

# Impact des changements climatiques sur le synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels : conséquences sur la lutte biologique en milieu agricole au Québec

Jacques Brodeur  
Guy Boivin,  
Gaétan Bourgeois  
Conrad Cloutier  
Josée Doyon  
Patrick Grenier  
Annie-Ève Gagnon

Octobre 2013

*Les résultats et opinions présentés dans cette publication sont entièrement la responsabilité des auteurs et n'engagent pas Ouranos ni ses membres.*



## Table des matières

<b>1. Introduction</b> .....	<b>5</b>
<b>2. Contexte / objectifs</b> .....	<b>8</b>
<b>3. Cadre théorique / compte-rendu de la revue de la littérature</b> .....	<b>13</b>
3.1 La température et les insectes .....	13
3.2 Les changements climatiques et les insectes.....	16
3.2.1 <i>Espèces envahissantes</i> .....	17
3.2.2 <i>Aires de répartition</i> .....	17
3.2.3 <i>Écologie saisonnière</i> .....	18
3.3 Les changements climatiques et la lutte biologique.....	20
3.3.1 <i>Le fonctionnement des communautés</i> .....	20
3.3.2 <i>La température et la capacité des ennemis naturels à réguler les populations de ravageurs</i> .....	22
3.3.3 <i>Le synchronisme entre le ravageur et ses ennemis naturels</i> .....	26
<b>4. Méthodologie / données et résultats</b> .....	<b>30</b>
4.1 Le Modèle Biologique.....	30
4.2 Les réponses thermiques et comportementales de la plante et des insectes aux extrêmes thermiques (Objectif 1) .....	32
4.2.1 <i>Performance de la pomme de terre à différentes températures</i> .....	32
4.2.2 <i>Paramètres thermiques de développement du puceron et de ses ennemis naturels</i> .....	35
4.2.3 <i>Influence de la température sur la reproduction du puceron et du parasitoïde</i> .....	37
4.2.4 <i>Influence de la température sur le comportement de sélection de l'hôte chez <i>A. ervi</i></i> .....	42
4.2.5 <i>Influence de la température sur l'allocation des sexes chez <i>Trichogramma euproctidis</i></i> .....	47
4.2.6 <i>Impact de la température sur le temps de manipulation d'un prédateur aphidiphage</i> .....	50
4.3 Le développement d'un Indice de Risque d'Altération (Objectif 2).....	53
4.3.1 <i>Estimation des températures cardinales et du taux maximal de développement</i> ....	54
4.3.2 <i>Développement de l'Indice de Risque d'Altération spécifique (<math>IRA_s</math>)</i> .....	61

4.4 Adapter au modèle biologique quelques scénarios de changements climatiques sur le territoire québécois (Objectif 3) .....	66
4.5 Base de données numérisée sur les réponses thermiques d'insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels .....	68
<b>5. Analyse et discussion .....</b>	<b>74</b>
<b>6. Conclusion et recommandations.....</b>	<b>84</b>
<b>Références .....</b>	<b>90</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>99</b>

## 1. Introduction

Il ne fait plus aucun doute que notre planète se réchauffe très rapidement et que les activités humaines y contribuent énormément. Les changements climatiques s'imposent telle une réalité à laquelle nos sociétés devront s'adapter. De nombreux secteurs d'activités doivent désormais anticiper divers scénarios du futur climatique de nos environnements et développer des stratégies non seulement pour freiner le phénomène, mais aussi pour faire face aux conséquences anticipées. Nul doute que le secteur de la production alimentaire subira des modifications profondes, notamment dans les zones tempérées.

Les insectes, qu'ils soient bénéfiques ou nuisibles, jouent un rôle prédominant dans nos environnements agricoles en tant qu'ingénieur du sol, décomposeur de la matière organique, pollinisateur, ravageur ou agent de lutte biologique. Les insectes sont des organismes ectothermes<sup>1</sup> et les facteurs climatiques, dont en premier lieu la température, déterminent tant leur répartition que le développement de leurs populations. Ainsi, l'impact des changements climatiques sur les insectes aura inéluctablement des conséquences sur la productivité agricole et la sécurité alimentaire.

