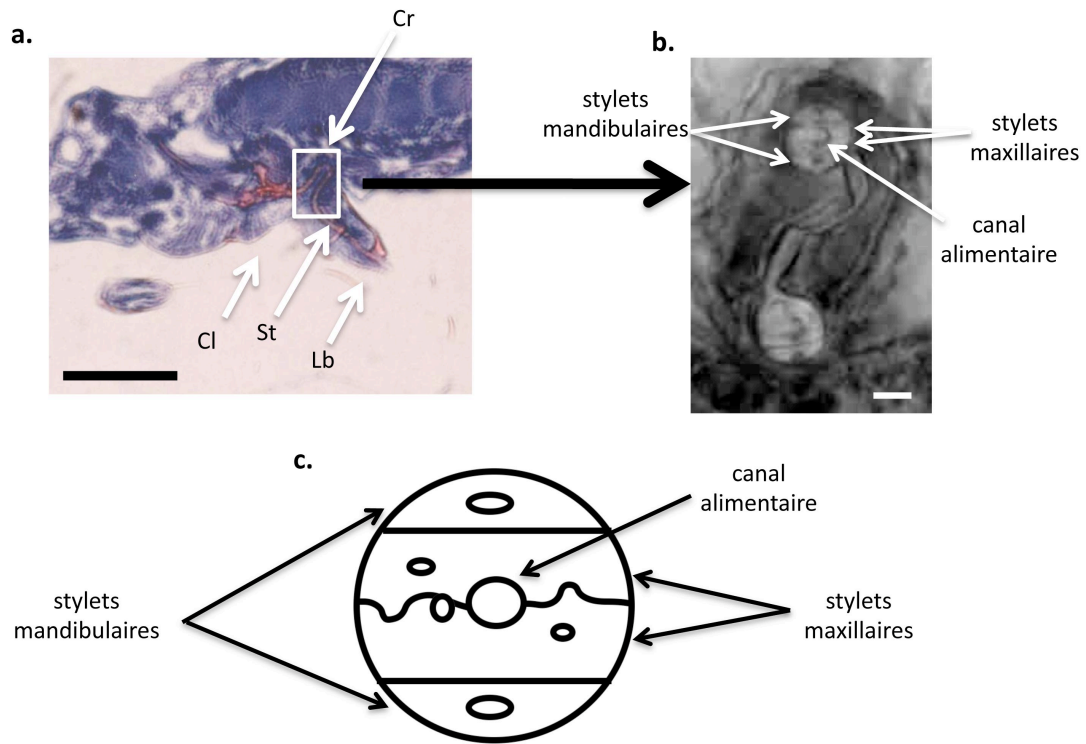


Figure 1.8. Relations anatomiques du labium (lb) et des stylets (st) chez *P. manihoti* (cl: "clypéus", Cr: "crumena") observées après une coupe longitudinale du corps de l'insecte (bar d'échelle = 600 μ m). Coupe transversale des stylets repliés en boucle dans la "crumena" (b, bar d'échelle = 2 μ m). Vue schématique des stylets chez les Sternorhynques selon Grassé (1951) (c) (Photos C. Nardon).

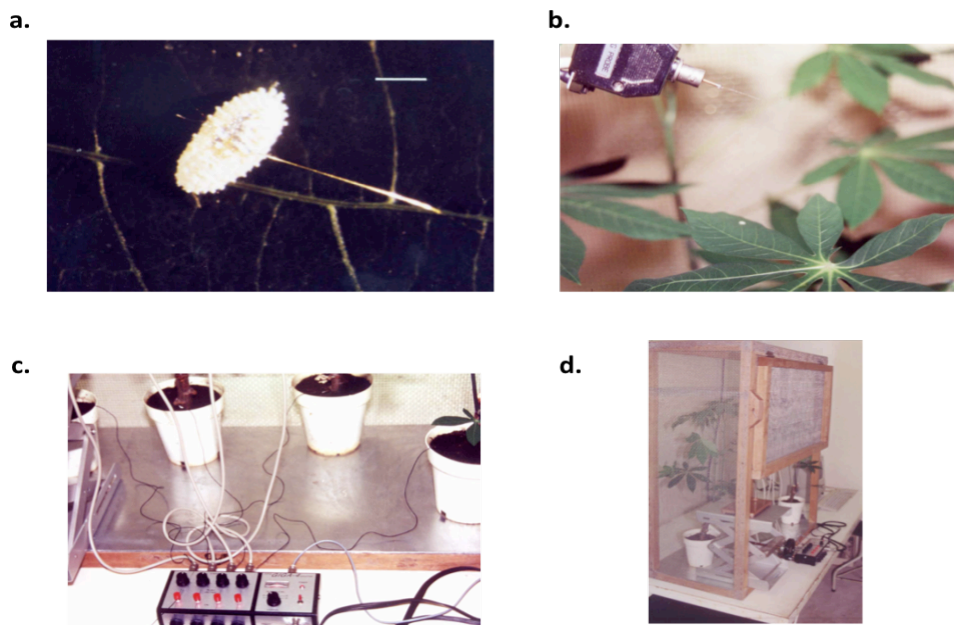


Figure 1.9. L'EPG : un fil d'or est fixé sur le dos de l'insecte à l'aide d'une colle contenant des sels d'argent (a, bar d'échelle = 1 mm). L'insecte est ensuite relié à une sonde (b) qui est elle-même connectée à un amplificateur lié à un ordinateur pour la visualisation et le stockage des signaux électriques (c). L'expérience est réalisée dans une cage de Faraday afin de limiter les bruits électriques extérieurs au montage (d) (Photos P.-A. Calatayud).

Les signaux EPG donnent des informations détaillées sur la position des stylets dans les tissus de la plante et leurs progressions. Les signaux obtenus chez les pucerons ayant largement été étudiés et décrits (Tjallingii, 1978 ; 1988), ils ont donc été utilisés comme référence pour mettre en corrélation les signaux EPG obtenus chez les cochenilles avec les diverses composantes de processus de pénétration des stylets (voir la [Figure 1.10](#)). Si cette technique a confirmé le caractère principalement phloémophage de ces cochenilles, elle a permis aussi de montrer que leurs stylets présentaient un trajet principalement intercellulaire avec de fréquentes piqûres dans les cellules du mésophylle, identifiées par de fréquentes chutes de potentiel, avant d'atteindre le phloème et de s'alimenter de sève phloémienne. Ainsi, une comparaison du comportement de *P. manihoti* sur plusieurs espèces végétales, des plus aux moins préférées, a permis d'observer que les interactions pré-phloémiennes entre les stylets de l'insecte et les tissus de la plante, ainsi que le délai d'atteinte du phloème conditionnaient la fixation de l'insecte et par là même son acceptation ou son rejet précoce de la plante (**Article 5**). De plus, l'observation des temps de contact des stylets avec le contenu intracellulaire des cellules du mésophylle a également permis de suggérer que leur contenu est fortement impliqué dans les processus de fixation de *P. manihoti*. Par ailleurs, la présence d'enzymes pectinolytiques salivaires chez cet insecte (**Article 7**) indique qu'après la pénétration des stylets dans le végétal, ces enzymes participent vraisemblablement à la formation de la gaine sétale extracellulaire facilitant la progression des stylets. Leur existence souligne l'importance des propriétés à la fois physiques et chimiques de la paroi végétale dans les processus de fixation de l'insecte sur la plante où notamment les composés phénoliques apoplastiques peuvent jouer un rôle primordial dans ces processus en interférant avec l'action des enzymes pectinolytiques.

En conclusion, il apparaît clairement que les interactions pré-phloémiennes (cf. voies principalement intercellulaires des stylets) jouent un rôle prépondérant pour l'acceptation et la reconnaissance de l'hôte chez ces insectes.

L'utilisation de l'EPG a permis également de montrer que les mâles de *P. herreni* se nourrissent de sève de la plante seulement jusqu'au deuxième stade larvaire (**Article 10**). Après avoir formé le cocon, ils ne s'alimentent plus jusqu'à ce qu'ils deviennent des adultes ailés, perdant complètement leur appareil buccal. Les femelles, quant à elles, se nourrissent de sève tout au long de leur cycle de vie, indiquant que chez cette espèce, ce sont elles qui causent le plus de dommages à la plante. Nous avons démontré que l'emplacement des insectes sur la feuille influence fortement les paramètres EPG et donc leur comportement alimentaire (**Article 10**). Ainsi les insectes situés près d'une nervure trouvent plus rapidement le phloème que ceux éloignés. Ceci explique pourquoi les cochenilles se fixent préférentiellement près des nervures foliaires.

Enfin, le suivi par EPG du comportement alimentaire de *P. herreni* parasité distinctement par trois espèces de parasitoïdes *A. coccoïis*, *A. vexans* et *A. diversicornis* a permis d'observer que l'insecte parasité s'alimente principalement de sève phloémienne jusqu'à ce qu'il se transforme en "momie" (i.e. jusqu'à sa mort causée par la maturation du parasitoïde)

(Article 13). Cette information est utile car elle confirme que toute modification de la composition biochimique de la sève phloémienne peut influencer non seulement le développement de *P. herreni* mais également celui de ses parasitoïdes utilisés en lutte biologique.

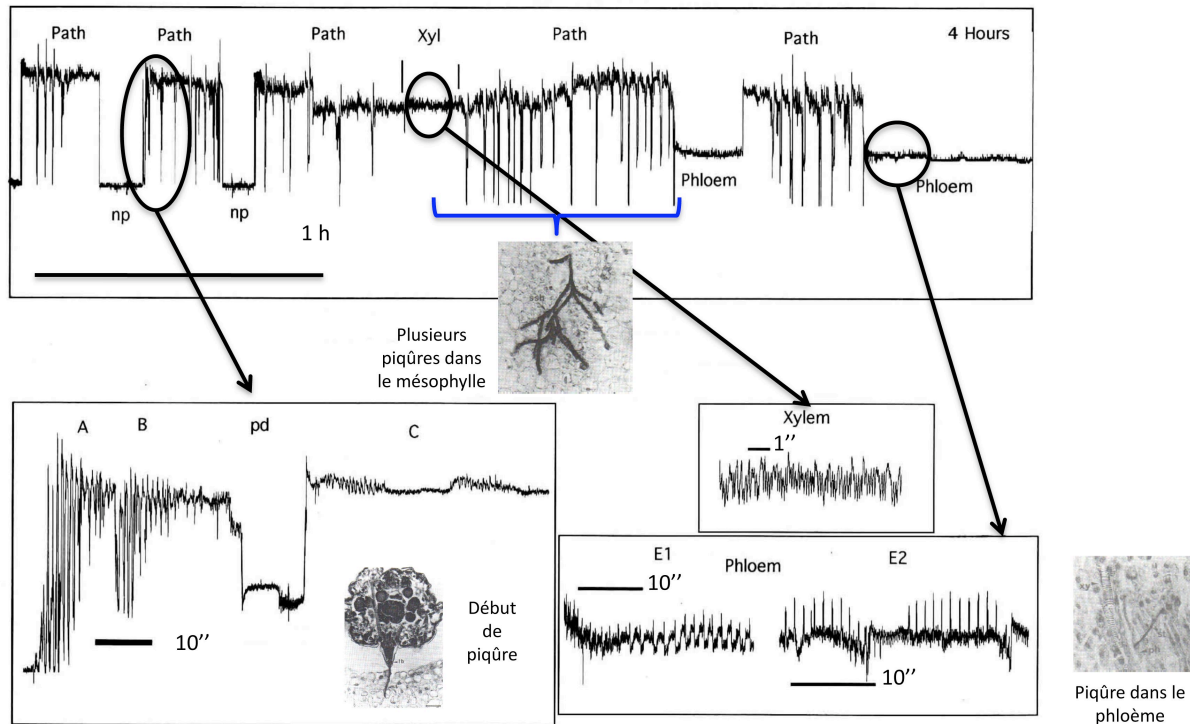


Figure 1.10. Les signaux EPG typiques enregistrés chez *P. manihoti* et *P. herreni* utilisant le système DC-EPG de Tjallingii (1988). Enregistrement de 4 heures montrant le début de pénétration des stylets dans les tissus de la plante (A et B, caractérisés par d'importantes salves de salivation au travers de l'épiderme), la progression majoritairement intercellulaire (C, montrant de petites salves de salivation), des piqûres sporadiques dans des cellules du mésophylle (pd pour chute de potentiel due à chaque traversée au travers d'une membrane cellulaire et de son potentiel transmembranaire), piqûre et ingestion dans le xylème (Xyl, pas de chute de potentiel parce que les cellules du xylème ne possèdent pas de membrane plasmique) puis piqûre et ingestion dans le phloème débutant par une chute de potentiel en raison de la présence d'une membrane plasmique de la cellule du phloème et caractérisées par deux types de signaux appelés E1 et E2 montrant des pics d'ingestion de sève (np: pas de pénétration, stylets en dehors des tissus de la plante).

1.2.3.2 – Besoins nutritifs des cochenilles

Chez ces insectes principalement phloémophages l'analyse biochimique de la sève phloémienne de la plante hôte permet de caractériser leur régime alimentaire, d'identifier les composants de leur alimentation et les nutriments absorbés.

Manihot esculenta ne présente aucune originalité quant à la composition de sa sève phloémienne. Le saccharose est le constituant majeur représentant 70% des composés détectés. Parmi les acides aminés libres, la glutamine est l'acide aminé de loin majoritaire (jusqu'à 42% de la totalité des acides aminés). Néanmoins, le faible niveau en acides aminés libres en fait une plante particulièrement pauvre en ces composés. En plus des constituants primaires, la sève de manioc contient de la linamarine (Figure 1.11a) (un glucoside cyanogénique) et un composé phénolique, la rutine (Figure 1.11b) jouant un rôle respectivement phagostimulant et phagodéterrent vis-à-vis de *P. manihoti* (Articles 4, 8 et 11).

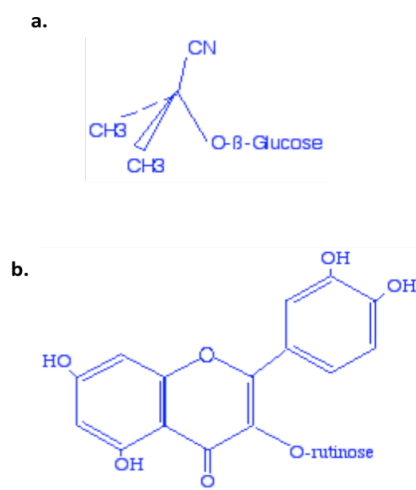


Figure 1.11. Structures de la linamarine (a) et de la rutine (b) (rutinose = rhamnose + glucose).

La détermination de la composition biochimique de la sève phloémienne du manioc ainsi que l'analyse des acides aminés des tissus de *P. manihoti* (en fonction de son stade de développement larvaire) ont permis de sélectionner pour la cochenille un milieu holidique (i.e. dont la composition est parfaitement connue) utilisé pour de nombreuses espèces de puceron (Febvay *et al.*, 1988). L'adaptation du dispositif d'élevage à *P. manihoti* et *P. herreni*, a permis d'obtenir un développement complet des cochenilles sur ce type de milieu (Figure 1.12) (Articles 9 et 11). Cette possibilité est intéressante car elle autorise l'étude de l'influence directe des allélochimiques végétaux présumés actifs sur le comportement et le développement de ces insectes.

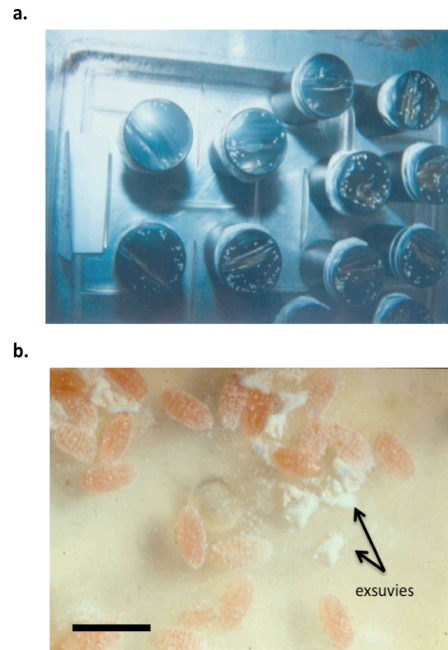


Figure 1.12. Unités d'élevage des cochenilles sur milieu artificiel (a) et cochenilles s'y développant (b, barre d'échelle = 1 mm) (Photos Calatayud P.-A.). Les insectes sont placés dans une boîte plastique noire, obturée par une double couche de Parafilm dans laquelle on place du milieu artificiel liquide.

Comme d'autres Pseudococcidae, *P. manihoti* et *P. herreni* possèdent un bactériome volumineux hébergeant des bactéries symbiotiques censées contribuer à la nutrition et au rééquilibrage de la qualité nutritionnelle de l'alimentation de ces insectes car la sève phloémienne ne constitue pas un bol alimentaire équilibré (Figure 1.13) (Article 16).

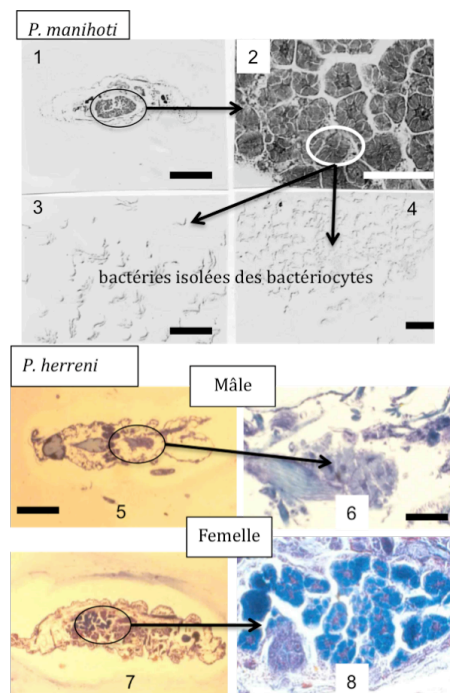


Figure 1.13. Micrographies montrant le bactériome (avec les bactériocytes contenant les bactéries symbiotiques) chez *P. manihoti* et *P. herreni* (barres d'échelle = 1 mm [pour 1], 30 μ m [pour 2, 3 et 4], 200 μ m [pour 5], 40 μ m [pour 6 et 8] et 1 mm [pour 7]) (Photos C. Nardon).

Lors de l'analyse de la composition en acides aminés des tissus de cochenille, nous avons détecté la présence d'un composé phénolique identifié, pour la première fois dans un organisme naturel, la caffeoyl-sérine (**Article 12**). Ce composé n'est pas ingéré directement par l'insecte lors de son alimentation et ne provient donc pas de la sève phloémienne. L'insecte est donc capable de le synthétiser. Il se trouve également présent dans les cires et le résidu d'acide caffeïque servirait de précurseur de la quinone constitutive de la cuticule de ces insectes. Quant au résidu de sérine, il servirait de précurseur de la soie (=polymère de sérine) constitutive des ovisacs. Il est utilisé par les parasitoïdes, *Aenasius vexans* et *Acerophagus coccois*, pour reconnaître et identifier leur insecte hôte, *P. herreni* (**Article 12**).

D'autres travaux ont montré le caractère essentiel de certains acides aminés au développement des cochenilles (**Article 14**). Par exemple, l'absence d'asparagine ou de glutamine ou d'arginine dans le milieu artificiel empêche le développement de *P. herreni*. Ceci n'est pas dû à une incapacité de synthèse de ces acides aminés lorsque ceux-ci sont absents (puisqu'ils se retrouvent présents dans les tissus de cochenilles) mais plutôt à un problème énergétique (vraisemblablement par la sollicitation de voies de synthèse inhabituelles).

1.2.3.3 – Réactions de défense du manioc aux attaques de cochenille

Chez les plantes supérieures, beaucoup de stratégies (biophysiques, biochimiques et écologiques) sont élaborées pour la défense contre les insectes phytophages. La stratégie biochimique est la plus efficace et la plus utilisée par beaucoup d'espèces végétales (Bell, 1974, Schoonhoven *et al.*, 2005).

Des stratégies à la fois biophysiques et biochimiques ont été mises en évidence chez le manioc pour réagir à l'attaque des cochenilles. La première réaction, très rapide et commune à beaucoup d'espèces végétales (voire à toutes), est l'apposition de callose (polymère de β [1,3]-D-glucopyranose) au contact des stylets de cochenille (**Article 7**). Cette réaction constitue une sorte de cicatrisation principalement des vaisseaux du phloème. Elle gênerait l'alimentation soutenue de l'insecte phloémophage. De plus, nos analyses des substances secondaires présentes dans les liquides intercellulaires de feuilles ont montré que les acides phénoliques influenceraient significativement les mécanismes de fixation de la cochenille sur la plante (**Article 4**). En effet, ces acides phénoliques constitutifs de la paroi végétale, précurseurs de synthèse de lignines, de cutines/subérines ou de composés couplés aux pectines pourraient constituer des facteurs majeurs d'interaction avec les enzymes salivaires de cochenille. Les flavonoïdes ne semblent pas intervenir lors de cette phase précoce.

La présence de composés cyanés constitue une des caractéristiques biochimiques du manioc. Ces composés sont présents dans les feuilles, les tiges et les tubercules et circulent dans la sève phloémienne (**Article 4**). Dans les tissus de la plante, le groupement -CN est lié au D-glucose sous forme de glucosides cyanogéniques (Conn, 1980): principalement la linamarine (Butler *et al.*, 1965). Lors d'une destruction, les tissus de manioc ont la propriété d'émettre de l'acide cyanhydrique (HCN). Cette propriété,

appelée cyanogénèse, résulte notamment de l'action d'une enzyme endogène, β -glucosidasique : la linamarase (Conn, 1980). La cyanogénèse, processus biochimique permettant l'apparition d'une molécule toxique, constitue en quelque sorte, un système de protection pour la plante vis-à-vis de l'attaque des ravageurs.

Cependant, la cyanogénèse ne semble pas impliquée dans la défense du manioc envers *P. manihoti* et *P. herreni*. D'une part, la localisation tissulaire différente de la linamarase (dans les cellules laticifères) et de son substrat la linamarine (dans d'autres types de cellule) (Pancoro & Hughes, 1992) et, d'autre part, le fait que les processus de pénétration des stylets de cochenille induisent peu de dommages tissulaires, rendent peu probable le déclenchement de la cyanogénèse lors des interactions manioc - cochenille. De plus, ces cochenilles possèdent un système efficace d'excrétion et/ou de détoxification de l'H₂CN éventuellement libéré dans leur tractus digestif (**Articles 8 et 16**).