Cette dernière décennie, de nombreuses études nationales et internationales ont documenté, selon divers scénarios climatiques, les conséquences anticipées du réchauffement climatique sur les insectes d'importance agricole. Alors que certaines régions deviendront plus favorables à la croissance de telle ou telle culture, elles seront de même envahies par de nouvelles espèces de ravageurs. De plus, il a été démontré, entre autre au Québec (Gagnon et al. 2012), que certains insectes ravageurs déjà présents pourraient exercer une pression accrue sur les cultures. Cette problématique est fort complexe et l'état actuel des connaissances empiriques et des modèles prévisionnels nous permet seulement de conclure que la réponse des insectes variera selon les contextes spécifiques. Un grand nombre de facteurs sont impliqués, lesquels interagissent entre eux. Dans ce contexte, l'identification de patrons généraux demeure laborieuse. Elle demeure toutefois essentielle pour comprendre, prévoir et se prémunir face au phénomène en devenir.

---

<sup>1</sup> Les ectothermes sont des organismes dont la température corporelle est la même que celle du milieu extérieur.

Au Québec, une récente étude a examiné la réponse anticipée de quelques ravageurs d'importance dans un contexte de réchauffement climatique et suggéré certaines mesures d'adaptation pour la gestion intégrée de leurs populations (Gagnon et al. 2012). Le présent projet se distingue par l'intégration de différentes composantes de la chaîne trophique agricole, soit la culture, les insectes ravageurs et leurs ennemis naturels, ainsi que les interactions souvent complexes qui les unissent. Les changements climatiques auront des impacts directs ou indirects sur chacune des composantes et la somme des impacts déterminera la productivité et la stabilité des écosystèmes agricoles. Nous nous sommes en particulier intéressés aux conséquences des changements climatiques sur la lutte biologique. La lutte biologique se présente comme une alternative efficace, durable et économique à l'utilisation des pesticides de synthèse pour contrer les populations d'organismes nuisibles aux cultures. Dans quelle mesure le réchauffement climatique aura-t-il à moyen et long terme des conséquences néfastes ou bénéfiques sur la lutte biologique? Telle est la question qui a motivé le travail de notre équipe de recherche.

Ce rapport final résume dans un premier temps la problématique des changements climatiques dans le contexte de la production agricole et les objectifs spécifiques de notre étude. Nous avons concentré nos efforts uniquement sur les effets du réchauffement climatique, sans aborder les autres paramètres du climat. Nous présentons tout d'abord une courte revue de la littérature identifiant les effets de la température sur les insectes, les communautés et la lutte biologique. Le travail expérimental réalisé en laboratoire se décline ensuite en deux principales composantes. D'abord une quantification précise des réponses thermiques de chacune des composantes de notre modèle biologique (pomme de terre - puceron de la pomme de terre – coccinelle prédatrice – parasitoïde). Ensuite, un ensemble de trois études sur les effets de la température sur divers comportements de prédateurs et de parasitoïdes dans un contexte de lutte biologique. Le rapport se poursuit avec la présentation d'une approche originale en modélisation décrivant un indice du risque d'altération (IRA) qui permet de quantifier la probabilité que le synchronisme entre un ravageur et un ennemi naturel soit altéré dans des conditions de réchauffement climatique. Finalement, dans la section décrivant les livrables issus de notre projet, nous décrivons une base de données sur les réponses thermiques des ravageurs et de leurs ennemis naturels, tout en présentant des exemples d'analyses issues de l'exploitation de ces données.

Le texte du rapport se veut succinct. Les aspects méthodologiques, les résultats et les éléments de discussion ont été réduits à leur minimum. Toutes les études expérimentales et de modélisation ont été publiées ou le seront dans les mois à venir. Les lecteurs intéressés par le détail de ces études pourront consulter les publications scientifiques. Ceux qui portent une attention plus particulière aux aspects appliqués du présent projet auront accès à des fiches synthèses distribuées par Agri-réseau.