La rutine, un flavonoïde glycosilé véhiculé par la sève phloémienne du manioc, perturbe la croissance et le développement de *P. manihoti* par un effet anti-nutritif, retardant le développement des insectes, plutôt que toxique (**Article 11**). Ce composé participerait à une réaction (défensive ?) du manioc à l'attaque des cochenilles se manifestant par une augmentation de la teneur en ce composé avec d'autres flavonoïdes comme le kaempférol (**Article 4**).

1.2.3.4 – Influence du déficit hydrique dans les interactions manioc – cochenilles – parasitoïdes

On a observé que la teneur foliaire en linamarine (composé phagostimulant pour *P. manihoti* [**Article 11**]) augmente pendant la saison sèche. Parallèlement, la réaction de défense du manioc à *P. manihoti*, se manifestant par une augmentation de la teneur en rutine et autres flavonoïdes (**Article 4**), est beaucoup moins importante. Ces observations suggèrent une altération temporaire de la résistance du manioc aux cochenilles pendant cette saison et expliquent en partie l'augmentation des populations de *P. manihoti* (**Article 6**).

La limitation de l'eau induit des changements de la physiologie du manioc favorisant le développement et la reproduction des cochenilles. Ceci a été démontré pour *P. manihoti* (Fabre & Le Ru, 1988), et nous l'avons également montré pour *P. herreni*, pour qui, la fécondité et le poids des femelles adultes sont plus élevés sur les plantes en déficit hydrique (**Article 15**). De plus, les femelles sont devenues plus rapidement matures et ont pondé plus précocement que celles élevées sur manioc normalement irrigués (**Figure 1.14**).

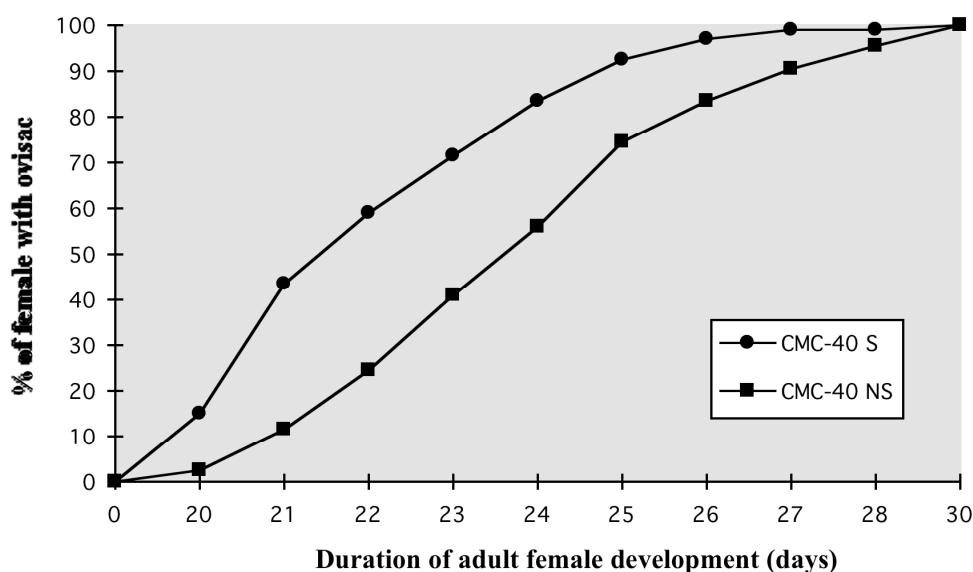


Figure 1.14. Pourcentage cumulé de femelles matures de *P. herreni* (i.e. qui forment les ovisacs pour y pondre les œufs) sur manioc (variété CMC 40) normalement irrigué (NS) ou en situation de déficit hydrique (S).

Ce développement plus rapide de *P. herreni* sur des maniocs en situation de déficit hydrique est lié, en partie, à des facteurs nutritionnels. L'utilisation des milieux artificiels a permis de confirmer qu'une augmentation de la teneur en saccharose et en acides aminés libres dans le milieu, avec un rapport « saccharose/acides aminés libres » comparable à celui rencontré dans les feuilles de manioc en déficit hydrique, favorisent la croissance des cochenilles (**Articles 10 et 16**). Par ailleurs, la présence de certains acides aminés comme la glutamine et l'arginine [acides aminés essentiels au développement de *P. herreni* (**Article 14**)], dont les niveaux augmentent significativement dans les feuilles de manioc en déficit hydrique, confirme leur importance dans les interactions manioc – cochenille pendant les périodes de saisons sèches prolongées.

Parallèlement, nous avons montré que lorsque *P. herreni* se nourrit de sève de manioc en déficit hydrique le développement et le parasitisme des parasitoïdes, *A. coccoïis*, *A. vexans* et *A. diversicornis* sont perturbés (**Article 15**). Pour compléter ces derniers travaux, il aurait été intéressant d'étudier le comportement de recherche des parasitoïdes en situation de choix : manioc infesté en déficit hydrique *vs* manioc infesté en conditions d'irrigation normale.

Tous ces résultats indiquent que la sécheresse induit chez le manioc une réduction de ses réactions de défense vis-à-vis des cochenilles, une augmentation de la teneur en éléments nutritifs de la sève (saccharose et acides aminés libres) avec un meilleur équilibre en ces éléments ainsi qu'une diminution de l'efficacité des parasitoïdes facilitant ainsi le développement et la reproduction des cochenilles (**Figure 1.15**).

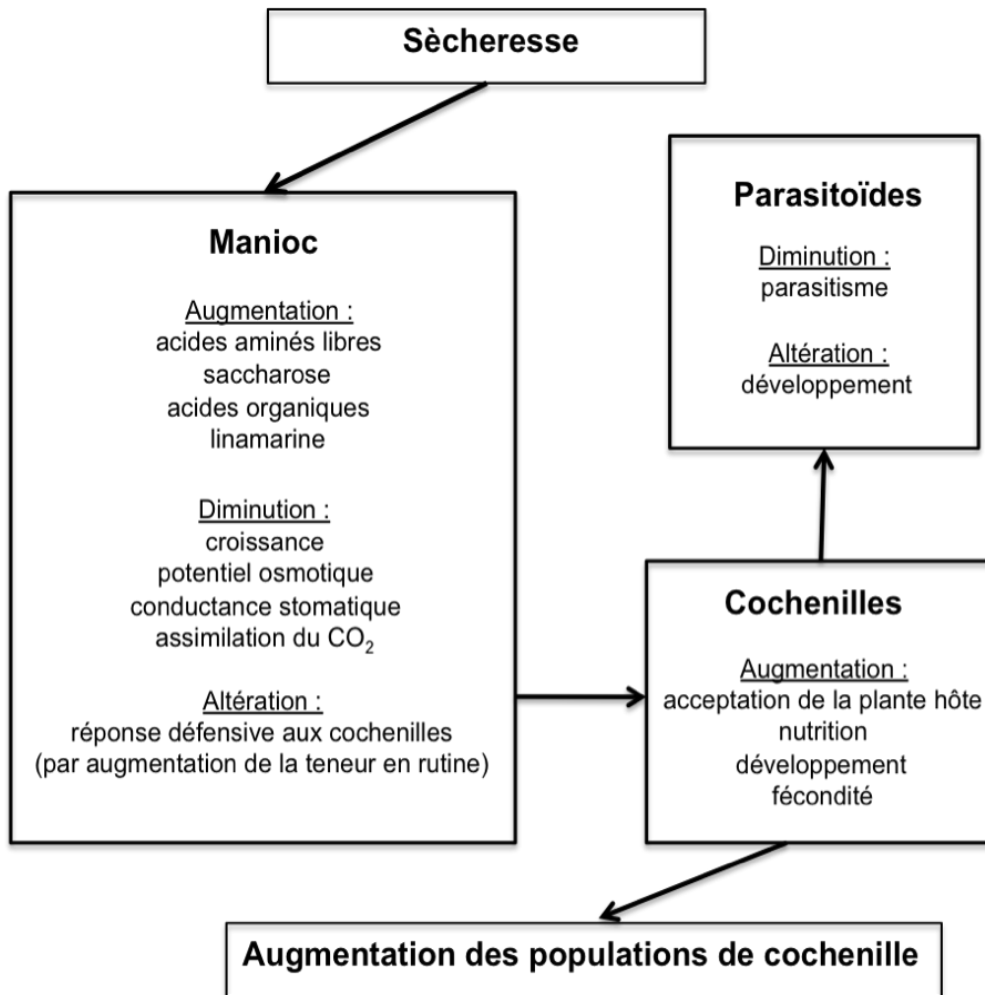


Figure 1.15. Schéma récapitulatif montrant comment les modifications physiologiques du manioc en situation de déficit hydrique peuvent influencer la croissance et le développement des cochenilles et de leurs parasitoïdes, expliquant ainsi l'augmentation des populations de ces ravageurs pendant ces périodes de sécheresse.

Deuxième partie

Interactions graminées – lépidoptères foreurs – parasitoïdes



« Si la question de la priorité de l'œuf sur la poule ou de la poule sur l'œuf vous embarrasse, c'est que vous supposez que les animaux ont été originellement ce qu'ils sont à présent. Quelle folie ! »
Denis Diderot, Le Rêve de d'Alembert – 1769.

2.1 – Présentation des différents protagonistes

2.1.1 – Introduction

Comme mentionné en avant-propos, les lépidoptères foreurs de graminées constituent l'une des principales contraintes de production des céréales en Afrique sub-Saharienne. Dans ce contexte, un vaste chantier de recherches a été initié dès 2001 par l'U.R. 072 de l'IRD afin de mieux comprendre la biodiversité et l'évolution des complexes graminées - lépidoptères foreurs – parasitoïdes en Afrique (Silvain, 2000).

La diversité des lépidoptères foreurs de graminées apparaît beaucoup plus importante qu'on ne le considérait jusqu'à présent (Le Ru *et al.*, 2006a et b). Ce nouvel essor de l'étude de la diversité spécifique des foreurs est probablement lié à l'utilisation accrue de l'outil moléculaire qui, combiné à l'étude morphologique classique des espèces permet de mieux définir le statut taxonomique du matériel récolté. Beaucoup de ces foreurs se sont spécialisés sur une espèce végétale (monophagie) ou un petit nombre d'espèces appartenant à la même famille botanique (oligophagie) (Le Ru *et al.*, 2006a et b; Ong'amo *et al.*, 2006a et b; Otieno *et al.*, 2006). L'oligophagie et la spécialisation sur certaines espèces d'Angiosperme sont vraisemblablement à l'origine du succès évolutif de ces lépidoptères foreurs de graminées en Afrique.

Les interactions entre les foreurs actuels et leurs plantes hôtes peuvent être très anciennes et ont été conservées au cours du temps. Ce conservatisme des interactions plantes - foreurs implique que des contraintes fortes jouent sur les phénomènes de changements d'hôte végétal, facteurs majeurs de la spéciation et donc de la diversification de ces insectes phytophages. Ainsi, les espèces de foreur devenues nuisibles ne seraient donc pas nécessairement les plus polyphages.

Parallèlement, la diversité des parasitoïdes s'est également avérée être importante particulièrement sur les genres *Busseola* spp. et *Chilo* spp. (Mailafiya *et al.*, 2009). Comme leurs hôtes, la majorité des parasitoïdes se sont spécialisés sur une espèce de lépidoptère foreur ou un petit nombre d'espèces appartenant à la même famille.

Comprendre les mécanismes à l'origine de ces interactions spécifiques graminées - lépidoptères foreurs – parasitoïdes permet aussi de mieux comprendre les mécanismes de changement d'hôte qui sont, par exemple, à l'origine de l'apparition d'un ravageur chez les lépidoptères foreurs et, plus généralement, des mécanismes de diversification de ces insectes.

Dans ce contexte, depuis 2002 mes travaux ont principalement porté sur la compréhension des mécanismes de recherche et d'acceptation de la plante

hôte par les lépidoptères foreurs de graminées ainsi que ceux de l'insecte hôte par les parasitoïdes associés. Ne pouvant pas étudier toutes les espèces, je me suis focalisé sur une espèce de foreur considérée comme l'un des plus importants ravageurs du maïs et du sorgho en Afrique subsaharienne, *Busseola fusca*; et de deux espèces de parasitoïde, *Cotesia sesamiae*, espèce indigène associée à *B. fusca*, et *C. flavipes*, espèce introduite pour le contrôle d'une autre espèce de foreur, *Chilo partellus*.

2.1.2 – Le maïs et le sorgho

Le maïs, *Zea mays* L. (Poaceae), est une plante herbacée annuelle largement cultivée dans le monde comme céréale pour ses grains riches en amidon, mais aussi comme plante fourragère (Figure 2.1). Cette espèce, originaire du Mexique, constituait l'aliment de base des Amérindiens. Elle a été introduite en Afrique d'une part en Égypte vers 1540 et d'autre part dans la région du golfe de Guinée vers 1550 (<http://fr.wikipedia.org/wiki/Maïs>).



Figure 2.1. Le maïs (source : <http://fr.wikipedia.org/wiki/Maïs>).

Le sorgho commun, *Sorghum bicolor* (L.) Moench (Poaceae), est une plante herbacée annuelle d'origine africaine, cultivée soit pour ses graines (le « sorgho grain »), soit comme fourrage (le « sorgho fourrager ») (Figure 2.2). Elle est considérée comme la cinquième céréale mondiale, après le maïs, le riz, le blé et l'orge (http://fr.wikipedia.org/wiki/Sorgho_commun).



Figure 2.2. Le sorgho commun (source : http://fr.wikipedia.org/wiki/Sorgho_commun).

2.1.3 – *Busseola fusca*

Busseola fusca (Fuller) (Lepidoptera : Noctuidae) est un insecte présent dans toute l'Afrique sub-Saharienne (Figure 2.3). Il est considéré comme un important ravageur du maïs et du sorgho, pouvant occasionner jusqu'à 80% de pertes de rendement sur maïs (Kfir *et al.*, 2002). Les femelles pondent leurs œufs entre la gaine foliaire et la tige de graminée. Son cycle de développement passe au moins par six stades larvaires (Figure 2.4). Après l'éclosion, les chenilles de premiers stades se nourrissent de jeunes feuilles et ce n'est qu'à partir du troisième stade qu'elles pénètrent dans la tige pour s'y développer. Alors que cet insecte était considéré comme relativement polyphage (Kfir *et al.*, 2002), Le Ru *et al.* (2006a et b) et Otieno *et al.* (2006) ont montré qu'il était peu présent sur graminées sauvages et que son spectre d'hôtes se limite presque exclusivement aux plantes cultivées (maïs et sorgho).

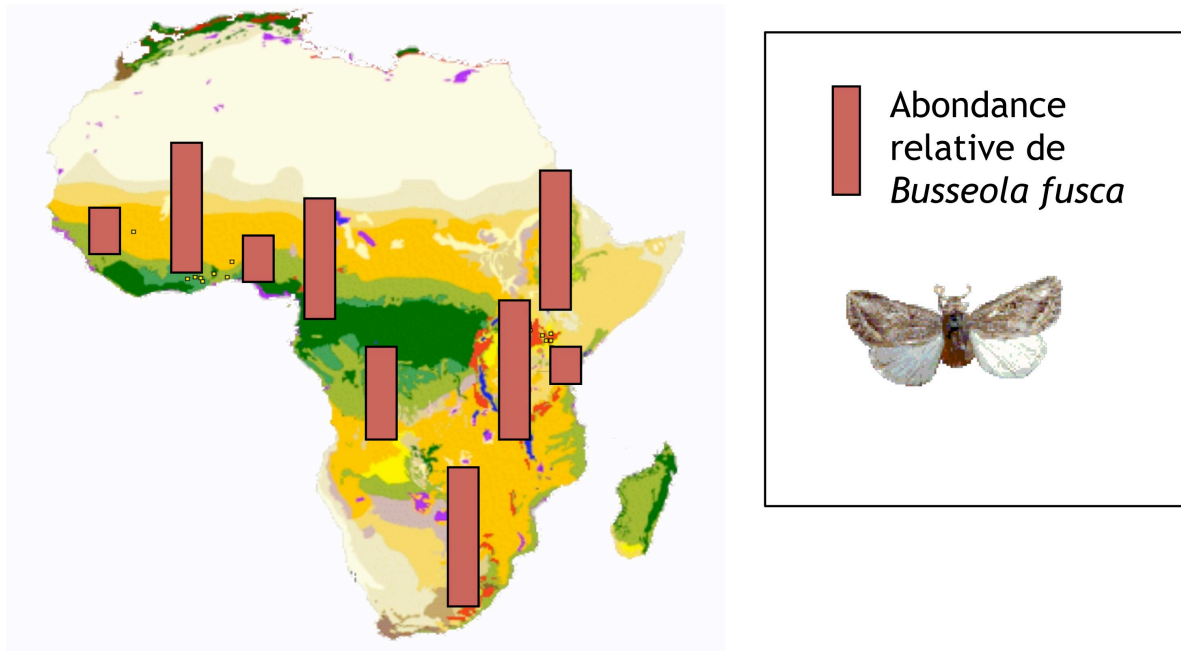


Figure 2.3. Abondance relative de *Busseola fusca* en Afrique (source : Bruno Le Ru).

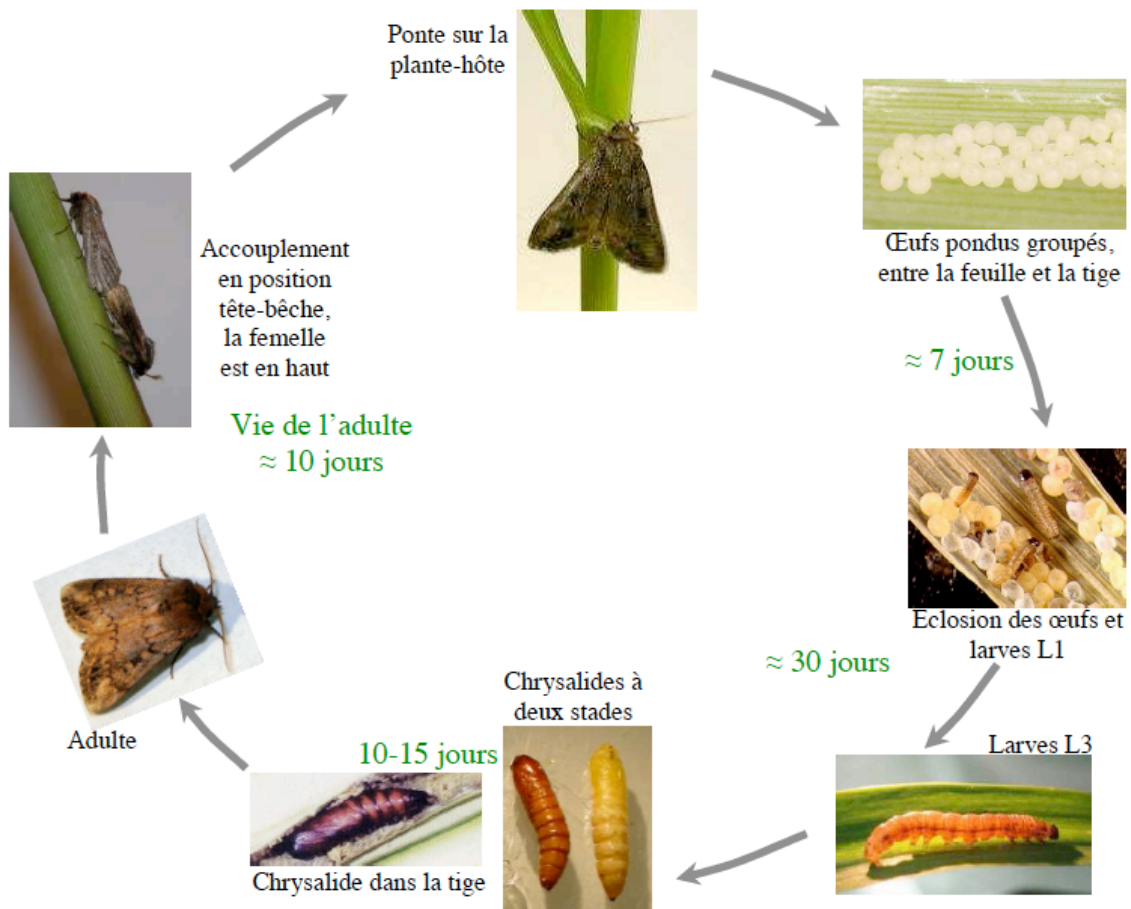


Figure 2.4. Cycle de développement de *Busseola fusca* (source : Félix [2008]).

2.1.4 – *Cotesia sesamiae* et *C. flavipes*

Cotesia sesamiae Cameron (Hymenoptera : Braconidae) est un parasitoïde indigène koinobionte de chenilles de lépidoptères foreurs de tiges de graminées dont *B. fusca* (Figure 2.5).

Cotesia flavipes (Cameron) (Hymenoptera : Braconidae) (Figure 2.6) est une espèce exotique, introduite en Afrique en 1993/94 pour le contrôle d'une autre espèce de foreur, *C. partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera : Crambidae) (Overholt *et al.*, 1997). *Chilo partellus* est considéré aussi comme un important ravageur du maïs au Kenya (Kfir *et al.*, 2002) et est souvent présent dans les mêmes parcelles cultivées que *B. fusca*. Comme *C. sesamiae*, *C. flavipes* est un parasitoïde koinobionte de chenilles.

Ces deux espèces sont grégaires, injectant jusqu'à 60 œufs dans le même hôte et pouvant conduire jusqu'à l'émergence de 30 individus adultes.

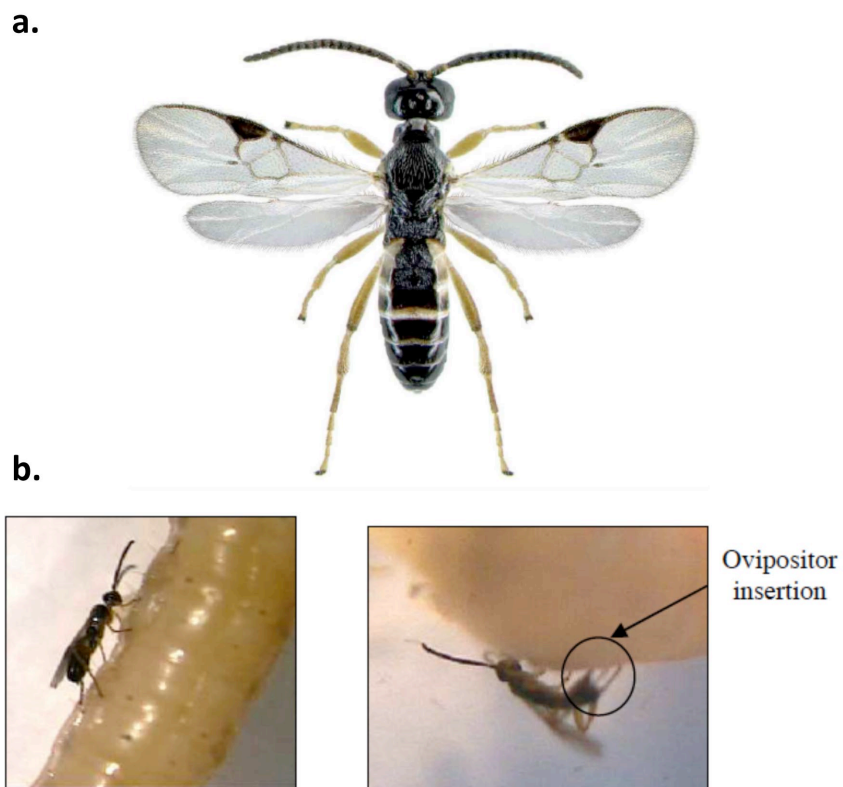


Figure 2.5. *Cotesia sesamiae* (a, source : ICIPE stem borer project), *Cotesia sesamiae* parasitant une chenille de *B. fusca* (b, source : Obonyo, [2009]).



Figure 2.6. *Cotesia flavipes* (source : <http://www.uky.edu/~mjshar0/genera/Cotesia/cotesia.html>).

2.2 – Synthèse des travaux de recherche

2.2.1 – Variabilité génétique des populations de *Busseola fusca*

Publications concernées

17 - Sezonlin M., Dupas S., Le Ru B., Le Gall P., Moyal P., Calatayud P.-A., Giffard I., Faure N. & Silvain J.-F., 2006. Phylogeography and population genetics of the maize stalk borer *Busseola fusca* (Lepidoptera, Noctuidae) in sub-Saharan Africa. Molecular Ecology 15: 407-420.

18 - Félix A.-E., Genestier G., Malosse C., Calatayud P.-A., Le Ru B., Silvain J.-F. & Frérot B., 2009. Variability in pheromone communication among different haplotype populations of *Busseola fusca*. Journal of Chemical Ecology 35: 618-623.

19 - Calatayud P.-A., Gitau C., Calatayud S., Dupas S., Le Ru B. & J.-F. Silvain, 2011. Variability in the reproductive biology and in resistance against *Cotesia sesamiae* among two *Busseola fusca* populations. Journal of Applied Entomology DOI: 10.1111/j.1439-0418.2010.01561.x.

Busseola fusca est un insecte présent dans toute l'Afrique sub-Saharienne (Kfir *et al.*, 2002). Des études phylogéographiques ont mis en évidence une variabilité génétique des populations de *B. fusca* en fonction de son origine géographique (**Article 17**). Celles-ci ont pu être séparées en trois clades mitochondriaux ou mitotypes : un en Afrique de l'Ouest et deux en Afrique Centrale et de l'Est (que l'on nommera respectivement KI et KII) (**Figure 2.7**). Le mitotype KI est restreint à l'Erythrée, Ethiopie, Kenya et Ouganda ; alors que KII est plus largement distribué de l'Ethiopie à l'Afrique du Sud et jusqu'au Cameroun. Les différences de distribution entre les trois mitotypes ne peuvent être attribuées à un isolement reproducteur des populations en relation avec les phéromones sexuelles des femelles (**Article 18**). D'autres facteurs expliqueraient ces différences. Ainsi, pour KI et KII, qui coexistent au Kenya et partagent les mêmes plantes hôtes, la plus large distribution de KII par rapport à KI serait due à des différences de la biologie de leur reproduction (comportement d'appel des femelles, fécondité et fertilité) et de leur résistance vis-à-vis du parasitoïde, *Cotesia sesamiae* (**Article 19**). Ainsi, malgré leur coexistence vraisemblablement ancienne au Kenya (puisque la séparation KI/KII remonterait à environ 1 million d'années [**Article 17**]), KI et KII ont conservé certaines différences biologiques.

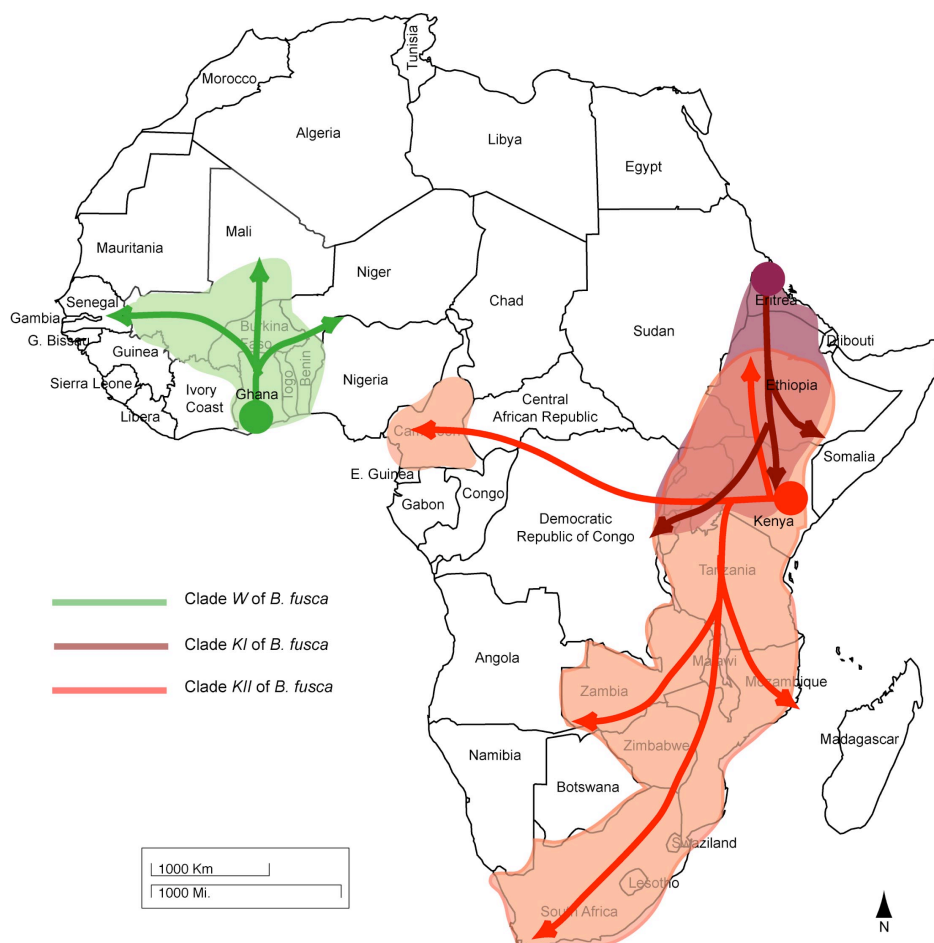


Figure 2.7. Distribution géographique des trois mitotypes de *Busseola fusca* selon Sezonlin *et al.* (2006).

2.2.2 – Accouplement et ponte chez *Busseola fusca*

Publications concernées

20 - Calatayud P.-A., Guénégo H., Le Ru B., Silvain J.-F. & Frérot B., 2007. Temporal patterns of emergence, calling behaviour and oviposition period of the maize stem borer, *Busseola fusca* (Fuller 1901) (Lepidoptera: Noctuidae). Annales de la Société Entomologique de France 43: 63-68.

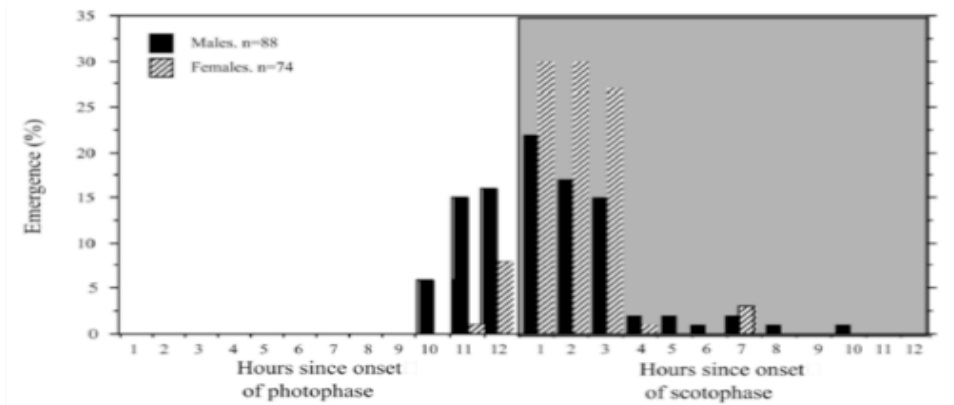
21 - Frérot B., Félix A.-E., Ene S., Calatayud P.-A., Le Ru B. & Guénégo H., 2006. Courtship behaviour of the African maize stemborer: *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae) under laboratory conditions. Annales de la Société Entomologique de France 42: 413-416.

Le comportement sexuel de la plupart des lépidoptères Noctuidae est cyclique et limité à une période bien précise du jour ou de la nuit. Les rythmes et les délais de maturation sexuelle sont propres à chaque espèce. L'initiation du comportement de ponte est aussi une des composantes de l'espèce. La connaissance de ces points de biologie est un préalable indispensable à toute étude d'écologie chimique portant sur la reconnaissance du partenaire sexuel et de la plante hôte.

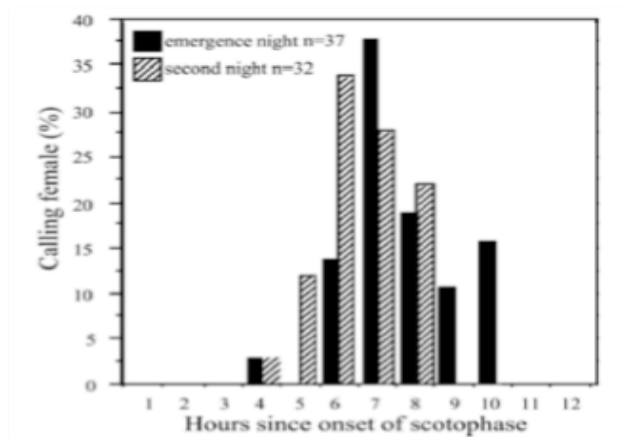
Les périodes d'émergence, du comportement d'appel et de ponte de *B. fusca* ont été précisées en conditions de laboratoire (**Article 20**). La plupart des mâles émergent avant le début de la nuit et les femelles lors des premières heures de la scotophase (**Figure 2.8a**). Le comportement d'appel des femelles vierges débute quelques heures après l'émergence, indiquant qu'il n'y a pas chez *B. fusca* de délai de maturation sexuelle. La période d'appel commence quatre heures après le début de nuit, et est un peu plus tardive pour les femelles qui viennent d'émerger (**Figure 2.8b**). Chez *B. fusca*, le comportement de cour entre les mâles et les femelles est réduit à sa plus simple expression (**Article 21**). Dès perception des phéromones émises par les femelles, les mâles cherchent directement à s'accoupler. La femelle accepte ou refuse l'accouplement.

L'insecte présente une activité nocturne tant pour l'accouplement que pour la ponte. L'oviposition débute la nuit qui suit celle de l'accouplement et la quantité d'œufs déposés augmente la deuxième nuit de ponte pour ensuite décroître progressivement jusqu'à la cinquième nuit (**Figure 2.8c**). La ponte se répartit sur toute la durée de la scotophase avec deux pics d'activité: l'un se situant en début de nuit et l'autre dans la seconde moitié de la scotophase (**Article 20**).

a.



b.



c.

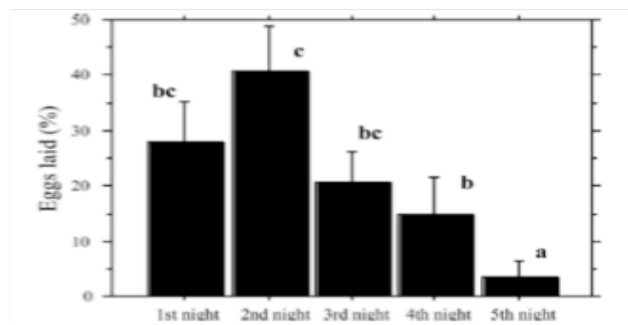


Figure 2.8. Cycles d'émergence (a), d'appel des femelles (b) et de ponte (c) chez *Busseola fusca*.

2.2.3 – Sélection de la plante hôte chez *Busseola fusca*

2.2.3.1 – Pour la ponte

Publications concernées

(personne encadrée en rouge gras)

22 - Calatayud P.-A., Tauban D., Marion-Poll F., Chintawi M., Le Ru B., Silvain J.-F. & Frérot B., 2006. Sexual dimorphism of antennal, tarsal and ovipositor chemosensilla in the African stem borer, *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera : Noctuidae). Annales de la Société Entomologique de France 42: 403-412.

23 - Calatayud P.-A., Ahuya P.O., Wanjoya A., Le Ru B., Silvain J.-F. & Frérot B., 2008. Importance of plant physical cues in host acceptance for oviposition by *Busseola fusca*. Entomologia Experimentalis et Applicata 126: 233-243.

24 - Calatayud P.-A., Guénégo H., Ahuya P., Wanjoya A., Le Ru B., Silvain J.-F. & Frérot B., 2008. Flight and oviposition behaviour of the African stem borer, *Busseola fusca*, on various host plant species. Entomologia Experimentalis et Applicata 129: 348-355.

25 - **Article de Master.** Calatayud P.-A., **Juma G.**, Njagi P.G.N., Faure N., Calatayud S., Dupas S., Le Ru B., Magoma G., Silvain J.-F. & Frérot B., 2008. Differences in mate acceptance and host plant recognition between wild and laboratory-reared *Busseola fusca* (Fuller). Journal of Applied Entomology 132: 255-264.

Les mécanismes de sélection de la plante hôte par les femelles de *B. fusca* pour la ponte ont été étudiés. En préambule à cette étude, les organes sensoriels ont été décrits (**Article 22**). Le nombre et la distribution des sensilles ou « soies » chémoréceptrices présentes sur les différents organes sensoriels des mâles et femelles de *B. fusca* ont été étudiés sur la base d'observations en microscopie électronique à balayage, par leur réponse à une coloration sélective au nitrate d'argent et à l'électrophysiologie de contact. Les antennes des deux sexes possèdent des sensilles chémoréceptrices impliquées dans l'olfaction (de type trichoïde multiporeuse) et la gustation (de type chétiforme uniporeuse) (**Figures 2.9b et 2.10c**). Un

dimorphisme sexuel est observé par rapport au nombre et à la taille de ces sensilles. La partie distale de l'ovipositeur ou organe de ponte des femelles possède également des sensilles chémoréceptrices gustatives (de type chétiforme uniporeuse) (Figure 2.9b) et pourrait être impliquée dans la sélection du site de ponte chez *B. fusca*.

Dans un premier temps, il a été clairement mis en évidence que l'origine de *B. fusca* (d'élevage ou du milieu naturel) est à prendre en compte dans nos futures études (Article 25). Les insectes changent de comportement lorsqu'ils sont élevés en conditions de laboratoire après plus de deux générations. Ils en oublient même leur spécificité vis-à-vis de leur plante hôte d'origine. Il est donc important de n'utiliser que des insectes issus du milieu naturel surtout si l'on veut étudier les mécanismes de sélection de la plante hôte pour la ponte.

Une étude en tunnel de vol a montré que les femelles de *B. fusca* n'étaient pas capables de discriminer et de reconnaître à distance leurs plantes hôtes pour la ponte, écartant, de ce fait, le rôle des composés les plus volatils dans les mécanismes de sélection de la plante pour la ponte chez *B. fusca* (Article 24). Par contre, une reconnaissance de contact, impliquant l'ovipositeur (balayage de la surface de la plante par l'ovipositeur) et les antennes (tapotement de la surface de la plante par les antennes) de la femelle, s'effectue et intervient dans l'acceptation finale de la plante hôte pour la ponte (Figure 2.9a et 2.10a et b). Les frottements provoqués à la surface de la plante par l'ovipositeur lors du balayage indiquent que la femelle peut accéder ainsi à la chimie des cires épicuticulaires de la plante. Dans le cadre d'un travail de Master de l'Université d'Agriculture et de Technologie « Jomo Kenyatta » de Nairobi, nous avons montré que, dans cette reconnaissance de contact, des composés apolaires constitutifs des cires épicuticulaires du maïs et particulièrement du sorgho (plante hôte la plus préférée pour la ponte) stimulent la ponte chez *B. fusca*. Ces composés ne sont pas indispensables pour induire la ponte de *B. fusca* mais leurs présences la stimulent. Cette étude se poursuit actuellement pour identifier les composés impliqués. Quant aux composés polaires, ils n'ont aucun effet sur la ponte.

Sachant que la sélection et la reconnaissance de la plante hôte par les femelles de *B. fusca* nécessitent le balayage de la surface de la plante par l'ovipositeur, il est facile d'imaginer que tout facteur physique gênant ou empêchant ce comportement puisse influencer fortement la décision de ponte des femelles. Des travaux ont porté sur l'influence des caractéristiques physiques de la plante sur l'oviposition de *B. fusca* (Article 23). La pubescence, la rigidité et le diamètre de celle-ci influent fortement sur la phase d'acceptation de l'hôte. Ainsi, par exemple, si l'insecte tente de pondre sur des plantes dont les gaines foliaires sont plus rigides que celles du maïs, les œufs seront déposés à la surface des feuilles et non entre la gaine et la tige comme à l'accoutumée. De plus, les femelles préfèrent pondre sur des tiges glabres plutôt que poilues.

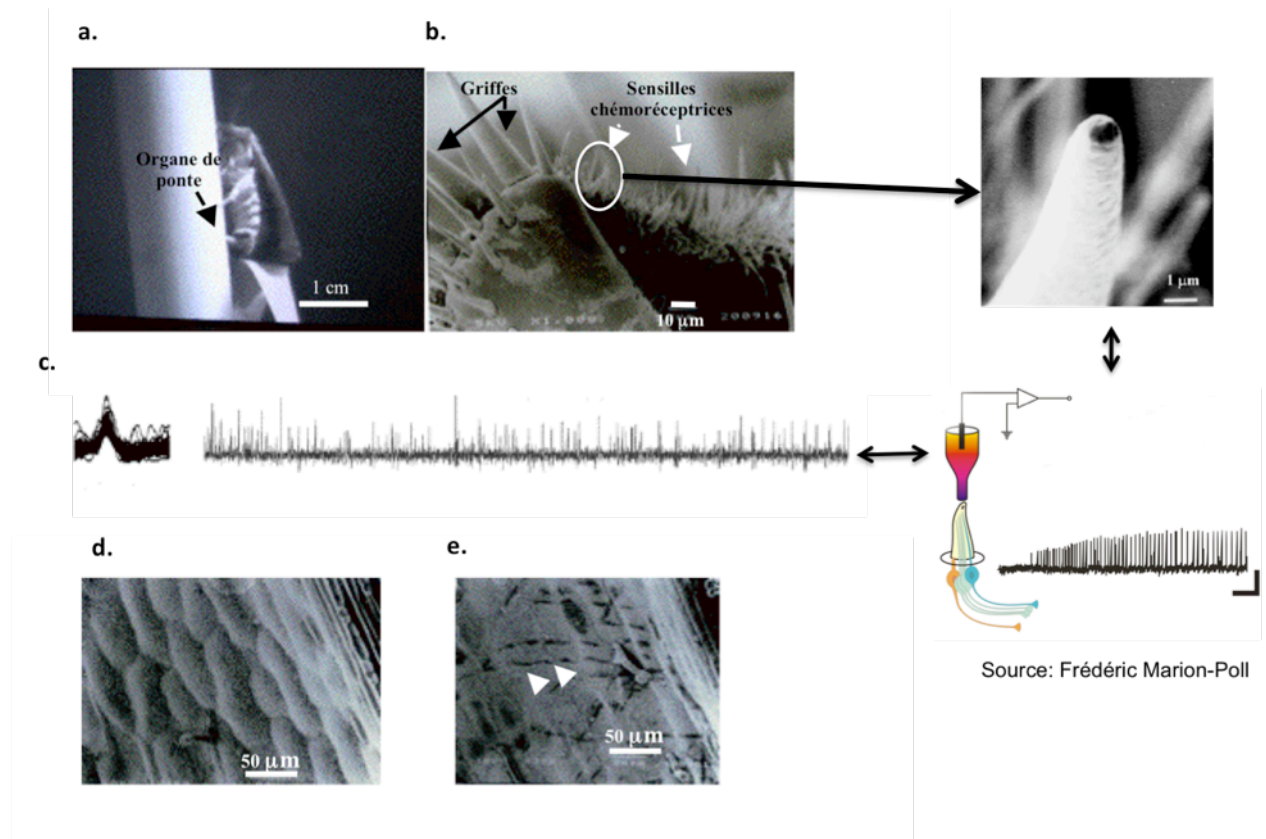


Figure 2.9. Comportement type de ponte chez *Busseola fusca*: balayage de la surface de la plante par l'ovipositeur ou organe de ponte hôte (a). Partie distale de l'ovipositeur montrant les sensilles ou "soies" chémoréceptrices de type chétiforme uniporeuses (b). Exemple d'enregistrement des potentiels d'action obtenus (=pics) après contact "électrique" d'une de ces sensilles chémoréceptrices avec une solution diluée de KCl (c). Surface extérieure d'une gaine foliaire de maïs non "balayée" par l'ovipositeur de *B. fusca* (=témoin) (d). Traces (voir flèches blanches) laissées à la surface d'une gaine foliaire de maïs après "balayage" par l'ovipositeur (e).