Les coûts relatifs aux travaux ont été assumés par Ouranos grâce au Fonds vert dans le cadre de la mise en œuvre du Plan d'action 2006-2012 sur les changements climatiques du gouvernement du Québec. Le projet était sous la direction de Jacques Brodeur, Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal. Il a été réalisé avec la contribution de plusieurs collaborateurs principaux: Guy Boivin et Gaétan Bourgeois (Agriculture et Agroalimentaire Canada); Conrad Cloutier (Université Laval); Michèle Roy (Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec); Josée Doyon (Université de Montréal); et Patrick Grenier, Annie-Ève Gagnon, Diane Chaumont et Line Bourdages (OURANOS).

Nous remercions sincèrement Annabelle Firlej et Joffrey Moiroux, chercheurs post-doctoraux, pour leur contribution exceptionnelle au bon déroulement et au succès du projet. De même, Paul Abram, Sandra Flores et Arnaud Sentis, étudiants gradués, ont contribué à la réalisation de divers objectifs. Ce projet n'aurait pu s'accomplir sans l'aide technique et professionnelle de Mathieu Bélanger-Morin, Angélique Bojanowski, Alessandro Dieni, Julie Frenette, Cécile Gerardin, Alexandre Leblanc, Danielle Thibodeau et Josiane Vaillancourt. Nous sommes également reconnaissants envers les membres du Comité de suivi pour leur conseil et leur généreuse contribution. Finalement, un merci tout particulier à Anne Blondlot pour sa compétence, son intérêt envers notre projet et son support de tous les instants.

## 2. Contexte / objectifs

### *Changements climatiques et agriculture*

Les changements climatiques menacent le devenir de notre planète et transforment la structure et le fonctionnement de nos écosystèmes, qu'ils soient naturels ou aménagés. Le réchauffement climatique modifie entre autres l'abondance relative et l'aire de répartition des espèces indigènes et naturalisées, tout en offrant de nouvelles opportunités à l'établissement d'espèces exotiques sur de nouveaux territoires. Au Québec, d'une façon générale, on prévoit une progression des espèces végétales et animales du sud vers le nord, et en altitude, en réponse au réchauffement des températures (Berteaux 2009). Un nombre croissant d'études sur divers groupes taxonomiques confirme l'évolution de certaines niches écologiques vers de nouveaux territoires (Berteaux et al. 2010).

Les changements climatiques affecteront à divers degrés plusieurs activités humaines et secteurs économiques. Globalement, la communauté scientifique et la population perçoivent d'une manière très négative le réchauffement climatique et ses conséquences à moyen et long terme. Dans le secteur agricole, les changements climatiques s'inscrivent en parallèle à de nombreuses pressions anthropiques et auront certes des conséquences majeures sur la dynamique des écosystèmes agricoles et le rendement des cultures. Toutefois, les prévisions actuelles ne tendent pas vers un scénario catastrophe pour l'agriculture québécoise puisque la majorité des projections climatiques des prochaines décennies suggèrent que les conditions climatiques seront favorables à plusieurs cultures (Bootsma et al. 2005). Cela essentiellement parce que les changements climatiques anticipés se traduiront par une hausse des températures moyennes et donc une augmentation du nombre de degrés-jours favorables au développement des cultures. Cependant, ces mêmes conditions climatiques peuvent à l'inverse accroître les dommages engendrés par certains ravageurs des cultures, dont les insectes.

Pour le meilleur, mais parfois le pire, les insectes constituent une composante déterminante de l'agriculture. Ils contribuent à la pollinisation de nos cultures, décomposent la matière organique, aèrent les sols, mais peuvent également réduire les rendements en