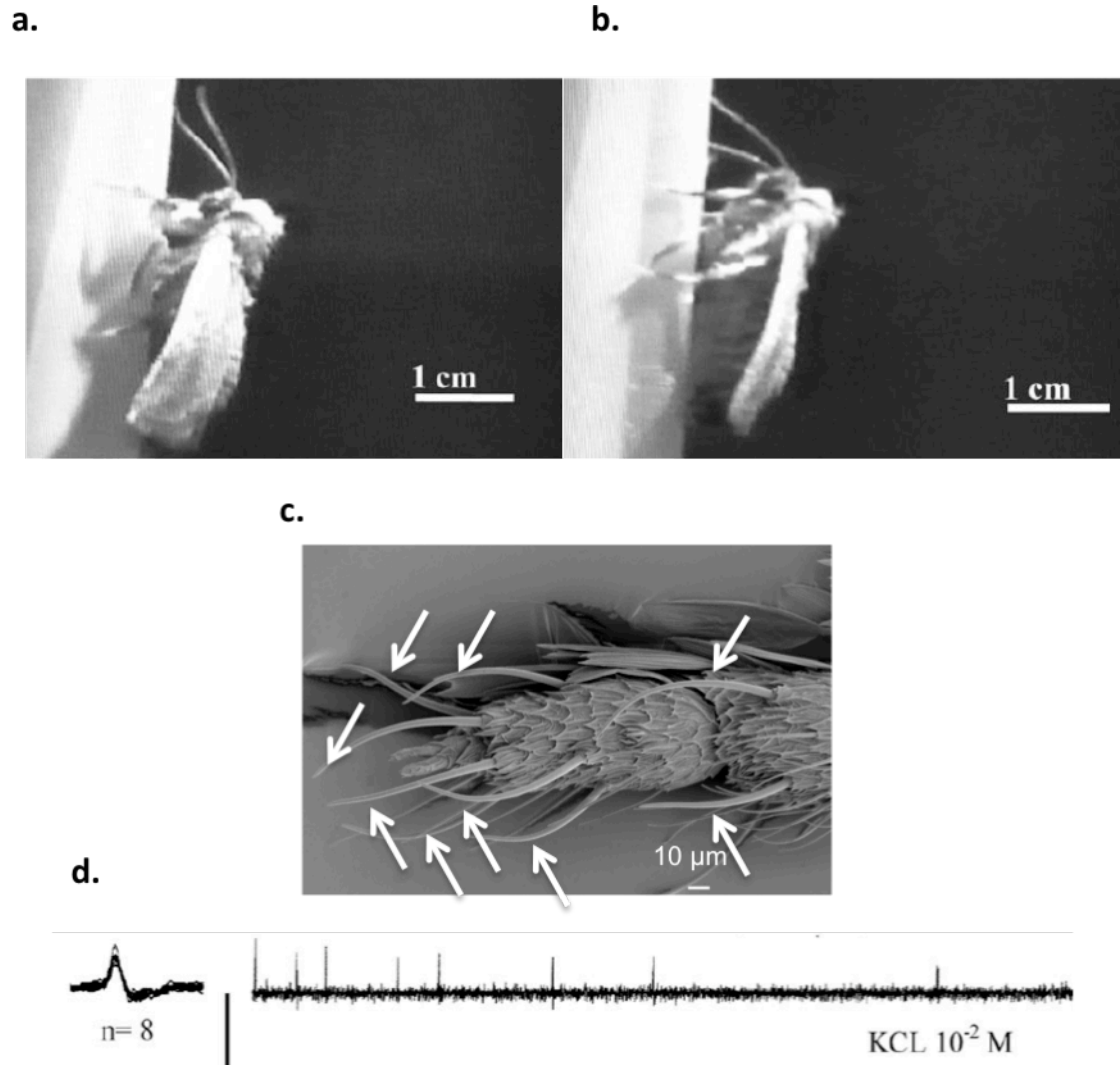


Figure 2.10. Comportement type de ponte chez *Busseola fusca*: antennation ou tapotement de la surface de la plante par l'extrémité des antennes (a et b). Partie distale de l'antenne montrant les sensilles chémoréceptrices de type chétiforme uniporeuses (flèches blanches) (c). Exemple d'enregistrement des potentiels d'action obtenus après contact "électrique" d'une de ces sensilles chémoréceptrices avec une solution diluée de KCl (d).

2.2.3.2 – Pour le développement larvaire

Publications concernées

(personne encadrée en rouge gras)

26 - **Article de Thèse. Juma G.**, Chimtawi M., Ahuya P., Njagi P.G.N., Le Ru B., Magoma G., Silvain J.-F. & Calatayud P.-A., 2008. Distribution of chemo- and mechanoreceptors on the antennae and maxillae of

Busseola fusca larvae. Entomologia Experimentalis et Applicata 128: 93-98.

27 - **Manuscrit de Thèse. Juma G.**, 2009. Basis of host plant recognition and acceptance by *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. PhD of Science (Biochemistry) of the Jomo Kenyatta University of Agriculture and Technology, Kenya, 166p.

Quand on parle de sélection de la plante hôte par les lépidoptères, on pense tout d'abord à étudier les adultes (= les papillons) compte tenu de leur capacité de déplacement sur de longues distances. Cependant, les larves (= les chenilles) se déplacent également, certes à plus courtes distances, d'une plante à l'autre, et participent aussi à la sélection de la plante hôte nécessaire à la survie de l'espèce. Dans ce contexte, avec l'aide d'un étudiant en Thèse de l'Université d'Agriculture et de Technologie « Jomo Kenyatta » de Nairobi, nous avons étudié les mécanismes de reconnaissance et d'acceptation d'une plante par les larves de *B. fusca*.

Dans un premier temps, l'équipement sensoriel des larves a été décrit ([Figure 2.11](#)) (**Article 26**). Nous avons observé, comme pour beaucoup d'espèces de chenille, la présence de 3 sensilles basiconiques multiporeuses réparties sur les 2^{ème} et 3^{ème} segments pouvant être impliquées dans la réceptivité olfactive de l'antenne ([Figure 2.11a](#)). D'autres sensilles basiconiques ont été également observées sur le 3^{ème} segment antennaire et sont connues, chez les lépidoptères, pour être spécialisées dans la réception de composés volatils caractéristiques de la plante hôte ou des aliments constituant la nourriture larvaire (Faucheux, 1999). Quoiqu'il en soit la majorité des sensilles des antennes de chenille de *B. fusca* apparaissent olfactives et permettraient à l'insecte de s'orienter vers la source de nourriture tout au moins à courte distance. Cette hypothèse a été confirmée à l'aide d'un olfactomètre en Y (voir principe et montage en [Figure 2.12a](#)). Les chenilles néonates sont capables de localiser les odeurs de leur plante hôte et de s'y diriger (résultats non publiés).

De plus, comme beaucoup d'autres espèces de lépidoptères, les chenilles de *B. fusca* possèdent des chémorécepteurs de contact ou sensilles gustatives sur les différentes pièces buccales incluant les galéas maxillaires, les palpes maxillaires et l'épipharynx (**Article 26**). La difficulté d'observation des sensilles de l'épipharynx, nous a contraint à n'observer que celles présentes sur les galéas et les palpes maxillaires ([Figure 2.11b](#)). Selon Faucheux (1999) toutes ces sensilles gustatives informeraient la larve sur la composition chimique des aliments et éventuellement sur la présence de substances répulsives. Compte tenu du positionnement, des pièces buccales, l'identification gustative de la surface de la plante hôte doit se faire grâce aux palpes maxillaires car les galéas n'entrent en contact avec la plante que lors de la morsure. Cependant dans la majorité des cas, ce sont les maxilles des larves et plus particulièrement les 2 sensilles styloconiques uniporeuses qui remplissent le rôle le plus efficace dans la sélection de la plante nourricière (Faucheux, 1999).

D'autres études ont permis de confirmer le caractère oligophage de *B. fusca*. En effet, l'utilisation de six graminées sauvages (*Sorghum arundinaceum* [Desv.] Stapf., *Pennisetum purpureum* Schumach., *Arundo donax* L., *Setaria megaphylla* [Steud.] Th. Dur. & Schinz, *Panicum deustum* Thunb. et *Panicum maximum* Jacq., espèces végétales présentes dans l'habitat naturel de *B. fusca*) et de maïs a montré que les chenilles se développent mieux sur le maïs et sur le sorgho « sauvage », *S. arundinaceum*, que sur les autres espèces végétales, qui n'ont permis qu'un médiocre développement voire pour certaines aucun (**Manuscrit 27**). Ce meilleur développement de *B. fusca* sur maïs et sorgho « sauvage » est attribué à un plus faible taux de silice (composé gênant l'alimentation et le développement des chenilles) et de turanose (un isomère du saccharose jouant un rôle phagorépulsif vis-à-vis des chenilles) comparativement aux autres espèces végétales testées (**Manuscrit 27**). Ces résultats sont en cours de publication.

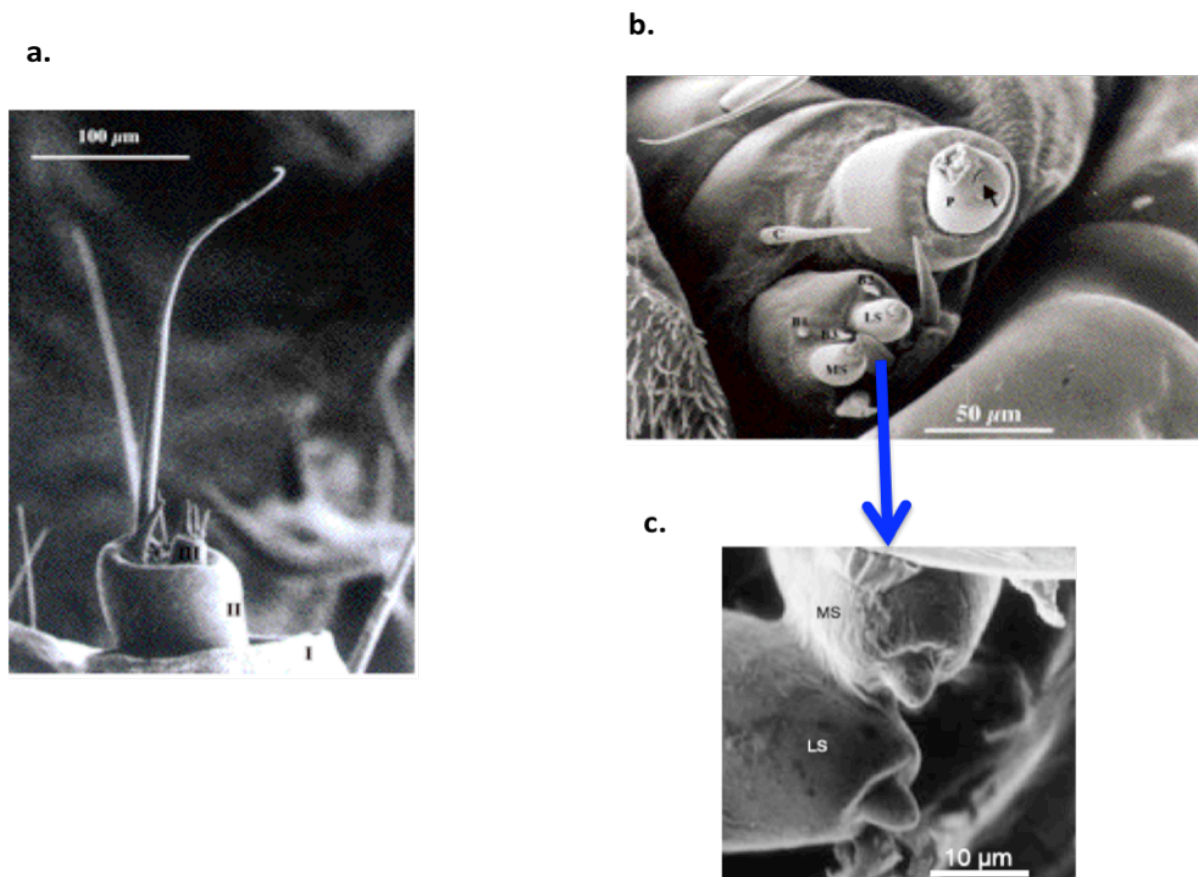


Figure 2.11. Antenne de larve de *Busseola fusca* montrant les segments I à III, une grande sensille bien visible de type chétiforme sans pore et à sa base trois sensilles basiconiques multipores sur les 2ième et 3ième segments (a). Maxille de larve montrant les deux sensilles styloconiques unipores, latérale (LS) et médiane (MS), 3 sensilles basiconiques (notées B1, B2 et B3) et une sensille chétiforme sans pore (notée C). La flèche indique la présence d'une sensille placôide sur le palpe (P) maxillaire possédant à son extrémité 8 sensilles basiconiques (b). Les deux sensilles styloconiques unipores, latérale (LS) et médiane (MS), à plus fort grossissement (c).

2.2.4 – Sélection de l'insecte hôte par les parasitoïdes

2.2.4.1 – Introduction

Le succès de développement d'un parasitoïde dans un habitat naturel repose sur sa capacité à localiser et discriminer les insectes hôtes des non-hôtes (Godfray, 1994). Les différentes étapes conditionnant la recherche de l'hôte passent par l'orientation à distance (vers l'habitat puis vers la plante infestée), faisant intervenir des substances volatiles, puis, par la localisation (sur ou dans la plante) et enfin, la reconnaissance de l'insecte hôte au contact direct de celui-ci à l'aide de stimuli liés à l'hôte et aux produits de son alimentation. Par conséquent, la capacité d'un parasitoïde à localiser, accepter, parasiter et à se développer dans un insecte hôte constitue un ensemble de processus primordial au maintien et à la survie de l'espèce.

Dans ce contexte, je me suis intéressé aux mécanismes de reconnaissance à distance puis au contact de l'hôte, étapes comportementales importantes conditionnant le succès du parasitisme de *C. sesamiae* et *C. flavipes*, parasitoïdes larvaires de *B. fusca* et *C. partellus*, respectivement.

2.2.4.2 – Reconnaissance à distance

Publication concernée (article de Master)

(personnes encadrées en rouge gras)

28 - **Obonyo M.**, Schulthess F., **Juma G.**, Wanyama O., Le Ru B. & Calatayud P.-A., 2008. Location, acceptance and suitability of lepidopteran stemborers feeding on a cultivated and wild host-plant to the endoparasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). Biological Control 45: 36-47.

Dans le cadre d'une étude de « Master » à l'Université d'Agriculture et de Technologie « Jomo Kenyatta » de Nairobi, nous avons étudié la capacité de *C. flavipes* à reconnaître à distance son hôte. Pour cela, nous avons utilisé des chenilles hôtes et non hôtes, se développant sur des plantes différentes. Le statut de l'hôte a été confirmé par le suivi du développement du parasitoïde dans la chenille après l'avoir forcé à la parasiter.

Parmi les espèces de foreur utilisées dans cette étude, *Sesamia nonagrioides* Lefebvre, *Busseola segeta* Bowden et *Sciomesa piscator* Tams (Lepidoptera : Noctuidae) se sont avérées être des espèces non hôtes contrairement à *C. partellus* et *S. calamistis* où l'émergence de parasitoïdes a eu lieu ([Tableau 1](#)) (**Article 28**).

Tableau 1. Développement de *Cotesia flavipes* dans des larves de différentes espèces de foreurs.

Host borer	<i>n</i>	No. of parasitoids/ host larvae (\pm SE) ^a	Developmental time in days (\pm SE) ^b	No. of dead parasitoid larvae (\pm SE) ^b	% female progeny (\pm SE) ^b	<i>n</i>	% ^c of the hosts showing encapsulated eggs
<i>Sesamia nonagrioides</i>	43	0.0a	—	—	—	21	0.0a
<i>Sesamia calamistis</i>	44	17.5 \pm 2.4b	25.1 \pm 0.2b	14.2 \pm 0.5b	55.4 \pm 1.5a	19	0.0a
<i>Chilo partellus</i>	35	28.2 \pm 2.5c	20.3 \pm 0.3a	10.9 \pm 0.6a	68.9 \pm 1.7b	14	0.0a
<i>Busseola fusca</i>	35	0.0a	—	—	—	23	100.0b
<i>Busseola phaia</i>	40	0.0a	—	—	—	24	12.5a
<i>Sciomesa piscator</i>	40	0.0a	—	—	—	26	7.7a

^a Means followed by the same letter are not different at $P \leq 0.05$ (Turkey–Kramer test).

^b Means followed by the same letter are not different at $P \leq 0.05$ (Student's *t*-test).

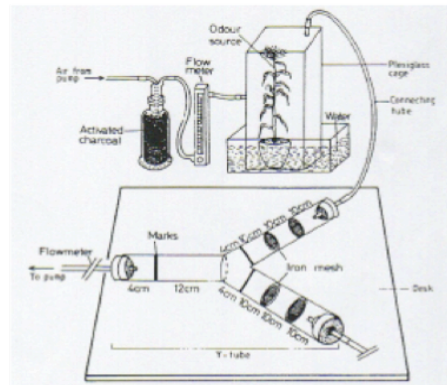
^c Percentages followed by the same letters are not significantly different at $P \leq 0.05$ [Marascuilo procedure for multiple percentage comparisons following χ^2 test for the contingency table (2×6)].

Dans une expérience, utilisant un olfactomètre en Y, les résultats montrent que les femelles de *C. flavipes* ne sont pas capables de reconnaître à distance le type de foreur, hôte ou non hôte. En effet, elles sont systématiquement attirées par les plantes infestées et ce quelque soit les espèces de plante et de foreur impliquées (Figure 2.12). Ceci s'explique par une plus grande abondance de volatils émis lorsque le végétal est infesté (Figure 2.13).

Ngi-Song & Overholt (1997) ont montré la même chose sur *C. sesamiae*.

En conclusion, il s'avère que pour ces deux espèces de parasitoïde les processus de reconnaissance de l'insecte hôte s'effectuent plutôt au contact de la chenille.

a.



b.

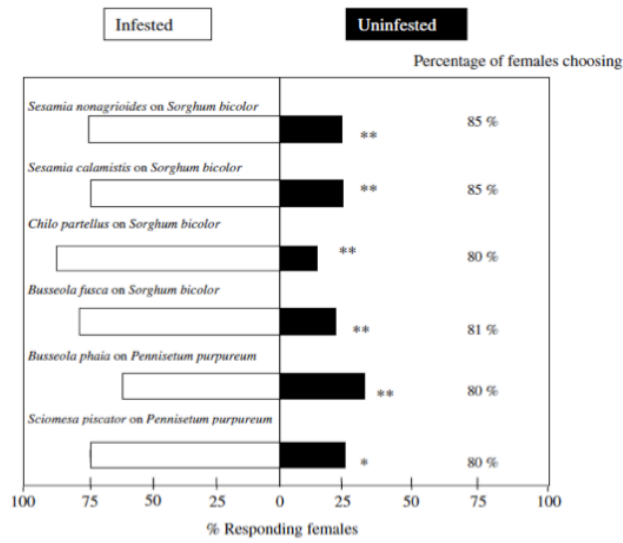


Figure 2.12. Vue schématique d'un olfactomètre en Y selon Ngi-Song & Overholt (1997) (a). Choix des femelles de *Cotesia flavipes* dans un olfactomètre en Y vis-à-vis d'odeurs de plantes infestées (partie blanche) par différentes espèces de foreur et de plante saines (partie noire) (b, * $P < 0.05$ et ** $P < 0.01$ selon le test du χ^2).

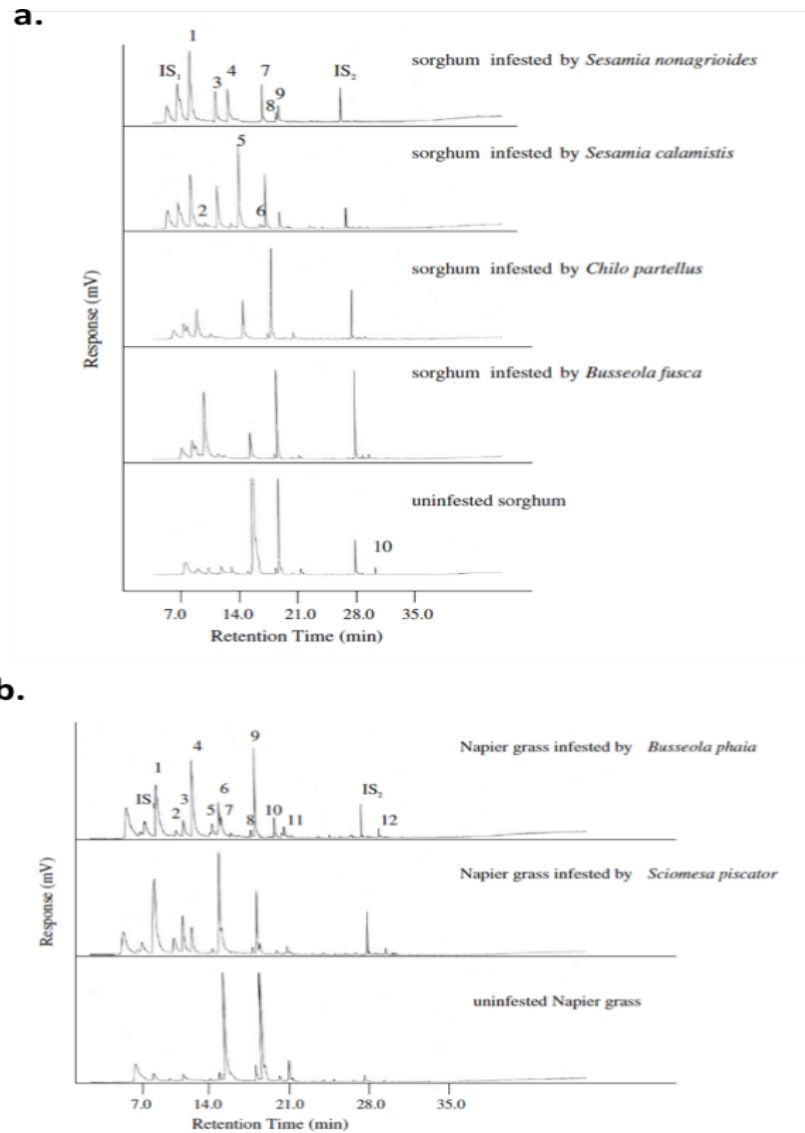


Figure 2.13. Chromatogrammes des volatils émis par *Sorghum bicolor* infesté par *Sesamia nonagrioides*, *Sesamia calamistis*, *Chilo partellus* ou *Busseola fusca* et non infesté (a). Chromatogrammes des volatils émis par *Pennisetum purpureum* infesté par *Busseola phaia* ou *Sciomesa piscator* et non infesté (b).

2.2.4.3 – Reconnaissance au contact de la chenille

Publications concernées (articles de thèse)

(personne encadrée en rouge gras)

29 - **Obonyo M.**, Schulthess F., Le Ru B., Van Den Berg J. & Calatayud P.-A., 2010. Host recognition and acceptance behaviour in *Cotesia sesamiae* and *C. flavipes* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of gramineous stemborers in Africa. European Journal of Entomology 107: 169-176.

30 - **Obonyo M.**, Schulthess F., Le Ru B., Van Den Berg J., Silvain J.-F. & Calatayud P.-A., 2010. Importance of contact chemical cues in host recognition and acceptance by the braconid larval endoparasitoids *Cotesia sesamiae* and *C. flavipes*. Biological Control 54: 270-275.

31 - **Obonyo M.**, Schulthess F., Chintawi, M., Ahuya P. O., Le Ru B., Van Den Berg J., Silvain J.-F. & Calatayud P.-A., 2011. Sensory equipment on antennae, tarsi and ovipositor of the larval braconid parasitoids *Cotesia sesamiae* (Cameron 1906) and *C. flavipes* Cameron 1891 (Hymenoptera: Braconidae). Annales de la Société Entomologique de France (Sous Presse).