provoquant des dommages aux semences, aux plantes et aux récoltes. Le climat représente l'un des éléments déterminants de l'activité des insectes, qui sont des organismes ectothermes. Le développement des populations d'insectes dépend directement d'un ensemble de variables climatiques. Par exemple, une récente étude menée au Québec révèle que, selon divers scénarios climatiques élaborés par OURANOS, la pression exercée par la pyrale du maïs augmentera au fil des décennies parce que les chenilles voraces de la race multivoltine seront actives plus tôt en saison, se développeront plus rapidement et compléteront donc un plus grand nombre de générations par saison estivale (Gagnon et al. 2012). L'ampleur de la vulnérabilité des cultures aux insectes ravageurs dépend à la fois de la nature des cultures (annuelle vs pérenne; céréalière vs maraîchère, etc.), de la nature et diversité des insectes ravageurs, de la réponse des ennemis naturels, de l'importance des changements des divers paramètres climatiques, ainsi que de la capacité des cultures (et des sélectionneurs) et des insectes à s'adapter aux nouvelles caractéristiques du climat et de l'environnement. De plus, selon les divers scénarios climatiques, les changements de température s'observeront non seulement au niveau des moyennes (journalière, saisonnière, annuelle), mais aussi de leurs valeurs extrêmes (IPCC 2007). Dans ce contexte, un des défis actuels de la science de l'écologie consiste à prédire les conséquences des changements climatiques sur les organismes vivants et, ultimement, de proposer des mesures d'atténuation des effets ou d'adaptation afin de préserver les activités humaines, dont l'agriculture.

### *Changements climatiques et lutte biologique*

Le contrôle des insectes nuisibles réside dans le concept de la lutte intégrée, une approche multidisciplinaire et écologique de gestion des populations de ravageurs qui repose sur l'utilisation concertée d'une variété de méthodes de contrôle, qu'elles soient chimiques, biologiques, culturales, transgéniques, physiques ou autres. Bien que chacune de ces méthodes sera, à divers degrés, affectée par les changements climatiques, la lutte biologique sera certes la plus atteinte puisqu'elle implique, sauf exception, des interactions entre des organismes vivants, lesquels sont directement sujets aux variations du climat.

La lutte biologique consiste en l'utilisation d'organismes vivants (insectes prédateurs et parasites, nématodes, agents microbiens) comme «guerriers naturels», pour le contrôle des organismes nuisibles. La lutte biologique s'intègre désormais dans les politiques de recherche



et de développement de plusieurs gouvernements et organismes internationaux (Cock et al. 2010) et soutient une industrie en pleine croissance. Au Québec, trois ministères (MAPAQ, MDDEP, MSSS) et l'Union des Producteurs Agricoles ont développé la 'Stratégie phytosanitaire québécoise en agriculture 2011-2021' qui vise à accroître l'adoption de la gestion intégrée des ennemis des cultures, incluant la lutte biologique.

Plusieurs stratégies peuvent être déployées en lutte biologique selon les problématiques et la nature (origine) des agents de lutte biologique. La lutte biologique classique repose sur l'introduction au pays d'agents de lutte exotiques pour le contrôle de ravageurs exotiques. La lutte biologique par augmentation consiste en l'introduction dans une culture d'ennemis naturels élevés en masse, souvent en bio-usines, qu'ils soient exotiques, naturalisés ou indigènes, pour le contrôle de ravageurs. La lutte biologique par augmentation peut être inoculative (lâcher de petites quantités d'agents de lutte afin qu'ils s'établissent progressivement, se reproduisent et se dispersent) ou inondative (lâcher de grandes quantités d'agents de lutte afin qu'ils aient un effet immédiat sur les populations du ravageur). La lutte biologique s'effectue également, et le plus souvent, par l'entremise des ennemis naturels déjà présents dans une culture. Dans ce contexte, les approches consistent à favoriser leur action en aménageant l'écosystème, par exemple en introduisant des plantes nectarifères ou en sauvant des sites d'hivernement. On parle alors de lutte biologique naturelle ou par aménagement de l'écosystème agricole. Chacune de ces approches, qu'elles soient déjà en place dans certaines cultures ou en devenir, peuvent être affectées par les changements climatiques. Dans le cadre de ce rapport, nous portons une attention particulière aux associations de ravageurs et d'ennemis naturels déjà établies et dont le synchronisme pourrait être modifié par un réchauffement du climat ou des événements climatiques extrêmes.