Dans le cadre d'un travail de thèse de l'université de Potchefstroom (Afrique du Sud), nous avons étudié les bases de la reconnaissance au contact des chenilles par *C. sesamiae* et *C. flavipes*.

Les comportements de reconnaissance et d'acceptation de la larve par les femelles de parasitoïde ont été analysés, dans un premier temps à partir de films vidéos, afin de définir les organes sensoriels des parasitoïdes impliqués (**Article 29**). Ces observations ont été complétées par une analyse morphologique des récepteurs sensoriels des antennes, de l'ovipositeur et des pattes susceptibles d'être impliqués dans les processus de reconnaissance de la larve hôte (**Article 31**). Pour les deux espèces de parasitoïde, nous avons montré que les antennes possèdent à leurs extrémités des sensilles chétiformes unipores (**Figure 2.14**); elles sont susceptibles d'être stimulées par des composés présents à la surface de la chenille et jouent un rôle essentiel dans le processus de reconnaissance. En effet, les parasitoïdes « tapotent » la surface des larves avec les antennes, ce qui leur permet vraisemblablement d'identifier chimiquement leur hôte. Au cours de ce processus, des facteurs chimiques solubles dans l'eau et provenant des activités de prise de nourriture des chenilles (plus précisément des sucs de régurgitation) jouent un rôle primordial (**Article 30**). Les composés impliqués seraient des protéines et leurs identifications sont actuellement à l'étude. Des sensilles placoïdes disséminées le long des antennes (**Figure 2.14**) (**Article 31**), seraient plutôt impliquées dans l'olfaction pour l'orientation des femelles vers les plantes infestées puis vers la chenille hôte.

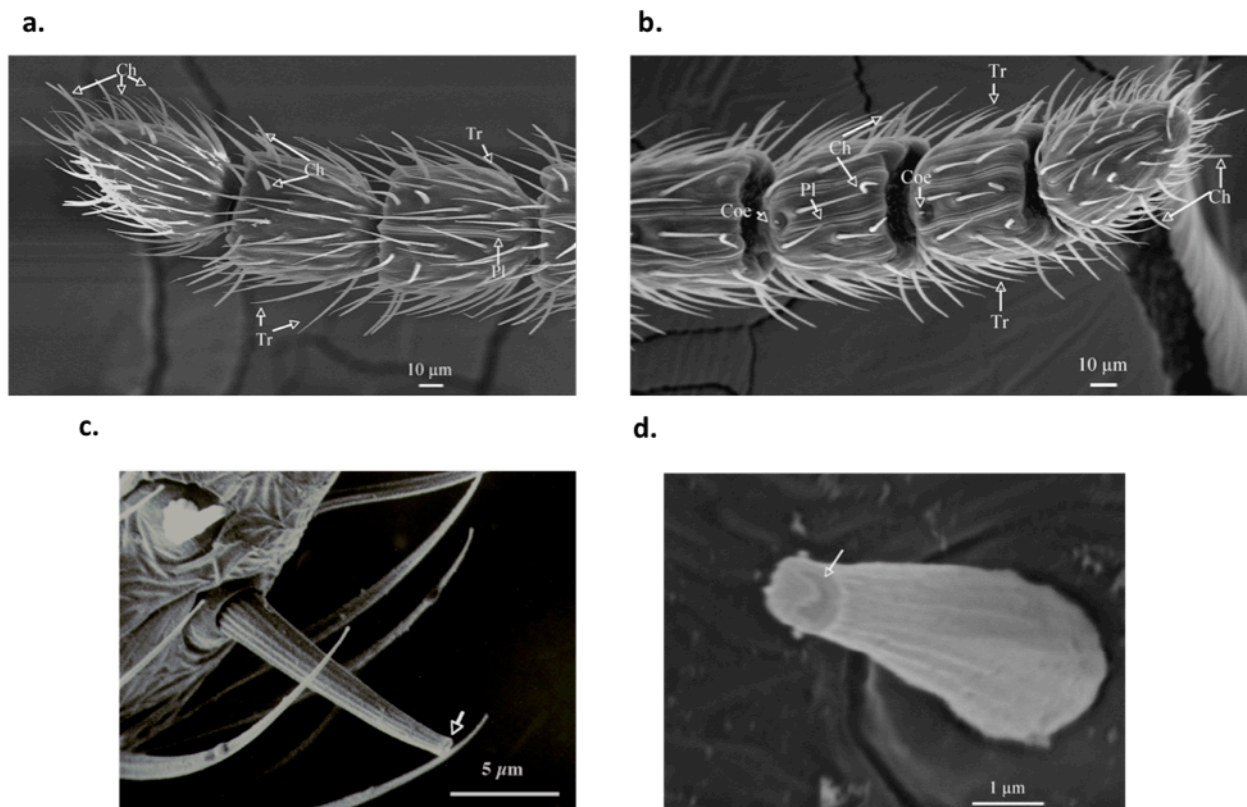


Figure 2.14. Parties distales d'antenne de femelle adulte de *Cotesia sesamiae* (a: vue dorsale et b: vue ventrale) observées par microscopie électronique à balayage, montrant les sensilles chaétiques unipores (Ch), les sensilles trichoïdes non poreuses (Tr), les sensilles placoïdes multipores (Pl) le long de l'antenne et les sensilles coeloconiques (Coe). Vues rapprochées d'une sensille chaétique de type I (c) et de type II (d) du dernier segment antennaire montrant un seul pore à leur extrémité (flèches blanches).

Troisième partie

Interactions graminées – lépidoptères foreurs – parasitoïdes

Conclusions et Perspectives



*« La joie de regarder et de comprendre est le plus beau cadeau de la nature. »
Albert Einstein.*

3.1 – Interactions graminées – lépidoptères foreurs

3.1.1 – Conclusions

Contrairement à ce qui était admis antérieurement (Polaszek & Khan, 1998), *B. fusca* n'est pas une espèce polyphage mais est oligophage principalement sur graminées cultivées (maïs et sorgho) et sur certaines graminées sauvages comme le sorgho « sauvage » et *Cymbopogon nardus* (Le Ru *et al.*, 2006a et b; Ong'amo *et al.*, 2006a et b; Otieno *et al.*, 2006). Cette oligophagie s'explique par une exigence :

- (i) des femelles pour la ponte, dont le choix est conditionné par des caractéristiques physiques (pubescence, rigidité de la gaine foliaire, diamètre des tiges) et chimiques (composition des cirres épicuticulaires) de la plante hôte ;
- (ii) des chenilles pour le développement, dont le choix est conditionné par des teneurs foliaires spécifiques en silice, saccharose et turanose de la plante hôte.

Cependant, cet insecte ne constitue pas un bon modèle pour étudier les mécanismes physiologiques à la base des changements de plantes hôtes et notamment ceux permettant le passage des plantes « sauvages » aux cultivées, puisqu'il n'existe pas au Kenya de populations inféodées exclusivement aux graminées « sauvages ». En collaboration avec Anne-Emmanuelle Félix, au cours de son travail de thèse de l'université de Paris XI dirigé par Brigitte Frérot, nous avons pu étudier la structure génétique et l'isolement reproducteur chez deux espèces du genre *Busseola*: *B. fusca* et *B. segeta* (Félix, 2008). *Busseola segeta*, contrairement à *B. fusca*, n'est pas considérée aujourd'hui comme un ravageur de céréales. De vastes enquêtes menées au Kenya de 2002 à 2005 ont permis de distinguer deux populations de *B. segeta* bien séparées géographiquement et écologiquement (i.e. inféodées à des plantes hôtes différentes). Une population se trouve à l'Ouest de la vallée du Rift du Kenya, dans la région de Kissii et de la forêt de Kakamega, se développant sur au moins neuf plantes hôtes, y compris le maïs et le sorgho (Ong'amo *et al.*, 2006a et b; Ong'amo, 2009). La deuxième population (répertoriée comme nouvelle espèce, *B. nov. sp.* par Félix *et al.* [2011]) se trouve à l'Est de la vallée du Rift du Kenya et apparaît plus spécifique puisqu'elle n'a été rencontrée que sur *P. deustum* et n'a jamais été récoltée sur maïs (Ong'amo *et al.*, 2006a et b; Ong'amo, 2009). L'existence de ces deux populations de *B. segeta* inféodées à des plantes hôtes différentes et à des habitats différents offre l'opportunité d'étudier les mécanismes physiologiques à la base de changements de plantes hôtes et notamment les changements : plantes « sauvages »/cultivées. Précisons que les travaux menés sur *B. fusca* restent utiles car ils permettent de mettre en évidence les types de stimuli (chimiques et physiques) de la plante hôte à

prendre en compte pour expliquer la spécificité des interactions graminées – lépidoptères foreurs.

3.1.2 – Perspectives : incidence des changements globaux sur les interactions graminées – lépidoptères foreurs

3.1.2.1 – Contexte général

Il est admis que la température, la teneur en CO₂ atmosphérique et le régime des pluies seront les paramètres climatiques les plus bouleversés par le réchauffement de la planète (Stainforth *et al.*, 2006). L'abondance et la distribution des espèces de plantes et d'insectes ont déjà été très modifiées par l'activité humaine au cours des dernières décennies (e.g. Parmesan *et al.* [1999] ; Walther *et al.* [2002] et Root *et al.* [2003] cités dans Andrew & Hughes [2007]). L'activité humaine étant fortement dépendante des conditions climatiques, on peut supposer que ces modifications risquent de s'accroître.

Les insectes, en tant que poïkilothermes, sont très sensibles aux variations de températures, ayant une capacité généralement très limitée à réguler leur température corporelle. Lors d'une augmentation des températures, ils vont avoir tendance dans un premier temps à se déplacer/migrer vers des températures plus favorables à leurs développements. La migration de leurs plantes hôtes étant plus lente, (Huntley & Webb [1989] et Webb [1992] cités dans Andrew & Hughes [2007]), les insectes vont avoir tendance à coloniser de nouvelles espèces végétales, donc à changer d'hôtes, et inversement, les plantes vont être infestées par un nouveau cortège d'herbivores.

L'augmentation des températures et des concentrations atmosphériques en CO₂ aura des conséquences importantes sur la composition des espèces végétales aussi bien dans les habitats « sauvages » que cultivés. Des températures plus élevées et des concentrations plus élevées de CO₂ devraient se traduire par un changement de la structuration du peuplement végétal en relation avec des taux de photosynthèse modifiés. Les interactions interspécifiques et la compétition pourraient favoriser les espèces adaptées aux fortes températures et résistantes à la sécheresse. De plus, ces changements de type de végétation pourraient modifier les cycles biogéochimiques tels que ceux du carbone, de l'oxygène et de l'azote. Ce changement de la structuration du peuplement végétal aura des répercussions importantes sur les insectes phytophages.

3.1.2.2 – Problématique et objectif

Depuis 2002 au sein de l'unité de recherche IRD (UR 072), nous avons montré que les communautés de lépidoptères foreurs de graminées associées aux plantes cultivées tropicales sont des systèmes dynamiques constitués

d'insectes issus des milieux naturels et que la majorité d'entre eux sont inféodés à une espèce végétale (monophagie) ou à petit nombre d'espèces appartenant à la même famille botanique (oligophagie) (Le Ru *et al.*, 2006a et b; Ong'amo *et al.*, 2006a et b; Otieno *et al.*, 2006). Il est important de prendre en compte l'évolution des mécanismes physiologiques pour expliquer l'émergence d'espèces ou de populations d'insectes ravageurs de cultures, au sein de communautés vivant dans des milieux naturels. Comprendre l'évolution de ces mécanismes physiologiques passe, entre autres, par l'identification de la plante hôte d'origine et par la capacité de ces insectes à changer d'hôtes (monophagie/polyphagie).

Le facteur d'étude que nous allons privilégier dans un premier temps est le risque de changement d'hôte lié à la fois aux changements globaux et aux phénomènes d'anthropisation (réduction des habitats naturels). Dans ce contexte, l'objectif principal de notre projet sera de comprendre les mécanismes d'adaptation à l'hôte par les insectes phytophages et d'étudier l'influence de la température, voire du CO₂, sur certains aspects physiologiques, comme la photosynthèse, des plantes associées.

3.1.2.3 – Projet règle d'Hopkins

Les travaux de notre équipe indiquent que les noctuelles foreuses de graminées ont tendance à rester fidèles à leurs hôtes ; le principe de sélection de l'hôte d'Hopkins peut expliquer cette fidélité à l'hôte. Rappelons que la règle d'Hopkins (1917), redéfinie plus récemment par Barron (2001), considère que l'expérience larvaire est transmise à l'adulte à travers la métamorphose et influence les préférences d'habitats. Une transmission de la « mémoire » des larves aux adultes a été récemment confirmée chez *Manduca sexta* L. (Lepidoptera : Sphingidae) par Blackiston *et al.* (2008). Cette transmission permettrait d'expliquer la fidélité à l'hôte, en partie responsable des différences populationnelles observées entre habitats « sauvages » et cultivés et permettrait d'expliquer leurs distributions géographiques en fonction du peuplement végétal. Pour les espèces d'insectes que nous étudions, il existe un lien fort entre la préférence d'oviposition des femelles et l'adéquation de la plante au développement des larves. Ces mécanismes de transmission, de sélection et d'acceptation de la plante hôte entre les larves et les adultes ou *vice versa* ont probablement une origine épigénétique par apprentissage natal, comme cela a été montré chez différents insectes (Davis & Stamps 2004), ou hypothétiquement une origine génétique par conservation structurelle et fonctionnelle du système sensoriel, c'est cette hypothèse de travail que nous allons étudier. Nous avons montré que les larves et les adultes de *B. fusca* possèdent un équipement sensoriel olfactif sur les antennes et sont tous les deux capables de s'orienter vers la plante hôte à distance. Ces résultats suggèrent une physiologie de réception des signaux olfactifs (et vraisemblablement aussi gustatifs) commune aux larves et aux adultes. C'est ce que nous allons essayer de vérifier dans un premier temps.

Dans le cadre de la thèse de Nicolas Glaser³ que je co-encadre depuis mars 2010 avec Emmanuelle Jacquin-Joly (INRA Versailles), nous étudions la contribution des systèmes chimiosensoriels (olfaction, gustation) à l'adaptation à la plante hôte, chez la noctuelle foreuse *S. nonagrioides*.

Pourquoi cette espèce ?

Cette noctuelle, originaire d'Afrique sub-Saharienne, est un important ravageur des cultures de maïs en Europe méditerranéenne (Stavrakis, 1967 ; Anglade, 1972 ; Melamed-Madjar & Tam, 1980 ; Rousseau, 2009). En revanche, en Afrique de l'Est, et notamment au Kenya, *S. nonagrioides* n'attaque quasiment pas le maïs. En effet, elle se rencontre principalement sur des graminées « sauvages » et sur des typhacées (Ong'amo *et al.*, 2006a et b ; Le Ru B., comm. pers.). Ces observations nous donnent ainsi accès à deux populations, l'une que l'on qualifie de « sauvage », et l'autre d'anthropisée, donnant l'opportunité d'une étude comparative de leur système chimiosensoriel. De plus, cette espèce est plus facile à multiplier en laboratoire que *B. segeta* mentionnée précédemment.

Le projet de thèse consiste à :

- identifier dans un premier temps le transcriptome des organes chimiosensoriels (adultes et chenilles) par séquençage haut débit (454), et analyses bioinformatiques. On s'attache en particulier à identifier les récepteurs olfactifs et gustatifs ainsi que les protéines liant des odeurs (OBP, odorant-binding proteins) (éléments clés de la reconnaissance spécifique des signaux chimiques) ;
- mettre en évidence des gènes dont le niveau d'expression est différent entre populations et stades de développement, par le biais de séquençages haut débit quantitatifs (Solexa) et confirmer les variations observées par PCR en temps réel ;
- étudier l'implication des gènes régulés dans les fonctions chimiosensorielles par caractérisation moléculaire (expression spécifique dans les organes chimiosensoriels *via* RT-PCR sur différents tissus, établissement de leurs profils d'expression par hybridation *in situ*).

Dans un contexte plus large d'adaptation à l'hôte, les gènes chimiosensoriels identifiés par cette étude comme potentiellement impliqués dans le choix de l'hôte, serviront à plus long terme à évaluer la contribution du principe d'Hopkins à l'adaptation de *S. nonagrioides* et aussi, d'autres espèces comme *B. segeta*, à leur hôte. Ainsi par exemple, il sera possible de regarder si les modifications observées entre les deux populations de *S. nonagrioides* dans le cadre de ce projet, peuvent être reproduites sur une même population soumise à des régimes alimentaires différents.

³ Etudiant en thèse inscrit à l'école doctorale ABIES et financé par un projet ANR intitulé « ADAPTANTHROP » dont l'objectif est d'étudier l'adaptation des insectes aux anthroposystèmes en s'appuyant sur différents modèles et en s'intéressant à différentes fonctions (sens chimiques, digestion, reproduction...).

3.1.2.4 – Projet réponses adaptatives des interactions plantes - insectes aux facteurs de stress environnementaux

Il est de plus en plus admis que la diversité biologique est corrélée au fonctionnement dans et entre les écosystèmes et à leur productivité (transfert de matière, d'énergie,...), et que les milieux cultivés interagissent avec les milieux naturels (Jones & Thornton, 2003). Ainsi, on considère généralement que la survie de la plupart des espèces d'insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels dépend des ressources présentes dans les habitats naturels pérennes par opposition aux cultures, surtout lorsque la végétation présente dans ces milieux sauvages est botaniquement apparentée aux cultures (Wilson *et al.*, 2007). Ainsi, la destruction des habitats naturels peut limiter les mécanismes de régulation naturelle des espèces nuisibles et être en définitive néfaste à la production agricole. Les travaux de notre équipe indiquent que les foreurs des milieux naturels sont principalement inféodés à des plantes des écotones humides souvent présents au bord des zones humides, bord des rivières, fleuves, etc. Parmi les habitats les plus concernés par les changements globaux actuels, les milieux humides intérieurs qui couvrent près de 9% des terres, occupent une place très importante. En effet ce sont des habitats rencontrés à l'interface entre la terre et les plans d'eau plus ou moins permanents, dont l'importance en terme de biodiversité est comparable aux forêts tropicales humides, qui participent à la régulation du carbone en stockant près de 10% du carbone terrestre mondial et qui jouent un rôle extrêmement important sur la production agricole des communautés rurales des agro-systèmes tropicaux (Bergkamp & Orlando, 1999). Or, les changements globaux et l'anthropisation accrue risquent d'accentuer les risques de sécheresse de la plupart de ces terres.

Dans ce contexte, comprendre comment ces habitats naturels vont répondre aux changements climatiques et à la pression humaine est devenu une priorité des recherches en écologie. Dans la mesure où le fonctionnement des écosystèmes est largement lié aux processus écophysologiques des plantes, l'écophysologie des communautés de plantes constitue un élément central de l'étude des conséquences des changements globaux sur les écosystèmes.

L'objectif de ce projet sera de comprendre comment les réponses écophysologiques des plantes aux changements globaux vont influencer l'évolution spatiale et temporelle des faunes d'insectes phytophages et de leurs antagonistes associées aux milieux « sauvages » et cultivés. Cette compréhension doit déboucher à terme sur une modélisation. Dans ce projet, nous tenterons de comprendre comment les perturbations climatiques vont agir sur les cycles photosynthétiques des plantes et avoir des conséquences sur les communautés de lépidoptères foreurs associées.

Comme mentionné dans la première partie de ce manuscrit, chez les plantes supérieures, la fixation du CO₂ sous forme de composés à 3 carbones (photosynthèse C₃) ou sous forme de composés à 4 carbones (photosynthèse C₄) influence l'efficacité d'utilisation de l'eau. Les plantes de type C₃ ont une efficacité inférieure aux plantes C₄. Les écosystèmes à biomasse en C₄

importante sont inégalement répartis à la surface terrestre. La proportion de plantes en C₄ est très importante dans les savanes et les prairies intertropicales, où la physiologie de la photosynthèse en C₄ procure un avantage adaptatif à ces plantes par rapport aux plantes en C₃ du fait d'une meilleure adaptation aux milieux secs (Edwards & Still, 2008). Les modalités de la compétition entre plantes en C₃ et en C₄ dépendent du taux de CO₂ atmosphérique ; les plantes en C₄ étant moins compétitives dans une atmosphère enrichie en CO₂. Elles se répartissent donc géographiquement selon le type de photosynthèse et les conditions environnementales : plantes herbacées en C₄ (milieu tropical de savane), plantes herbacées en C₃ (milieu tempéré et périarctique, voire en zones d'altitude en Afrique), arbres (à photosynthèse en C₃), plantes de sous-bois de forêts tempérées ou de forêts équatoriales (à photosynthèse en C₃ en atmosphère confinée et ombragée). Les rapports actuels entre les plantes en C₃ et en C₄ devraient se modifier sous l'effet de l'élévation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère ce qui bouleversera les écosystèmes (Bradley & Pregitzer, 2007).

Une bonne méthode pour discriminer les plantes C₃ des plantes C₄, est, par exemple, d'évaluer l'abondance isotopique du carbone 13 tissulaire ou le rapport ¹³C/¹²C des tissus. Celui-ci étant plus élevé chez les plantes C₄ que chez les plantes C₃. De ce fait, l'analyse de l'abondance du ¹³C dans les tissus foliaires permet non seulement de caractériser le type de photosynthèse (C₃ ou C₄) mais aussi de suivre ses éventuelles déviations (de C₃ en C₄) induites par des modifications climatiques (augmentations des températures et de la teneur en CO₂ atmosphérique), anthropiques (assèchement d'écosystèmes humides) ou liées à un gradient altitudinal.

Nous étudierons les changements voire les déviations physiologiques de la photosynthèse des Poacées, Cypéracées et Typhacées, induites par des modifications climatiques, anthropiques ou liées à un gradient altitudinal. Nous analyserons l'abondance d'isotopes stables (par exemple : ¹³C/¹²C, ¹⁵N/¹⁴N, ¹⁸O/¹⁶O) qui sont des traceurs de changements physiologiques liés aux stress environnementaux (Griffiths, 1998), en particulier à la sécheresse et aux températures élevées. Toutes ces mesures physiologiques seront incorporées dans l'inventaire et la caractéristique du couvert végétal pour des études en écologie des paysages et en modélisation spatiale et associées à la communauté de lépidoptères foreurs.

3.2 – Interactions lépidoptères foreurs – parasitoïdes

3.2.1 – Conclusions

En Afrique sub-Saharienne orientale, le parasitoïde le plus fréquemment associé aux lépidoptères foreurs de graminées est *Cotesia sesamiae* (Kfir, 1995 ; Jiang *et al.*, 2006; Songa *et al.*, 2007 ; Mailafiya, 2009). Les études de notre équipe IRD (UR 072) ont mis en évidence une forte structuration génétique chez *C. sesamiae* qui présente des populations spécialisées sur différents insectes hôtes associés à leurs plantes hôtes (Gitau, 2006 ;

Branca, 2009 ; Branca *et al.*, 2011). Cette préférence selon l'insecte hôte des différentes populations de *C. sesamiae* repose sur la reconnaissance chimique des larves où les composés de contact jouent un rôle primordial (Obonyo, 2009). Les parasitoïdes du genre *Cotesia* au Kenya constituent un bon modèle pour étudier les interactions Lépidoptères foreurs – parasitoïdes en relation avec l'habitat et donc les plantes hôtes incriminées. A titre de comparaison, nous étudierons également *C. flavipes* comme espèce introduite et exotique car, même si elle ne se développe pas dans *B. fusca*, elle est capable de se développer dans *S. nonagrioides* selon l'origine populationnelle de cette espèce (Obonyo, 2005).

3.2.2 – Perspectives : incidence des changements globaux sur les interactions antagonistes – hôtes

3.2.2.1 – Contexte général

Plusieurs études montrent que les parasitoïdes peuvent être affectés par des changements de régimes thermiques, directement et indirectement *via* des modifications de l'écologie et de la physiologie de leurs insectes et de leurs plantes hôtes (Hance *et al.*, 2007). Les changements climatiques peuvent avoir une influence significative sur les comportements de recherche et de sélection de l'hôte. De même que la teneur atmosphérique en CO₂ module la biosynthèse végétale des composés de défenses induites (Zavala *et al.*, 2008), elle influence également l'émission de volatiles attractifs pour les parasitoïdes, constituant un mécanisme majeur de localisation de plantes potentiellement infestées par l'insecte hôte.

De plus, la survie de la plupart des espèces d'insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels dépend des ressources présentes dans les habitats naturels pérennes par opposition aux cultures, surtout lorsque la végétation présente dans ces milieux sauvages est botaniquement apparentée aux cultures. La destruction des habitats naturels (anthropisation) exercera alors une forte pression de sélection sur le spectre d'hôte des parasitoïdes.

3.2.2.2 – Problématique et objectif

Les effets potentiels du changement climatique sont donc particulièrement complexes dans le cas d'interactions tritrophiques. En Afrique de l'Est, l'espèce *C. sesamiae* est caractérisée par une forte structuration génétique en populations isolées sur des espèces hôtes distinctes. On peut donc s'attendre à des effets de changements globaux *via* des modifications de la disponibilité de la ressource en hôtes. Nous étudierons ainsi l'évolution de la préférence pour l'hôte en terme de modifications comportementales associées à la « fitness » en fonction de l'hôte et de l'habitat (cf plantes hôtes).

3.2.2.3 – *Projet évolution de la préférence pour l'hôte*

L'adaptation à un nouvel hôte est un facteur important d'évolution. Les modèles théoriques de spéciation qui incorporent le choix de l'hôte postulent, en général, que la préférence pour un des hôtes est un trait déterminé génétiquement. Toutefois la préférence peut être modulée par l'apprentissage et plusieurs auteurs ont discuté et modélisé l'implication d'un tel apprentissage dans la spéciation sympatrique (Beltman & Metz, 2005). Les vérifications empiriques de l'hypothèse restent difficiles. La différenciation de populations de *C. sesamiae* spécialisées sur un hôte de même que la capacité de *C. flavipes* à se développer en fonction de l'origine populationnelle de *S. nonagrioides* se prêtent à l'étude de cette hypothèse. La préférence reposant sur la reconnaissance chimique de contact des larves (Obonyo, 2009), l'implication d'un apprentissage des caractéristiques de l'hôte natal sera recherchée au moment de l'émergence des parasitoïdes, comme cela a été montré chez d'autres guêpes parasites (Gutiérrez-Ibáñez *et al.*, 2007).

Remerciements

Ce document est dédié à Sabine Calatayud et à mes enfants (Anaïs et Mélanie Calatayud) qui ont accepté de me voir fréquemment absent du foyer familial et ainsi permis de me consacrer pleinement à mes activités de recherche.

Je remercie vivement Bruno Le Ru, mon « mentor » depuis la thèse et qui m'a largement aidé à intégrer l'IRD en 1993, d'avoir pris de son temps pour relire et corriger le manuscrit avant sa remise aux membres du jury.

Mes remerciements vont naturellement aux membres du jury d'avoir bien voulu accepter de juger l'ensemble de ma carrière scientifique et à tous ceux (étudiants, techniciens et collaborateurs), trop nombreux pour être cités, qui ont largement contribué à l'ensemble des résultats présentés dans ce document.

J'adresse une mention particulière à Jean-François Silvain pour avoir toujours « cru en moi » et ainsi permis d'intégrer son unité de recherche en 2002 ainsi qu'à Patrice Cayré et Bernard Dreyfus d'avoir toujours soutenu mes activités de recherche.

Références bibliographiques

- Andrew N.G., Hughes L. 2007. Potential host colonization by insect herbivores in a warmer climate : a transplant experiment. *Global Change Biology*, 13, 1539-1549.
- Anglade P. 1972. Les *Sesamia*. Entomologie appliquée à l'agriculture. Tome II, Lépidoptères, II. Ed. by Balachowsky A.S., pp. 1389-1400, Masson & Cie, Paris, France.
- Barron A.B. 2001. The life and death of Hopkins' Host-selection principle. *Journal of Insect Behavior*, 14, 725-737.
- Bell E.A. 1974. Biochemical bases of resistance of plants to pathogens. Proc. Summer Institute on Biological Control of Plant Insects and Diseases. Ed. by Maxwells F.G. & Harris F.A., pp. 453-462, Cambridge, University Press.
- Bellotti A.C., Reyes J.A., Varela A.M., Castillo J. 1983. El piojo harinoso (*Phenacoccus* sp.) de la yuca; una de las plagas agrícolas más importantes del mundo. Seminarios Internos. CIAT, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, 27 p.
- Bellotti A.C., Smith L., Lapointe S.L. 1999. Recent advances in cassava pest management. *Annual Review of Entomology*, 44, 343-370.
- Beltman J.B., Metz J.A.J. 2005. Speciation: more likely through a genetic or through a learned habitat preference? *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 272, 1455-1463.
- Bergkamp G., Orlando B. 1999. Les zones humides et les changements climatiques. http://www.ramsar.org/key_unfcc_c_bkgd_f.htm, accessed 2007, 19 sept.
- Blackiston D.J., Casey E.S., Weiss M.R. 2008. Retention of Memory through Metamorphosis: Can a Moth Remember What It Learned As a Caterpillar? *PlosOne*, 3(3), e1736.
- Bradley K.L., Pregitzer K.S. 2007. Ecosystem assembly and terrestrial carbon balance under elevated CO₂. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 538-547.
- Branca A. 2009. Diversification écologique du parasitoïde africain *Cotesia sesamiae*: Rôle des partenaires symbiotiques. Thèse de Doctorat, Université Pierre & Marie Curie, 157 p.
- Branca A., Le Ru B.P., Vavre F., Silvain J.-F., Dupas S. 2011. Intraspecific specialization of the generalist parasitoid *Cotesia sesamiae* revealed by polyDNAvirus polymorphism and associated with different *Wolbachia* infection. *Molecular Ecology*, 20, 959-971.
- Butler G.W., Bailey R.W., Kennedy L.D. 1965. Studies on the Glucosidase "Linamarase". *Phytochemistry*, 4, 369-381.

- Calatayud P.-A., Le Ru B. 2006. Cassava-mealybug interactions. IRD Editions, Paris, 110 p.
- Cock J.H. 1982. Cassava, a basic energy sources in the tropics. *Science*, 218, 755-762.
- Conn E.E. 1980. Cyanogenic compounds. *Annual Review of Plant Physiology*, 31, 433-451.
- Davis J.M., Stamps J.A. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 411-416.
- Edwards E.J., Still C.J. 2008. Climate, phylogeny and the ecological distribution of C4 grasses. *Ecology Letters*, 11, 266-276.
- El-Sharkawy M.A., Cock J.H. 1987. C3-C4 intermediate photosynthetic characteristics of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). I. Gas exchange. *Photosynthesis Research*, 12, 219-235.
- El-Sharkawy M.A. 1993. Drought-tolerant cassava for Africa, Asia, and Latin America. *BioScience*, 43, 441-451.
- Fabres G., Le Rü B. 1988. Plant-insect relationships studies to improve cassava mealybug regulation methods. *Proceedings of the Seventh Symposium of The International Society for Tropical Root Crops* organized by INRA, 1-6 July 1985, Gosier, Guadeloupe, Editions INRA, pp. 563-577.
- Faucheux M.J. 1999. Biodiversité et unité des organes sensoriels des insectes Lépidoptères. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France (Suppl. Hors Série)*. Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France, Nantes, France.
- Febvay G., Delobel B., Rahbé Y. 1988. Influence of the amino acid balance on the improvement of an artificial diet for a biotype of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2449-2453.
- Félix A.E. 2008. *Ecologie chimique et approche phylogénétique chez trois espèces de Lépidoptères africains du genre Busseola (Noctuidae)*. Thèse de l'Université Paris XI, 200 p.
- Félix A.-E., Calatayud P.-A., Le Ru B., Silvain J.-F., Frérot B. 2011. Sex pheromone composition and reproductive isolation in two *Busseola* species (Lepidoptera: Noctuidae) in Kenya. *Chemoecology*, 21, 107-111.
- Gitau A.C.W. 2006. *Geographic variation in development of Cotesia sesamiae (Hymenoptera: Braconidae) on Busseola fusca (Lepidoptera: Noctuidae) in Kenya: Co-evolutionary genetics and role of Polydnviruses*. PhD Thesis, Kenyatta University, 166 p.
- Godfray H.C.J. 1994. *Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology*, Ed. by Krebs J.R. & Clutton-Brock T., Princeton University Press, Princeton, USA. 473 p.
- Grassé P.P. (Ed.) 1951. *Ordres des Homoptères. Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome X: Insectes Supérieurs et Hémiptéroïdes, Fascicule II, Éditions Masson, Paris, France, pp. 1390-1656.
- Griffiths H. (Ed.) 1998. *Stable isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical processes*. Bios Scientific Publishers Ltd, Oxford, 438 p.

- Gutiérrez-Ibáñez C., Villagra C.A., Niemeyer H.M. 2007. Pre-pupation behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Haliday) and its consequences for pre-imaginal learning. *Naturwissenschaften*, 94, 595–600.
- Hance T., Van Baaren J., Vernon P., Biovin G. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52, 107-126.
- Herren H.R., Neuenschwander P. 1991. Biological control of cassava pests in Africa. *Annual Review of Entomology*, 36, 257-283.
- Hopkins A.D. 1917. A description of G.C. Hewitt's paper on "Insect behavior as a factor in applied entomology". *Journal of Economic Entomology*, 10, 92-93.
- Howeler R.H. 1991. Long-term effect of cassava cultivation on soil productivity. *Field Crops Research*, 26, 1-18.
- Jiang N., Zhou G., Overholt W.A., Schulthess F. 2006. The synchrony of the stemborer and parasitoid populations of coastal Kenya. *Annales de la Société Entomologique de France*, 42, 381-388.
- Jones P.G., Thornton P.K. 2003. The potential impacts of climate change on maize production in Africa and Latin America in 2055. *Global Environmental Change*, 13, 51-59.
- Kfir R. 1995. Parasitoids of the African stemborer, *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) in South Africa. *Bulletin of Entomological Research*, 85, 369–377.
- Kfir R., Overholt W.A., Khan Z.R., Polaszek A., 2002. Biology and management of economically important lepidopteran cereal stem borers in Africa. *Annual Review of Entomology*, 47, 701-731.
- Koricheva J., Larsson S., Haukioja E. 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: A meta-analysis. *Annual Review of Entomology*, 43, 195-216.
- Larsson S. 1989. Stressful times for the plant stress-insect performance hypothesis. *Oikos*, 56, 277-283.
- Larsson S., Björkman C. 1993. Performance of chewing and phloem-feeding insects on stressed trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8, 550-559.
- Le Ru B., Iziqel Y., Biassangama A., Kiyindou A. 1991. Variations d'abondance et facteurs de régulation de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) cinq ans après l'introduction d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae) au Congo en 1982. *Entomophaga*, 36, 499-511.
- Le Ru B.P., Ong'amo G.O., Moyal P., Ngala L., Musyoka B., Abdullah Z., Cugala D., Defabachew B., Haile T.A., Matama-Kauma T., Lada V.Y., Negassi B., Pallangyo B., Ravalolonandrianina J., Sidumo A., Omwega C.O., Schulthess F., Calatayud P.-A., Silvain J.-F. 2006a. Diversity of lepidopteran stemborers in eastern Africa revisited. *Bulletin of Entomological Research*, 96, 1-9.
- Le Ru B.P., Ong'amo G.O., Moyal P., Muchugu E., Ngala L., Musyoka B., Abdullah Z., Matama-Kauma T., Lada V.Y., Pallangyo B.,

Omwega C.O., Schulthess F., Calatayud P.-A., Silvain J.-F. 2006b. Biogeography and host plant ranges of East African noctuid stem borers. *Annales de la Société Entomologique de France*, 42, 353-361.

Mailafiya D.M. 2009. Diversity and ecological preference of parasitoids associated with Lepidopteran stem borers in Kenya. PhD of Agricultural Entomology of the Kenyatta University, Nairobi, Kenya, 208 p.

Mailafiya D.M., Le Ru B.P., Kairu E.W., Calatayud P.-A., Dupas S. 2009. Species diversity of lepidopteran stem borer parasitoids in cultivated and natural habitats in Kenya. *Journal of Applied Entomology*, 113, 416-429.

Mattson W.J., Haack R.A. 1987. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Bioscience*, 37, 110-118.

McLean D.L., Kinsey M.G. 1964. A technique for electronically recording aphid feeding and salivation. *Nature*, 202, 1358-1359.

Melamed-Madjar V., Tam S. 1980. A field Survey of changes in the composition of corn borer populations in Israel. *Phytoparasitica*, 8, 201-204.

Ngi-Song A., Overholt W.A. 1997. Host location and acceptance by *Cotesia flavipes* Cameron and *C. sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of African gramineous stem borers: role of frass and other cues. *Biological Control*, 9, 136-142.

Nwanze K.F. 1977. Biology of the cassava mealybug *Phenacoccus*

manihoti Mat-Ferr. in the Republic of Zaire. Proceedings of the International Workshop on Cassava Mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat-Ferr. (Pseudococcidae). INERA, M'Vuazi-Zaire, June 26-29, IITA Press, Ibadan, Nigeria, pp. 20-28.

Obonyo M. 2005. Performance of *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae) on cereal and wild crop stem borers. Master. Jomo Kenyatta University of Agriculture and Technology (JKUAT), Nairobi, Kenya South Africa, 52 p.

Obonyo M. 2009. Basis of host recognition by the larval endoparasitoids: *Cotesia sesamiae* Cameron and *Cotesia flavipes* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae). PhD of Science of the North West University (Potchefstroom campus), South Africa, 112 p.

Ong'amo G.O., Le Ru B.P., Dupas S., Moyal P., Calatayud P.-A., Silvain J.-F. 2006a. Distribution, pest status and agro-climatic preferences of lepidopteran stem borers of maize in Kenya. *Annales de la Société Entomologique de France*, 42, 171-177.

Ong'amo G.O., Le Ru B.P., Dupas S., Moyal P., Muchugu E., Calatayud P.-A., Silvain J.-F. 2006b. The role of wild host plants in the abundance of lepidopteran stem borers along altitudinal gradient in Kenya. *Annales de la Société Entomologique de France*, 42, 363-370.

Ong'amo G.O. 2009. Diversity, ecology and population dynamic of Lepidopteran stem borers in Kenya. PhD of Science of the

Kenyatta University (Nairobi), Kenya, 144 p.

Otieno N.A., Le Ru B.P., Ong'amo G.O., Dupas S., Calatayud P.-A., Makobe M., Ochora J., Silvain J.-F. 2006. Diversity and abundance of wild host plants of lepidopteran stem borers in two locations in two different agroecological zones of Kenya, Kakamega and Muhaka. *Annales de la Société Entomologique de France*, 42, 371-380.

Overholt W.A., Ngi-Song A.J., Omwega C.O., Kimani-Njogu S.W., Mbatia J., Sallam M.N., Ofomata V. 1997. A review of the introduction and establishment of *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae) in East Africa for biological control of cereal stem borers. *Insect Science and its Application*, 17, 79-88.

Pancoro, A., Hughes M.A. 1992. *In-Situ* localization of cyanogenic β -glucosidase (linamarase) gene expression in leaves of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) using non-isotopic riboprobes. *The Plant Journal*, 2, 821-827.

Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J. K., Thomas C. D., Descimon H., Huntley B., Kaila L., Kullberg J., Tammaru T., Tennent W. J., Thomas J. A., Warren M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579-583.

Polaszek, A. & Khan Z.R. (1998) Host plants. pp. 4-10 in Polaszek, A. (Ed.) *African cereal stem borers: economic importance, taxonomy, natural enemies and control*. Wallingford, Oxon, CAB International.

Root T.L., Price J.T., Hall J.O., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.

Rousseau D. 2009. Maïs: la sésamie progresse cap au nord, dans l'air marin et la douceur angevine. *La Défense des Végétaux*, 622, 38-41.

Sezonlin M., Dupas S., Le Ru B., Faure N., Le Gall P., Silvain J.-F. 2006. Phylogeographic pattern and regional evolutionary history of the maize stalk borer *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera : Noctuidae) in sub-Saharan Africa. *Annales de la Société Entomologique de France*, 42, 339-351.

Schoonhoven L.M., Van Loon J.A., Dicke M. (Eds.) 2005. *Insect-plant Biology*. Second Edition, University Press, Oxford, 421 p.

Silvain J.-F. 2000. Biodiversité et évolution des complexes plantes-insectes ravageurs-antagonistes. Institut de Recherche pour le Développement (IRD). Projet de création de l'Unité de Recherche R072.

Songa J.M., Jiang N., Schulthess F., Omwega C. 2007. The role of intercropping different cereal species in controlling lepidopteran stem borers on maize in Kenya. *Journal of Applied Entomology*, 131, 40-49.

Stainforth D.A., Allen M.R., Frame D.J., Piani C. 2006. Risks associated with stabilisation scenarios and uncertainty in regional and global climate change impacts. *Avoiding dangerous climate change*. Cambridge University Press.

- Stavrakis G. 1967. Contribution à l'étude des espèces nuisibles au maïs en Grèce du genre *Sesamia* (Lépidoptères – Noctuidae). Annales de l'Institut de Phytopathologie de Benaki, 8, 19-22.
- Tjallingii W.F. 1978. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 24, 521-530.
- Tjallingii W.F. 1988. Electrical recording of stylet penetration activities. In: Aphids, their Biology, Natural enemies and Control, Ed. By Minks A.K. & Harrewijn P., pp. 95-108, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Varela A.M., Bellotti A.C. 1981. Algunos aspectos biológicos y observaciones de un nuevo piojo harinoso de la yuca, *Phenacoccus herreni* (Homoptera : Pseudococcidae) en Colombia. Revista Colombiana de Entomologia, 7, 21-26.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guidberg O., Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature, 416, 389-395.
- White T.C.R. 1974. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. Oecologia, 22, 119-134.
- White T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. Oecologia, 63, 90-105.
- Williams D.J., Granara de Willink M.C. (Eds.) 1992. Mealybugs of Central and South America. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, 635 p.
- Wilson R.J., Gutiérrez D., Gutiérrez J., Monserrat V.J. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. Global Change Biology, 13, 1873-1887.
- Zavala J.A., Casteel C.L., DeLucia E.H., Berenbaum M.R., 2008. Anthropogenic increase in carbon dioxide compromises plant defense against invasive insects. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105, 5129-5133.

Curriculum Vitae

Paul-André CALATAYUD

Né le 15 mai 1963 à Tarbes (65)

Marié, 2 enfants

Chargé de recherche 1^{ère} classe, recruté à l'IRD depuis Septembre 1993

Adresses

Personnelle : 3 Résidence des Vergognes, 78910 Osmoy

Professionnelle : IRD, UR 072 – BEI c/o CNRS,
Laboratoire évolution, génomes et spéciation (LEGS)
Avenue de la Terrasse
Bâtiment 13, BP 1
91198 Gif-sur-Yvette cedex

Page web : <http://www.legs.cnrs-gif.fr>

<http://www.ird.fr/kenya>

Diplômes

- 1982 Baccalauréat série D.
- 1985 **DEUG Sciences de la vie**, université Paul Sabatier, Toulouse III.
- 1986 **Licence de biochimie**, université Paul Sabatier, Toulouse III.
- 1987 **Maîtrise de physiologie végétale**, université Paul Sabatier, Toulouse III.
- 1989 **DEA analyse et modélisation des systèmes biologiques**, université Claude Bernard (Lyon I) et Institut National des Sciences Appliquées (INSA, Villeurbanne).
- 1993 Doctorat de l'université Claude Bernard (Lyon I) et de l'Institut National des Sciences Appliquées (INSA, Villeurbanne) soutenu

le 13 mai 1993 et obtenu avec la mention très honorable et les félicitations du jury. Directeur de thèse : Prof. Paul Nardon. Allocataire de recherche du Ministère de la Recherche et de l'Éducation.

Expérience en recherche scientifique

- 1988-1989 stage de DEA, INSA-INRA, Villeurbanne, sous la direction du Prof. P. Nardon ; sujet de recherche : étude de la composition chimique de la sève phloémienne du lupin (Fabaceae) par stylectomie d'aphide (*Macrosiphum albifrons*) : mise au point, comparaison avec d'autres méthodes d'estimation, variabilité des teneurs en aminoacides et en saccharose.
- 1989-1993 Thèse de Doctorat de l'Université Claude Bernard (Lyon I) et de l'Institut National des Sciences Appliquées (INSA, Villeurbanne) ; formation doctorale : analyse et modélisation des systèmes biologiques (responsables : Prof. J.-M. Legay et Prof. P. Nardon) ; laboratoires d'accueil : laboratoire d'entomologie agricole (ORSTOM, Brazzaville, Congo) et laboratoire de biologie appliquée (INSA-INRA, Villeurbanne, France) ; sujet de recherche : étude des relations nutritionnelles de la cochenille du manioc avec sa plante hôte.
- 1993-1997 CR2 (chercheur stagiaire, responsable : Prof. Thierry Lamaze) puis CR2 sur l'étude des relations nutritionnelles de la cochenille du manioc avec sa plante hôte et de l'influence du déficit hydrique de la plante dans ces relations.
- 1997-2001 CR2 puis CR1 sur l'étude de l'influence du déficit hydrique dans les relations tri-trophiques manioc / cochenilles / parasitoïdes associés.
- 2001-2002 CR1 sur la compréhension des mécanismes de recherche et d'acceptation de la plante-hôte par les femelles de lépidoptères foreurs de graminées en Afrique.
- 2002-2009 CR1 sur la compréhension des mécanismes de recherche et d'acceptation de la plante-hôte par *Busseola fusca* (Lepidoptera : Noctuidae) et bases de la reconnaissance de son parasitoïde associé, *Cotesia sesamiae* (Hymenoptera : Braconidae).
- 2009-2011 CR1 sur la compréhension des mécanismes de recherche et d'acceptation de la plante-hôte par les noctuelles

foreuses de Graminées et bases de la reconnaissance des parasitoïdes associés.