Le succès d'un agent de lutte biologique repose en grande partie sur (i) ses qualités intrinsèques, c'est-à-dire sa capacité à détecter et à exploiter un ravageur, (ii) des phénomènes écologiques de densité-dépendance, dont les réponses fonctionnelles et numériques d'un prédateur face à l'abondance de sa proie, et (iii) le synchronisme des activités entre les ravageurs et leurs ennemis naturels.

Le climat influence de manière dynamique les interactions entre les plantes, les insectes ravageurs et les ennemis naturels. La température s'avère un facteur abiotique déterminant de la dynamique entre les ravageurs et leurs ennemis naturels, lesquels possèdent chacun leurs propres limites et optimum thermique (Huffaker et al. 1999). Or, on connaît très peu l'impact des différences de régime thermique sur la relation entre les insectes bénéfiques et nuisibles. Les changements climatiques favoriseront-ils les « bons » ou les « mauvais »? Existe-il des patrons de réponses aux changements climatiques qui soient propres aux insectes des différents niveaux trophiques, groupes taxonomiques, ou groupes fonctionnels (herbivore, prédateur, parasitoïde)? La diversité et l'abondance des ennemis naturels seront-elles altérées? Le niveau de synchronisme entre les agents de lutte biologique et les ravageurs sera-t-il maintenu? Ces questions demeurent entières.

L'effet des changements climatiques sur les insectes est complexe et varie selon l'espèce ou le groupe fonctionnel (Andrew et Hughes 2004; Parmesan 2006). Dès lors, il est essentiel d'adopter une perspective écologique afin de comprendre et de prédire les conséquences des changements climatiques sur les interactions entre les cultures, les ravageurs et les ennemis naturels. Il importe également d'identifier les systèmes agricoles les plus susceptibles d'être affectés négativement par une hausse des températures. Cela afin de pouvoir développer, s'il y a lieu, des mesures d'adaptation visant à minimiser les impacts négatifs sur les cultures et l'environnement agricole.

### *Objectifs*

Dans ce projet, nous avons proposé un cadre d'étude, à la fois théorique et appliqué, permettant de comprendre l'impact des changements climatiques sur la lutte biologique aux ravageurs des cultures. Nos travaux ciblent principalement les conséquences d'un réchauffement climatique sur l'efficacité des agents de lutte biologique, notamment à travers les différences anticipées de développement, de comportement et de synchronisme entre les agents de lutte biologique, les ravageurs et la plante. Nous avons trois principaux objectifs.

(1) Obtenir pour un système modèle (pomme de terre/pucerons/ennemis naturels) les données expérimentales (quantifiées finement en laboratoire) sur le développement, la reproduction et les comportements de la plante et des insectes en réponse aux extrêmes

thermiques. Cet objectif a fait l'objet de six études spécifiques, lesquelles seront décrites plus en détail dans les sections suivantes de ce rapport : (i) Performance de la pomme de terre à différentes températures; (ii) Quantification des paramètres thermiques de développement des pucerons et de leurs ennemis naturels; (iii) Influence de la température sur la reproduction d'un puceron et de son parasitoïde; (iv) Influence de la température sur le comportement de sélection de l'hôte un parasitoïde du puceron; (v) Allocation des sexes chez les parasitoïdes en fonction de la température; et (vi) Impact de la température sur le temps de manipulation d'un prédateur aphidiphage.

(2) Développer un outil d'aide à la décision permettant d'identifier les ravageurs susceptibles d'être 'libérés' de la pression exercée par leurs ennemis naturels. Cet outil prend la forme d'un Indice du Risque d'Altération (IRA) permettant de prédire les associations ravageurs-ennemis naturels les plus susceptibles d'être affectées par les changements climatiques. À cet effet, nous avons proposé une approche originale pour mieux estimer les températures minimales et maximales de développement des insectes.

(3) Adapter aux parasitoïdes et prédateurs de pucerons quelques scénarios de changements climatiques sur le territoire du Québec. Des données climatiques quotidiennes de toutes les régions agricoles du Québec, sur deux périodes de 30 ans, soit le passé récent (1971-2000) et le futur proche (2041-2070) devaient être analysées afin d'établir l'impact des changements climatiques et de la variabilité spatio-temporelle sur l'IRA.