Mobilité depuis mon recrutement à l'IRD

Septembre 1993-février 1994	Laboratoire de Biologie Appliquée (INSA-INRA), Villeurbanne, France.
Mars 1994-Mai 1996	Laboratoire de Lutte contre les Insectes Nuisibles (LIN-BGP, ORSTOM), Montferrier, France.
Juin 1996-mars 1997	Laboratoire de Phytopathologie (ORSTOM), Montpellier, France.
Avril 1997-août 2001	Laboratoire d'Entomologie (section manioc), Centre International d'Agronomie Tropical (CIAT), Cali, Colombie.
Septembre 2001-août 2002	Laboratoire des Médiateurs Chimiques (INRA), Versailles, France.
Septembre 2002-Juillet 2009	Noctuid stem borer project, Centre International sur la Physiologie et l'écologie des insectes (ICIPE), Nairobi, Kenya.
Août 2009-Août 2011	IRD c/o CNRS, Laboratoire évolution, génomes et spéciation (LEGS), Gif-sur-Yvette, France.

Encadrement

Stages en free lance

2000. Hamon J.C. au CIAT (Cali, Colombie). Rôle des acides aminés libres dans la phagostimulation, la croissance et le développement de la cochenille, *Phenacoccus herreni*. Devenir: master à l'université de Strasbourg en langues.

2006. Goutte S. à l'ICIPE (Nairobi, Kenya). Période d'éclosion, durée de vie sans nourriture et temps de la première prise de nourriture après éclosion des néonates de *Busseola fusca*. Devenir: thèse de doctorat.

Masters

1995. Llovera E., Maîtrise de chimie et biologie végétale (Université de Perpignan, France) : « Fonctionnement de l'appareil photosynthétique chez le manioc en condition de disponibilité en eau du sol limitante » (en Français). Devenir : inconnu.

1998. Polania M.A., équivalent Master-1 de biologie (Université Pontifica Javeriana, Bogota, Colombie) : « Influence du déficit hydrique dans les relations manioc (*Manihot esculenta*) – cochenille (*Phenacoccus herreni*) : changement de la composition foliaire en acides aminés et répercussions sur le développement de l'insecte » (en Espagnol). Devenir : enseignante de biologie à un lycée à Bogota.

1998. Seligmann C.D., équivalent Master-1 de biologie (Université de Los Andes, Bogota, Colombie) en 1998 : « Influence de la nutrition de la cochenille du manioc *Phenacoccus herreni* sur le développement des parasitoïdes associés : *Acerophagus coccois*, *Aenasius vexans* et *Apoanagyrus diversicornis* » (en Espagnol). Devenir : reconversion en informatique.

1999. Baron C., équivalent Master-1 de physiologie végétale (Université de Los Andes, Bogota, Colombie en 1999 : « Type de photosynthèse développé par quelques espèces sauvages de manioc » (en Espagnol). Devenir : thèse de doctorat puis post-doctorat en virologie.

2005. Juma G., Master-2 de biochimie (Université Jomo Kenyatta, Nairobi, Kenya) : « Rôle des volatiles et des composés de surface de plantes sur les processus de sélection de la plante hôte pour la ponte chez *Busseola fusca* (Lepidoptera : Noctuidae) » (en Anglais). Devenir : thèse de doctorat, voir ci-dessous.

2005. Obonyo M., Master-2 de biochimie (Université Jomo Kenyatta, Nairobi, Kenya) : « Développement de *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera : Braconidae) dans les larves de lépidoptères foreurs de graminées sauvages et cultivées » (en Anglais). Devenir : thèse de doctorat, voir ci-dessous.

Doctorats

2009. Juma G., PhD en biochimie (Université Jomo Kenyatta, Nairobi, Kenya) sur « les processus comportementaux et physiologiques d'adoption d'une plante hôte par les larves de *Busseola fusca* (Lepidoptera : Noctuidae) » (en Anglais). Devenir : enseignant-chercheur à l'université de Nairobi (Kenya).

2009. Obonyo M., PhD en Sciences Naturelles (Université de Potchefstroom, Afrique du Sud) sur « les mécanismes de reconnaissance de l'hôte par deux endoparasitoïdes larvaires : *Cotesia sesamiae* et *Cotesia flavipes* (Hymenoptera : Braconidae) » (en Anglais). Devenir : enseignant-chercheur à l'université de Nairobi.

Depuis 2010. Glaser N., Doctorat de l'école doctorale ABIES (AgroParisTech, Paris) sur « Bases moléculaires de l'adaptation chimiosensorielle à la plante hôte chez des noctuelles foreuses de graminées » (en Français).

Personnels non permanents

- 1996-1997.** Duchon S., Technicien à l'IRD Laboratoire de Lutte contre les Insectes Nuisibles (LIN-BGP, ORSTOM), Montferrier, France. *Devenir*: recrutement en tant que technicien à l'IRD, Montpellier.
- 1998-2000.** Caicedo A.M., Ingénieur au CIAT (Cali, Colombie). *Devenir*: thèse de doctorat puis chercheur à un institut de recherche colombien.
- Cortes M.L., Ingénieur au CIAT (Cali, Colombie). *Devenir*: inconnu.
- Cuellar M.E., Ingénieur au CIAT (Cali, Colombie). *Devenir*: inconnu.
- Munera D.F., Ingénieur au CIAT (Cali, Colombie). *Devenir*: inconnu.
- 2007-2009.** Ahuya P., Malusi P., Techniciens à l'ICIPE (Nairobi, Kenya). *Devenir*: actuellement toujours en poste en tant que techniciens à l'ICIPE (Nairobi, Kenya).

Responsabilités collectives

Organisateur (en 1996) (à 70%) des 5e journées du groupe de travail relations insectes-plantes. 26-27 Octobre 1995, Montpellier, France. Collection Colloques, ORSTOM-CIRAD, Montpellier.

Cofondateur (en 2002) d'un réseau français sur les interactions arthropodes – plantes. Organisateur (à 20%) de la 1^{ère} réunion de ce réseau (janvier 2003 à l'INRA Versailles). Membre du comité éditorial d'un livre qui s'intitule « Des insectes et des plantes » et qui a pour objectif de rassembler, de façon la plus exhaustive possible, les dernières connaissances dans les différentes thématiques rattachées au domaine des interactions plantes – insectes. Cet ouvrage a réuni 83 chercheurs de différentes institutions françaises (INRA, IRD, CIRAD, universités,...). Son édition est en cours.

Organisation (à 90%) du 24 au 28 Octobre 2005, d'une Conférence Internationale sur les Lépidoptères foreurs de Graminées en Afrique : ICLCBA, l'abréviation anglo-saxonne de International Conference on Lepidopterous Cereal stem and cob Borers in Africa. Cet évènement a eu lieu

dans le Centre de Conférence Thomas Odhiambo de l'ICIPE (Nairobi, Kenya). Environ 50 personnes étaient présentes et 11 pays étaient représentés comme l'Afrique du Sud, l'Australie, le Bénin, le Cameroun, l'Ethiopie, la France, le Kenya, le Mozambique, l'Ouganda, la Tanzanie et le Zimbabwe. Les « proceedings » de cette Conférence ont pas l'objet d'un volume spécial dans une revue internationale de rang « A »: les Annales de la Société Entomologique de France.

Réfééré pour les revues :Annales de la Société Entomologique de France

Bulletin of Entomological Research

Crop Protection

Entomologia Experimentalis et Applicata

International Journal of Tropical Insect Science

Journal of Agriculture and Biological Science

Journal of Agricultural and Food Chemistry

Journal of Applied Entomology

Journal of Insect Science

Physiological Entomology

Phytoparasitica

Expert pour : IFS (International Foundation of Science, Stockholm, Suède)

SNSF (Swiss National Science Foundation, Berne, Switzerland)

Comité de pilotage de thèse : 2010. Poivet E.. Ecole doctorale ABIES, AgroParisTech, Paris.

Membre du jury de thèse (en tant qu'examineur) de Bocquel S., Université Picardie Jules Verne, Avril 2011. *Propension vectorielle des pucerons dans l'épidémiologie du virus Y (PVY) en culture de pommes de terre.*

Activités d'enseignement :

2010. Séminaire de 2h dans le programme "Ecologie chimique et moyens de lutte alternatifs" du DAA Protection des Plantes et Environnement (AgroParisTech, Département Science de la Vie et Santé, Paris).

2010. Séminaire de 2h dans un module « Plantes - Insectes – Pathogènes » de formation doctorale de l'université de Picardie Jules Verne à Amiens.

2010. Séminaire de 2h dans un module intitulé « Relations Insectes Plantes Xénobiotiques » de Master Biologie Intégrée et Physiologie de l'université Pierre et Marie Curie de Paris.

2011. Séminaire de 2h dans le programme "Ecologie chimique et moyens de lutte alternatifs" du DAA Protection des Plantes et Environnement (AgroParisTech, Département Science de la Vie et Santé, Paris).

Divers

1994. Lauréat du prix PPE (Protection des Plantes et de l'Environnement) pour les travaux de thèse (montant du prix 10000 FrsF).

1999. Lauréat du prix « Francisco Luis Gallego » attribué par la Société Colombienne d'Entomologie (SOCOLEN) pour le meilleur travail présenté par une étudiante (Polania M.A.) sur l'étude de l'influence du déficit hydrique dans les relations manioc (*Manihot esculenta*) – cochenille (*Phenacoccus herreni*).

2008. Lauréat d'un prix attribué par le conseil d'administration de l'ICIPE obtenu pour la troisième meilleure publication scientifique de l'année présentée par un étudiant (Obonyo M.).

Publications scientifiques

Statistiques ISI Web of Science (avril 2011)

46 publications

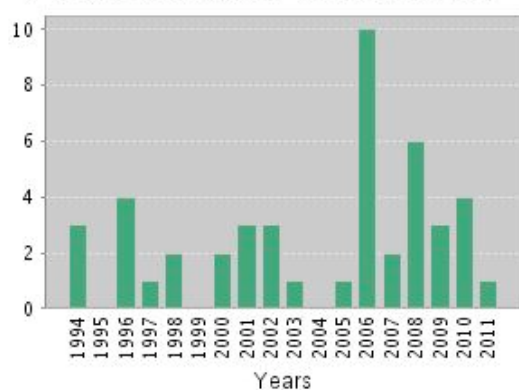
280 citations

161 citations (sans les autocitations)

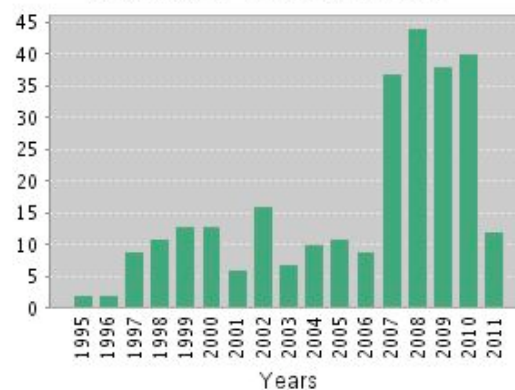
6.09 citations par article

9 publications citées 8 fois ou plus (h-index).

Published Items in Each Year



Citations in Each Year



Statistiques des revues pour les articles publiés

Statistiques ISI 2009

Classement par IF

Journal	IF	Rank	Discipline	#
Molecular Ecology	5.960	6/129	Ecology	1
Annals of Botany	3.501	18/173	Plant Sciences	1
Journal of Chemical Ecology	2.411	47/129	Ecology	2
Biological Control	1.612	15/74	Entomology	3
Bulletin of Entomological Research	1.580	16/74	Entomology	2
Entomologia Experimentalis et Applicata	1.568	17/74	Entomology	14
Journal of Applied Entomology	1.436	21/74	Entomology	2
Biocontrol	1.406	22/74	Entomology	1
Canadian Journal of Microbiology	1.262	80/95	Microbiology	1
Environmental Entomology	1.154	28/74	Entomology	1
Photosynthetica	1.072	95/173	Plant Sciences	1
Florida Entomologist	1.069	32/74	Entomology	1
Journal of Insect Science	1.069	32/74	Entomology	1
Journal of Insect Behavior	1.056	34/74	Entomology	1
Nematology	0.937	77/129	Zoology	1
European Journal of Entomology	0.783	42/74	Entomology	1
Annales de la Société Entomologique de France	0.600	52/74	Entomology	9
Revista Colombiana de Entomologia	0.254	71/74	Entomology	1
Acta Botanica Gallica	0.064	171/173	Plant Sciences	1
Bulletin de la Société Zoologique de France	-	-	Zoology	1

Ouvrage

CALATAYUD P.-A. & VERCAMBRE B. (eds.), 1996. Interactions insectes-plantes. Actes des 5e journées du groupe de travail relations insectes-plantes. 26-27 Octobre 1995, Montpellier, France. Collection Colloques, ORSTOM-CIRAD, Montpellier, France, 96 p.

CALATAYUD P.-A., LE RU B.P., SCHULTHESS F. & SILVAIN J.-F. (eds.), 2006. The cereal stem borers of Sub-Saharan Africa and their antagonists. 42 (3-4), Annales de la Société Entomologique de France.

CALATAYUD P.-A. & LE RU B. (eds), 2006. Cassava-Mealybug Interactions. IRD Editions.

Chapitres d'ouvrage

CALATAYUD P.-A. & MUNERA D.F. 2002. Las defensas naturales en la yuca a las plagas artropodas. In : B. Ospina & H. Ceballos (Eds). La Yuca en el Tercer Milenio : Sistemas Modernos de Produccion, Procesamiento, Utilizacion y Comercializacion. Cali, Colombia.

CALATAYUD P.-A. & MUNERA D.F. 2011. Cassava's Natural Defense against Arthropod Pests. In : B. Ospina & H. Ceballos (Eds). Cassava in the Third Millennium: Modern Systems of Production, Processing, Utilization and Commercialization. Cali, Colombia, CTA.

FRÉROT B. & CALATAYUD P.-A., 2011. El uso de las señales químicas en las relaciones plantas – insectos para la exploración de la biodiversidad. In : Francis Kahn, Gérard Hérial & Jean-François Renno (Eds). Amazonía occidental – El desarrollo en cuestión.

Publications indexées dans les "Current Contents"

1. CALATAYUD P.-A., RAHBE Y., DELOBEL B., KHUONG-HUU F., TERTULIANO M. & LE RU B. 1994. Influence of secondary compounds in the phloem sap of cassava on expression of antibiosis towards the mealybug *Phenacoccus manihoti*. Entomologia Experimentalis et Applicata 72 : 47-57.
2. CALATAYUD P.-A., RAHBE Y., TJALLINGII W.F., TERTULIANO M. & LE RU B. 1994. Electrically recorded feeding behaviour of cassava mealybug on host and non-host plants. Entomologia Experimentalis et Applicata 72 : 219-232.
3. CALATAYUD P.-A., TERTULIANO M. & LE RU B. 1994. Seasonal changes of secondary compounds in the phloem sap of cassava in relation to plant genotype and to infestation by the cassava mealybug. Bulletin of entomological Research, 84 : 453-459.
4. CALATAYUD P.-A. & LE RU B. 1996. Etude des relations nutritionnelles de la cochenille du manioc avec sa plante hôte. Bulletin de la Société zoologique de France 121(4) : 391-398.
5. CALATAYUD P.-A., NARDON C. & RAHBÉ Y. 1996. A new technique to immobilize an aphid or a mealybug on plants using a high-frequency microcautery unit. Entomologia Experimentalis et Applicata 80 : 239-241.
6. CALATAYUD P.-A., BOHER B., NICOLE M. & GEIGER J.P. 1996. Interactions between cassava mealybug and cassava: cytochemical aspects of plant cell wall modifications. Entomologia Experimentalis et Applicata 80 : 242-245.
7. KPÉMOUA K., BOHER B., NICOLE M., CALATAYUD P.-A. & GEIGER J.P. 1996. Cytochemistry of defense responses in cassava infected by *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*. Canadian Journal of Microbiology, 42 : 1131-1143.

- 8.** CALATAYUD P.-A., ROULAND C. & LE RU B. 1997. Influence de la linamarine dans la relation manioc-cochenille. *Acta Botanica Gallica*, 144(4) : 427-432.
- 9.** CALATAYUD P.-A., DELOBEL B., GUILLAUD J. & RAHBÉ Y. 1998. Rearing the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, on a defined diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 86: 325-329.
- 10.** RENARD S., CALATAYUD P.-A., PIERRE J.S. & LE RU B. 1998. Recognition behavior of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptera: Pseudococcidae) at the leaf surface of different host plants. *Journal of Insect Behavior*, 11(3): 429-450.
- 11.** TERTULIANO M., CALATAYUD P.-A., LE RU B.P. 1999. Seasonal changes of secondary compounds in the phloem sap of cassava in relation to fertilisation and to infestation by the cassava mealybug. *Insect Science and its Applications*, 19(1): 91-98.
- 12.** CALATAYUD P.-A., LLOVERA E., BOIS J.F. & LAMAZE T. 2000. Photosynthesis in drought-adapted cassava. *Photosynthetica*, 38(1): 97-104.
- 13.** CALATAYUD P.-A. 2000. Influence of linamarin and rutin on biological performances of *Phenacoccus manihoti* in artificial diets. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96(1): 81-86.
- 14.** CALATAYUD P.-A., SELIGMANN C.D., POLANIA M.A. & BELLOTTI A.C. 2001. Influence of parasitism by encyrtid parasitoids on the feeding behaviour of the cassava mealybug *Phenacoccus herreni*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 98 : 271-278.
- 15.** CALATAYUD P.-A., AUGER J., THIBOUT E., ROUSSET S., CAICEDO A.M., CALATAYUD S., BUSCHMANN H., GUILLAUD J., MANDON N. & BELLOTTI A.C. 2001. Identification and synthesis of a kairomone mediating host location by two parasitoid species of the cassava mealybug *Phenacoccus herreni*. *Journal of Chemical Ecology* 27(11) : 2203-2217.
- 16.** CUELLAR M.E., CALATAYUD P.-A., MELO E.L., SMITH L. & BELLOTTI A.C. 2001. Consumption and oviposition rates of six phytoseiid species feeding on eggs of the cassava green mite *Mononychellus tanajoa* (Acari : Tetranychidae). *Florida Entomologist* 84(4) : 515-520.
- 17.** CALATAYUD P.-A., BARÓN C.H., VELÁSQUEZ H., ARROYAVE J.A. & LAMAZE T. 2002. Wild *Manihot* species do not possess C₄ photosynthesis. *Annals of Botany* 89 : 125-127.
- 18.** CALATAYUD P.-A., POLANIA M.A., SELIGMANN C.D. & BELLOTTI A.C. 2002. Influence of water-stressed cassava on *Phenacoccus herreni* and three associated parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 98 : 271-278.
- 19.** CALATAYUD P.-A., M. A. POLANÍA, J. GUILLAUD, D. F. MÚNERA, J. C. HAMON & A. C. BELLOTTI 2002. Role of single amino acids in phagostimulation, growth, and development of the cassava mealybug

Phenacoccus herreni. Entomologia Experimentalis et Applicata 104 : 363-367.

20. CORTES M. L., SANCHEZ T., RIIS L., BELLOTTI A. C. & CALATAYUD P.-A. 2003. A bioassay to test HCN toxicity to the burrowing bug, *Cyrtomenus bergi*. Entomologia Experimentalis et Applicata 109 : 235-239.

21. STOCK S. P., CAICEDO A. M. & CALATAYUD P.-A., 2005. *Rhabditis (Oscheius) colombiana* n. sp. (Nematoda: Rhabditidae) a necromenic associate of the subterranean burrower bug *Cyrtomenus bergi* (Hemiptera: Cydnidae) from the Cauca valley, Colombia. Nematology 7(3): 363-373.

22. CALATAYUD P.-A., LE RU B.P., SCHULTHESS F. & SILVAIN J.-F., 2006. Les recherches sur les lépidoptères foreurs des graminées et leurs antagonistes: bilan et perspectives. Annales de la Société Entomologique de France 42 (3-4) : 259-262.

23. CALATAYUD P.-A., TAUBAN D., MARION-POLL F., CHIMTAWI M., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2006. Sexual dimorphism of antennal, tarsal and ovipositor chemosensilla in the African stemborer, *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera : Noctuidae). Annales de la Société Entomologique de France 42 (3-4) : 403-412.

24. FRÉROT B., FÉLIX A.-E., ENE S., CALATAYUD P.-A., LE RU B. & GUENEGO H., 2006. Courtship behaviour of the African maize stemborer: *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae) under laboratory conditions. Annales de la Société Entomologique de France 42 (3-4) : 413-416.

25. LE RU B.P., ONG'AMO G.O., MOYAL P., MUCHUGU E., NGALA L., MUSYOKA B., ABDULLAH Z., MATAMA MATAMA-KAUMA T., LADA V.Y., PALLANGYO K., OMWEGA C., SCHULTHESS F., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2006. Geographic distribution and host plant ranges of East African noctuid stem borers. Annales de la Société Entomologique de France 42 (3-4) : 353-361.

26. LE RU B. P., ONG'AMO G.O., MOYAL P., NGALA L., MUSYOKA B., ABDULLAH Z., CUGALA D., DEFABACHEW B., HAILE T.A., MATAMA-KAUMA T., LADA V.Y., NEGASSI B., PALLANGYO B., RAVOLOLONANDRIANINA J., SIDUMO A., OMWEGA C.O., SCHULTHESS F., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2006. Diversity of lepidopteran stemborers in eastern Africa revisited. Bulletin of Entomological Research 96 : 1-9.

27. ONG'AMO G.O., LE RU B.P., DUPAS S., MOYAL P., CALATAYUD P.-A., SILVAIN J.-F., 2006. Distribution, pest status and agro-climatic preferences of lepidopteran stem borers of maize in Kenya. Annales de la Société Entomologique de France 42(2) : 171-177.