À la suite de contraintes méthodologiques (modélisation), cet objectif n'a pas à ce jour été atteint. La section 4 de ce rapport décrit plus en détails ce qui a été réalisé et ce qui devrait être complété.

### **3. Cadre théorique / compte-rendu de la revue de la littérature**

#### **3.1 La température et les insectes**

Les insectes sont des organismes ectothermes et ont, de ce fait, une très faible capacité à réguler leur température corporelle, de sorte que la température ambiante détermine l'ensemble des activités biologiques d'un insecte. Une faible variation de température peut modifier l'activité métabolique des organismes (Brown et al. 2004), ce qui se traduit par des changements importants de leur développement, survie, reproduction et comportement (Porter et al. 1991; Bale 2002; Angilletta et al. 2004; Parmesan 2006). Un changement de température ambiante entraîne chez l'insecte une augmentation ou une diminution proportionnelle de tous les processus métaboliques (Cossins & Bowler 1987). Cet effet de la température peut être décrit par des fonctions spécifiques associées à la survie, au développement et à la reproduction des individus, lesquelles fonctions peuvent également être utilisées afin de prédire le développement des populations et les interactions entre espèces au sein d'une communauté. La littérature regorge d'information sur les effets de la température sur le développement et la reproduction des insectes, et ce, chez un très grand nombre d'espèces; en partie parce que ces connaissances sont importantes pour prédire le moment et l'ampleur des infestations d'insectes ravageurs des cultures ou vecteurs de maladies chez l'humain.

Le taux de développement d'un insecte, exprimé comme étant la fonction réciproque du temps requis pour passer d'un stade de développement à un autre, est presque nul à la température limite inférieure, augmente avec le réchauffement, plafonne à un optimum thermique, puis diminue rapidement jusqu'à l'atteinte de la température limite supérieure permettant le développement. Cette relation est curvi-linéaire près des extrêmes thermiques, mais généralement linéaire aux températures modérées (Wagner et al. 1984). Plusieurs modèles décrivent les effets de la température sur le développement des arthropodes (ex. Logan et al. 1976; Sharpe & DeMichele 1977; Schoolfield et al. 1981; Taylor 1981; Hilbert & Logan 1983; Lamb 1992; Lactin et al. 1995; Brière et al. 1999). Ils se distinguent quant à la

nature et au nombre de paramètres (fonctions) requis, et selon les prémisses de base quant aux effets de la température aux limites inférieures et supérieures (Roy et al. 2002).

La réponse non-linéaire des organismes aux variables climatiques, particulièrement aux extrêmes thermiques, cause problème pour le développement des modèles et leur validation expérimentale. Il s'avère impossible de déterminer les valeurs exactes des températures limites inférieure et supérieure de développement d'un insecte, voire difficile de les estimer avec grande rigueur. Au laboratoire ce travail est très fastidieux, particulièrement à très basse température puisque les taux de développement sont extrêmement lents et que la proportion des individus qui meurent avant de compléter leur développement est grande, ce qui augmente d'autant l'erreur expérimentale. De plus, les processus qui entraînent un stress thermique ou la mort à température élevée peuvent être fort différents de ceux qui ralentissent le développement et entraînent des perturbations causées par le froid à basse température (Roy et al. 2002). Une estimation adéquate de ces paramètres est toutefois essentielle pour bonifier les modèles actuels et l'interprétation des prédictions dans le cadre de travaux sur l'écologie saisonnière des insectes, la dynamique de leurs populations ou la lutte aux espèces nuisibles.

Les caractéristiques thermiques des insectes varient selon les espèces, les stades de développement, les populations et en fonction de certains autres paramètres écologiques, dont le type et la disponibilité des ressources alimentaires. Une récente analyse de la littérature par Berg et al. (2010) a révélé un certain nombre de patrons assez généraux sur la réponse thermique des arthropodes. Par exemple, pour une même zone climatique, les espèces qui exploitent des habitats où la température est relativement constante (ex. le sol) répondent moins aux changements de température que les espèces qui vivent là où les régimes de température se caractérisent par de plus fréquentes et importantes amplitudes. La position trophique des organismes peut également influencer leur sensibilité aux paramètres climatiques (Voigt et al. 2003). Ainsi, la vulnérabilité au réchauffement des températures augmente généralement avec la position trophique des organismes: pour un même système trophique, les herbivores sont plus susceptibles aux températures chaudes que les plantes, et les prédateurs sont ceux dont le développement et les comportements sont les plus affectés (Berggren et al. 2009; Berg et al. 2010).

Selon le quatrième rapport de l'IPCC (2007), l'augmentation des températures causée par les changements climatiques sera caractérisée par des fluctuations importantes des températures et par une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques extrêmes, dont des vagues de chaleur intense. À ce jour, la grande majorité des modèles et des études expérimentales sur les réponses thermiques des insectes concernent les effets d'une augmentation moyenne de la température, négligeant d'autant l'effet des températures extrêmes sur l'entomofaune et les écosystèmes (Smith 2011). Les températures extrêmes (>30°C chez les espèces des climats tempérés) ont des effets néfastes sur la biologie des insectes, réduisant le taux d'accroissement de leurs populations (Yocum et al. 1991; Davies et al. 2006; Mironidis et Savopoulou-Soultani 2008). Davis et al. (2006) ont ainsi observé que de faibles fluctuations de température augmentent l'aptitude phénotypique du puceron vert du pêcher (*Myzus persicae*), mais les fluctuations qui avoisinent la limite maximale de température de développement du puceron entraînent un déclin des populations. Au niveau physiologique, les pucerons sont capables de supporter des températures très élevées dans la mesure où l'exposition n'est pas prolongée et qu'elle est suivie d'une période de température clémente. Les effets négatifs des pics de températures extrêmes sont causés par la dénaturation de certaines protéines, l'inactivation d'enzymes et des dérèglements du fonctionnement des membranes plasmiques (Davies et al. 2006). L'effet des températures extrêmes sur les insectes demeurent mal connu (Bannerman et al. 2011; Gillespie et al. 2012; Sentis et al. 2013a).

La température a aussi un effet majeur sur le comportement des insectes, bien que nos connaissances à ce sujet soient plutôt limitées. Les activités comportementales des organismes ectothermes dépendent largement de leur métabolisme, et donc de la température. Une élévation de température se caractérise par une augmentation de la quête alimentaire des insectes, qu'ils soient détritivores, herbivores, prédateurs ou parasites. Par exemple, chez les parasitoïdes, la vitesse de marche et le taux de parasitisme augmentent avec la température (Bourchier and Smith 1996). De même, chez certaines punaises prédatrices et coccinelles, la consommation de proies augmente avec le réchauffement (Cocuzza et al. 1997; Sentis et al. 2012) jusqu'à l'atteinte d'un optimal thermique. Néanmoins, une diminution de l'activité comportementale s'observe lorsque les températures tendent vers les limites thermiques inférieures et supérieures, tel que démontré par Englund et al. (2011) et Sentis et al. (2013b).

### 3.2 Les changements climatiques et les insectes

Les changements climatiques, engendrés par l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, se manifestent par des modifications de la température, de l'humidité, des précipitations, des nuages - et par conséquent de l'ensoleillement - en plus de changer la fréquence et de l'intensité de certains événements météorologiques extrêmes (ex. sécheresse, ouragan, etc.).