28. ONG'AMO G.O., LE RU B. P., DUPAS S., MOYAL P., MUCHUGU E., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2006. The role of wild host plants in the abundance of lepidopteran stem borers along altitudinal gradient in Kenya. Annales de la Société Entomologique de France 42 (3-4) : 363-370.

- 29.** OTIENO, N. A., LE RU B. P., ONG'AMO G.O., DUPAS S., CALATAYUD P.-A., MAKUBE M., OCHORA J. & SILVAIN J.-F., 2006. Diversity and abundance of wild host plants of Lepidopteran stem borers in two different agroecological zones in Kenya. *Annales de la Société Entomologique de France* 42 (3-4) : 371-380.
- 30.** SEZONLIN M., DUPAS S., LE RU B., LE GALL P., MOYAL P., CALATAYUD P.-A., GIFFARD I., FAURE N. & SILVAIN J.-F., 2006. Phylogeography and population genetics of the maize stalk borer *Busseola fusca* (Lepidoptera, Noctuidae) in sub-Saharan Africa. *Molecular Ecology* 15(2): 407-420.
- 31.** CALATAYUD P.-A., GUENEGO H., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2007. Temporal patterns of emergence, calling behaviour and oviposition period of the maize stem borer, *Busseola fusca* (Fuller 1901) (Lepidoptera: Noctuidae). *Annales de la Société Entomologique de France* 43(1): 63-68.
- 32.** CALATAYUD P.-A., AHUYA P.O., WANJOYA A., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2008. Importance of plant physical cues in host acceptance for oviposition by *Busseola fusca*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 126: 233-243.
- 33.** CALATAYUD P.-A., GUÉNÉGO H., AHUYA P. WANJOYA A., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2008. Flight and oviposition behaviour of the African stem borer, *Busseola fusca*, on various host plant species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 129: 348-355.
- 34.** CALATAYUD P.-A., JUMA G., NJAGI P.G.N., FAURE N., CALATAYUD S., DUPAS S., LE RU B., MAGOMA G., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2008. Differences in mate acceptance and host plant recognition between wild and laboratory-reared *Busseola fusca* (Fuller). *Journal of Applied Entomology* 132: 255-264.
- 35.** JUMA G., CHIMTAWI M., AHUYA P., NJAGI P.G.N., LE RU B., MAGOMA G., SILVAIN J.-F. & CALATAYUD P.-A., 2008. Distribution of chemo- and mechanoreceptors on the antennae and maxillae of *Busseola fusca* larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 93-98.
- 36.** OBONYO M., SCHUTHESS F., GERALD J., WANYAMA O., LE RU B. & CALATAYUD P.-A., 2008. Location, acceptance and suitability of lepidopteran stem borers feeding on a cultivated and wild host-plant to the endoparasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 45: 36-47.
- 37.** ONG'AMO G.O., LE RU B.P., MOYAL P., CALATAYUD P.-A., LE GALL P., OGOL C.K.P.O., KOKWARO E.D., CAPDEVIELLE-DULAC C. & SILVAIN J.-F., 2008. Host plant diversity of *Sesamia calamistis* : *cytochrome b* gene sequences reveal local genetic differentiation. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 154-161.
- 38.** OTIENO N.A., LE RU B.P., ONG'AMO G.O., MOYAL P., DUPAS S., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2008. Diversity and abundance of wild host plants of lepidopteran stem borers in two agro-ecological zones of

Kenya. International Journal of Biodiversity Science and Management 4 : 1-12.

- 39.** BRUCE A.Y., SCHULTHESS F., MUEKE J. & CALATAYUD P.-A., 2009. Olfactory attraction of egg parasitoids to virgin females of noctuid stemborers. BioControl DOI 10.1007/s10526-009-9231-z.
- 40.** FÉLIX A.-E., GENESTIER G., MALOSSE C., CALATAYUD P.-A., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2009. Variability in pheromone communication among different haplotype populations of *Busseola fusca*. Journal of Chemical Ecology 35 : 618-623.
- 41.** MAILAFIYA D.M., LE RU B.P., KAIRU E.W., CALATAYUD P.-A. & DUPAS S., 2009. Species diversity of lepidopteran stem borer parasitoids in cultivated and natural habitats in Kenya. Journal of Applied Entomology 133: 416-429.
- 42.** MAILAFIYA D.M., LE RU B.P., KAIRU E.W., CALATAYUD P.-A. & DUPAS S., 2010. Factors affecting stem borer parasitoid species diversity and parasitism in cultivated and natural habitats. Environmental Entomology 39 : 57-67.
- 43.** MAILAFIYA D.M., LE RU B.P., KAIRU E.W., CALATAYUD P.-A. & DUPAS S., 2010. Geographic distribution, host range and perennation of *Cotesia sesamiae* and *Cotesia flavipes* Cameron in cultivated and natural habitats in Kenya. Biological Control 54 : 1-8.
- 44.** OBONYO M., SCHULTHESS F., LE RU B., VAN DEN BERG J., CALATAYUD P.-A., 2010. Host recognition and acceptance behaviour in *Cotesia sesamiae* and *C. flavipes* (Hymenoptera : Braconidae), parasitoids of gramineous stemborers in Africa. European Journal of Entomology 107 : 169-176.
- 45.** OBONYO M., SCHULTHESS F., LE RU B., VAN DEN BERG J., SILVAIN J.-F., CALATAYUD P.-A., 2010. Importance of contact chemical cues in host recognition and acceptance by the braconid larval endoparasitoids *Cotesia sesamiae* and *Cotesia flavipes*. Biological Control 54 : 270-275.
- 46.** CALATAYUD P.-A., GITAU C., CALATAYUD S., DUPAS S., LE RU B. & SILVAIN J.-F., 2011. Variability in the reproductive biology and in resistance against *Cotesia sesamiae* among two *Busseola fusca* populations. Journal of Applied Entomology DOI: 10.1111/j.1439-0418.2010.01561.x.
- 47.** FELIX A.-E., CALATAYUD P.-A., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2011. Sex pheromone composition and reproductive isolation in two *Busseola species* (Lepidoptera : Noctuidae) in Kenya. Chemoecology 21 : 107-111.
- 48.** OBONYO M., SCHULTHESS F., CHIMTAWI M., AHUYA P., LE RU B., VAN DEN BERG J., SILVAIN J.-F., CALATAYUD P.-A., 2011. Sensory equipment on antennae, tarsi and ovipositor of the larval braconid parasitoids, *Cotesia sesamiae* (Cameron 1906) and *Cotesia flavipes* Cameron 1891 (Hymenoptera : Braconidae). Annales de la Société Entomologique de France (Sous Presse).

Articles dans des revues à comité de lecture non indexées aux « Current Contents » (CC)

FABRES G., BOHER B., BONATO O., CALATAYUD P.-A., FARGETTE, D., LE GALL P., LE RU B., SAVARY S. & VERDIER V., 1994. Vers une gestion intégrée de la biocénose parasitaire du manioc en Afrique. Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France 80(8) : 37-54.

FABRES G., BOHER B., BONATO O., CALATAYUD P.-A., FARGETTE, D., LE GALL P., LE RU B., SAVARY S. & VERDIER V., 1994. Towards integrated managements of the pests and pathogens of cassava in Africa. African Crop Science Journal 2(4) : 531-538.

LE RU B. & CALATAYUD P.-A., 1994. Interactions between cassava and arthropod pests. African Crop Science Journal 2(4) : 385-390.

CALATAYUD P.-A. & LE RU B., 1996. Etude des relations nutritionnelles de la cochenille du manioc avec sa plante hôte. Bulletin de la Société Zoologique de France 121(4) : 391-398.

CALATAYUD P.-A. & LE RU B., 1997. La cochenille du manioc, un des principaux ravageurs du manioc en Afrique. Cahiers Recherche & Développement 43: 59-66.

CALATAYUD P.-A., DUCHON S. & LAMAZE T., 1998. Estimation of carbon and nitrogen modification during water deficiency in leaves of cassava *Manihot esculenta* Crantz. Brazilian Cassava Journal Vol 17 (sup) p 39.

POLANIA M.A., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C., 1999. Comportamiento alimenticio del piojo harinoso *Phenacoccus herreni* (Homoptera: Pseudococcidae) e influencia del deficit hidrico en plantas de yucca sobre su desarrollo. Revista Colombiana de Entomologia 25: 1-9.

VALENCIA J.A., FREROT B., GUENEGO H., MUNERA D.F., GROSSI DE SA M.F. & CALATAYUD P.-A., 2006. Effect of *Jatropha gossypifolia* leaf extracts on three Lepidoptera species. Revista Colombiana de Entomologia 32(1) : 45-48.

Participations à des conférences & communications

RAHBE Y., DELOBEL B., CALATAYUD P.-A. & FEBVAY G., 1990. Phloem sap composition of lupine analyzed by aphid stylectomy: methodology, variations in major constituents and detection of minor solutes (**Communication orale**). In : D.C. Peters, J.A. Webster & C.S. Chlouber (eds), Proc. Int. Symp. Aphid-Plant Interactions: Populations to Molecules, Stillwater : Oklahoma Stillwater University : p 307.

CALATAYUD P.-A., TERTULIANO M. & LE RU B., 1992. Influence of phenolic compounds on the relationship between the cassava mealybug and its host

plants (**Poster**). In: S.B.J. Menken, J.H. Visser & P. Harrewijn (eds), Proc. 8th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Dordrecht: Kluwer Acad. Publ.: 255-257.

CALATAYUD P.-A. & LE RU B., 1994. Potential biochemical mechanisms accompanying cassava defence reaction to mealybug attack during the annual seasons in Congo (**Poster**). Proceedings of the Second International Scientific Meeting, Cassava Biotechnology Network. Bogor, Indonesia, 22-26 August 1994. II: 485-500.

LE RU B. & CALATAYUD P.-A., 1994. Interactions between cassava and arthropod pests (**Communication orale**). CTA/NARO/NRI Seminar "Integrating the management of pests, weeds and diseases of cassava in Africa". Kampala, Uganda, 27 June - 1 July 1994. 9 p.

CALATAYUD P.-A., BOHER B., NICOLE M. & GEIGER J.P., 1995. Interactions between cassava mealybug and cassava: cytochemical aspects of plant cell wall modifications (**Poster**). 9th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Gwatt, Switzerland.

CALATAYUD P.-A., NARDON C. & RAHBÉ Y., 1995. A new technique to immobilize an aphid or a mealybug on plants using a high-frequency microcautery unit (**Poster**). 9th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Gwatt, Switzerland.

CALATAYUD P.-A., ROULAND C. & LE RU B., 1995. Influence de la linamarine dans la relation manioc-cochenille (**Communication orale & poster**). Colloque International : Les substances Naturelles Sécrotées Chez les Végétaux : Rôles écologique, physiologique et appliqué. Paris, France, 10-13 Janvier 1995. 11 p.

TERTULIANO M., CALATAYUD P.-A. & LE RU B., 1995. Variations saisonnières des substances secondaires de la sève phloémienne du manioc en relation avec sa résistance à la cochenille farineuse *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae). Influence du génotype et des façons culturales (**Communication orale**). Integrating biological control and host plant resistance, Proceedings of CTA/IAR/IIBC seminar, Addis Abeba, Ethiopia.

CALATAYUD P.-A., DELOBEL B., GUILLAUD J. & RAHBE Y., 1998. A new phenolic compound detected in the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Poster). 10th International Symposium on Insect-Plant Relationships, Oxford, UK..

CALATAYUD P.-A., DUCHON S. & LAMAZE T., 1998. Estimation of carbon and nitrogen modification during water deficiency in leaves of cassava *Manihot esculenta* Crantz (Communication orale). IVth International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network. Brasilia, Brazil, 3-7 November 1998.

POLANIA M.A., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C., 1998. Estudio del comportamiento alimenticio de *Phenacoccus herreni* (Homoptera: Pseudococcidae) (**Communication orale**). XXV Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia-SOCOLEN. Julio 16-18, 1998. Cali, Colombia.

SELIGMANN C.D.T., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C., 1998. Comportamiento alimenticio del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus herreni* parasitado por tres especies de parasitoides (**Poster**). II Seminario Taller International "Aportes del control biologico en agricultura sostenible" y I Congreso Latinoamericano de la seccion regional neotropical de la organizacion internacional de lucha biologica, Lima, Perú.

CUERVO M., CALATAYUD P.-A., MUNERA D.F., BELLOTTI A.C. & CALVERT L.A., 2001. Molecular identification of cassava mealybugs *Phenacoccus* sp. (Homoptera : Pseudococcidae) (**Poster**). Cassava Biotechnology Network Meeting on November 4-9, St Louis, Missouri, USA.

CORTES M.L., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C., 2002. Desarrollo de una dieta artificial holidica por *Cyrtomenus bergi* Froeschner (Hemiptera : Cydnidae) (**Poster**). XXIX Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia, SOCOLEN, July 17-19, Monteria, Colombia.

CALATAYUD P.-A. & LE RU B., 2003. Interactions tritrophiques manioc-cochenilles-auxiliaires. (**Communication orale**) Première réunion du Réseau Interactions Arthropodes-Plantes, 30-31 Janvier 2003, Versailles (INRA), France.

CAICEDO A.M., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C., 2004. Potencial de biocontrol de seis especies de nematodos entomopatogenos sobre *Cyrtomenus bergi* en laboratorio (**Poster**). XXXI Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia, SOCOLEN, July 28-30, Bogota, Colombia.

CAICEDO A.M., TRUJILLO H., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C., 2004. Susceptibilidad del adulto de *Cyrtomenus bergi* a tres especies de nematodos entomopatogenos en invernadero (**Poster**). XXXI Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia, SOCOLEN, July 28-30, Bogota, Colombia.

CAICEDO A.M., CALATAYUD P.-A., BELLOTTI A.C. & STOCK S.P., 2004. Una nueva especie de nematodo asociado al chinche subterráneo de la viruela *Cyrtomenus bergi* Froeschner (Hemiptera : Cydnidae) en Colombia (**Poster**). XXXI Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia, SOCOLEN, July 28-30, Bogota, Colombia.

CAICEDO A.M., TRUJILLO H., QUINTERO M.P., CALATAYUD P.-A. & BELLOTTI A.C. 2004. Reconocimiento de nematodos entomopatogenos asociados a *Cyrtomenus bergi* en tres localidades de Colombia (**Poster**). XXXI Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia, SOCOLEN, July 28-30, Bogota, Colombia.

VALENCIA A., FREROT B., GUENEGO H., MUNERA D.F. & CALATAYUD P.-A., 2004. Toxicidad de extractos de hoja de *Jatropha gossypifolia* en tres especies de Lepidoptera (**Communication orale**). XXXI Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomologia, SOCOLEN, July 28-30, Bogota, Colombia.

CALATAYUD P.-A., DELOBEL A., DUPAS S., FAURE N., GIFFARD I., KERGOAT G., LE RU B., MOYAL P. SEZONLIN M. & SILVAIN J.-F., 2005. Interactions durables au sein des systèmes plante-insecte phytophage-

antagoniste (**Communication orale**). Journée du Réseau Interactions Durables, 18-19 Janvier 2005, Lyon, France.

CALATAYUD P.-A., TAUBAN D., MARION-POLL F., CHIMTAWI M., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FRÉROT B., 2005. Sexual dimorphism of antennal and tarsal chemoreceptors and chemosensory equipment of the ovipositor in the African corn borer, *Busseola fusca* (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

DUPAS S., GITAU C., LE RU B., SILVAIN J.F., CALATAYUD P.-A. & FAURE N., 2005. The use of PCR-RFLP and multiplex PCR on Polydnavirus markers for a faster identification of *Cotesia sesamiae* (Hymenoptera: Braconiodae) and *C. flavipes* (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

FÉLIX A. E., FRÉROT B., SILVAIN J.-F., CALATAYUD P.-A., LE RU B., GENESTIER G., GUENEGO H., ENE S., FAURE N. & GIFFARD I., 2005. Specific mate recognition system of an African stem borer: *Busseola fusca* (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

JUMA G., NJAGI P.G.N., LE RU B., FRÉROT B., SILVAIN J.F., MAGOMA G. & CALATAYUD P.-A., 2005. Do laboratory-reared insects behave similarly with wild ones: an example with *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) ? (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

LE RU B.P., ONG'AMO G.O., MOYAL P., MUCHUNGU E., NGALA L., MUSYOKA B., ABDULLAH Z., MATAMA-KAUMA T., LADA V.Y., PALLANGYO K., SIDUMO A., OMWEGA C., SCHULTHESS F., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.F., 2005. Major ecological characteristics of East African noctuid stem borers (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

LE RU B.P., ONG'AMO G.O., MOYAL P., NGALA L., MUSYOKA B., ABDULLAH Z., CUGALA D., DEFABACHEW B., HAILE T.A., MATAMA-KAUMA T., LADA V.Y., NEGASSI B., PALLANGYO K., RAVOLOLONANDRIANINA, J., SIDUMO A., OMWEGA C., SCHULTHESS F., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2005. Diversity of lepidopteran stem borers in eastern Africa revisited (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

OBONYO M., CALATAYUD P.-A., LOMO P. & SCHULTHESS F., 2005. Performance of *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae) on stem borers of cereals and wild crops (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

ONG'AMO G.O., LE RU B. P. , DUPAS S., MOYAL P., CALATAYUD P.-A. & SILVAIN J.-F., 2005. The role of non-crop hosts on population dynamics of lepidopteran stemborer pests along altitudinal gradient in Kenya (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

OTIENO N. A., LE RU B. P., NGALA L., ONG'AMO G.O., DUPAS S., CALATAYUD P.-A., MAKOBE M., OCHORA J. & SILVAIN J.-F., 2005. Diversity and abundance of wild host plants (Poaceae, Cyperaceae, Typhaceae) of Lepidopteran stem borers in Kakamega forest and Muhaka forest in Kenya (**Communication orale**). International Conference on Lepidopteran Cob and stem Borers in Africa (ICLCBA) 24-28 Octobre 2005, ICIPE, Nairobi, Kenya.

FELIX A.-E., CALATAYUD P.-A., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FREROT B., 2007. Reproductive isolation among African stem borers (Lepidoptera: Noctuidae) (Poster). 11th Congress of the European Society for Evolutionary Biology, 20-25 August 2007, Uppsala, Sweden.

JUMA G., CHIMTAWI M., AHUYA P.O., NJAGI P.G.N., LE RU B., MAGOMA G., SILVAIN J.-F. & CALATAYUD P.-A., 2007. Distribution of chemo- and mechanoreceptors on the antennae and maxillae of *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae (**Poster**). 13th International Symposium on Insect-Plant Interactions, 29th July - 2nd August 2007, Uppsala, Sweden.

ONG'AMO G.O., LE RU B.P., MOYAL P., CALATAYUD P.-A., OGOL C.K.P.O., KOKWARO E.D. & SILVAIN J.-F., 2007. Host-plant diversity of *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae): *cytochrome b* gene sequence reveals genetic differentiation in host utilization (**Poster**). 13th International Symposium on Insect-Plant Interactions, 29th July - 2nd August 2007, Uppsala, Sweden.

VOISE J., JIANG N., LE RU B., MOYAL P., ONG'AMO G., LE GALL P., CALATAYUD P.-A., NGALA L., MUSYOKA B., CONLONG D., CUGALA D., DEFABACHEW B., KAUMA-MATAMA T., PALLANGYO B., VAN DEN BERG J., SCHULTHESS F. & SILVAIN J.-F., 2007. Using GIS as a tool for determine ecological preferences and predict the distribution of wild Noctuid stem borer genera in Africa (**Communication orale**). International Research Conference on Biodiversity and the Sustainable Management of Natural Resources. July 2007, Kigali, Rwanda.

CALATAYUD P.-A., JUMA G., NJAGI P.N.G., LE RU B., SILVAIN J.-F. & FREROT B., 2008. Differences in host plant recognition between wild and laboratory-reared *Busseola fusca* (Fuller) (**Communication orale**). Semio-08, Semiochemicals in insect pest and disease vector management - the African perspective, 11-15 February 2008, Arusha, Tanzania.

JUMA G., NJAGI P.N.G., LE RU B., SILVAIN J.-F. & CALATAYUD P.-A., 2008. Antennal gustatory sensilla of *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae potentially involved in host plant evaluation (**Communication orale**). Semio-08, Semiochemicals in insect pest and disease vector management - the African perspective, 11-15 February 2008, Arusha, Tanzania.

OBONYO M., SCHULTHESS F., LE RU B., SILVAIN J.-F. & CALATAYUD P.-A., 2008. Discrepancy between host location from a distance and host suitability to *Cotesia flavipes* (Hymenoptera: Braconidae) (**Communication orale**). Semio-08, Semiochemicals in insect pest and disease vector management - the African perspective, 11-15 February 2008, Arusha, Tanzania.

CALATAYUD P.-A., 2010. Ecologie et lutte contre les insectes foreurs de Graminées en Afrique de l'Est (**Communication orale**). Séminaire « Ecologie Chimique », AgroParisTech, 11 Février 2010.

CALATAYUD P.-A., FRÉROT B., LE RU B., JUMA G. & SILVAIN J.-F., 2010. Mécanismes de reconnaissance de la plante hôte par les femelles de *Busseola fusca* (**Communication orale**). Legsériales, 16 Février 2010.

CALATAYUD P.-A. & LE RU B., 2010. Interactions manioc-cochenilles farineuses (**Communication orale**). Séminaire Formation Doctorale de l'Université de Picardie, module « Plantes - Insectes - Pathogènes », Amiens, 04 Mai 2010.

CALATAYUD P.-A. & FREROT B. 2010. Influencia de las señales químicas en las relaciones plantas – insectos (**Communication orale**). Séminaire d'un Workshop international sur les forêts de l'Amazonie occidentale : mécanismes biologiques de la mise en place de la biodiversité et utilisations innovantes de la diversité moléculaire et génétique, Iquitos (Pérou), 24, 25 et 26 novembre 2010.

CALATAYUD P.-A., 2010. Mécanismes de recherche et d'acceptation de la plante hôte par les Lépidoptères foreurs de Graminées (**Communication orale**). Séminaire de master « Biologie Intégrée et Physiologie », Unité de valeur « Relations Insectes Plantes Xénobiotiques », Université Pierre et Marie Curie, Paris, 10 décembre 2010.

CALATAYUD P.-A., 2011. Interactions chimiques chez les noctuelles foreuses de Graminées en Afrique de l'Est (**Communication orale**). Séminaire « Ecologie Chimique », AgroParisTech, 24 Février 2011.

CALATAYUD P.-A., 2011. L'électropénétrographie ou comment suivre électriquement le comportement alimentaire des insectes ? (**Communication orale**). Séminaire du Legs (CNRS, Gif-sur-Yvette), 29 Avril 2011.