Selon les plus récentes projections internationales de l'IPCC (2007) et régionales de OURANOS (2010) en se limitant ici aux principaux éléments qui peuvent avoir un effet significatif sur le secteur agricole et les insectes de nos régions, il est prévu:

- (i) Un réchauffement de 0.2-0.4 °C par décennie pour les vingt prochaines années;
- (ii) Un réchauffement continu pour les siècles à venir même si les émissions de gaz à effets de serre se stabilisent ;
- (iii) Un réchauffement plus grand et une augmentation des précipitations aux latitudes les plus nordiques;
- (iv) Une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques extrêmes;
- (v) Une augmentation du rendement de plusieurs cultures dans les régions tempérées, cela dans le contexte d'une augmentation modérée de température de 1 à 3 °C;
- (vi) Des épidémies d'insectes plus fréquentes;
- (vii) Des dommages plus sévères aux cultures et aux sols (érosion) causés par des précipitations plus abondantes;
- (viii) Une augmentation de l'intensité des tempêtes causant des dommages aux cultures.

Malgré certaines lacunes au niveau des connaissances et quelques résultats contradictoires, un portrait de plus en plus complet se dessine quant aux conséquences potentielles des changements climatiques sur les insectes. La plupart des études portent sur la phénologie, la physiologie et la répartition géographique des insectes (Bale et al. 2002;

Stireman et al. 2005; Hance et al. 2007; Walther 2010). Nous résumons ci-dessous l'état actuel des connaissances en focalisant sur les effets du réchauffement climatique dans le contexte spécifique du Québec et de son secteur agricole. Nous aborderons successivement les questions chez les insectes des espèces envahissantes, des aires de répartition et de l'écologie saisonnière.

### **3.2.1 Espèces envahissantes**

Tout comme l'ensemble de la planète, le territoire québécois est vulnérable à la colonisation d'espèces exotiques et potentiellement invasives. Quoique naturel, ce processus écologique s'est accéléré depuis plusieurs décennies et s'amplifie avec le réchauffement climatique. Nos cultures deviennent plus vulnérables aux invasions d'insectes exotiques puisque le climat devient plus propice à l'établissement de nouvelles espèces, les systèmes météorologiques sont de plus en plus perturbés, favorisant la dispersion par le vent des organismes, et le commerce international ne cesse d'augmenter (Ziska et al. 2010). Au Québec, ce schéma d'invasions biologiques vaut également pour les plantes (Bertaux et al. 2010), qu'elles soient bénéfiques ou mauvaises herbes. Libérés de leurs ennemis naturels ou de leurs compétiteurs lorsqu'ils colonisent un nouveau territoire, certains organismes exotiques deviennent envahissants et nuisibles.

### **3.2.2 Aires de répartition**

Le récent épisode de réchauffement climatique est de mieux en mieux documenté quant à ses conséquences sur la répartition des espèces végétales et animales (Parmesan et al. 1999; Hickling et al. 2006). Globalement, la planète s'est réchauffée de 0,75 °C lors du XX<sup>e</sup> siècle (IPCC 2007) et cela a entraîné un mouvement latitudinal vers les pôles de l'aire de reproduction d'un grand nombre d'insectes, et ce, à un rythme de six kilomètres en moyenne par décennie, selon les estimations de Parmesan et Yobe (2003). Il ne fait aucun doute que la plupart des espèces d'insectes de par leur grande mobilité peuvent répondre rapidement à l'expansion d'un territoire qui leur devient favorable, dans la mesure où ils ne rencontrent pas de barrières écologiques ou physiques. Une récente analyse décrit très bien ce phénomène pour les papillons du Canada (Leroux et al. 2013). L'évolution des aires de répartition des organismes ectothermes repose grandement sur leur sensibilité thermique, ce qui implique



que certaines espèces des climats tempérés vont suivre un chemin différent et se déplacer vers des régions plus froides afin de fuir les hausses de température. C'est ce qui a été observé au Brésil, dans l'hémisphère sud, chez une espèce de bourdon (*Bombus bellicosus*) dont les populations ont disparu dans la partie la plus nordique de son aire antérieure de répartition (Martins & Melo 2010).

Le secteur agricole au Québec devra s'adapter progressivement aux changements climatiques. Les producteurs cultiveront de nouvelles espèces de plantes et utiliseront des variétés qui seront mieux adaptées aux conditions climatiques et économiques qui vont prévaloir dans le futur. Ces changements vont engendrer une nouvelle dynamique chez insectes, bénéfiques et nuisibles, pour les plantes horticoles et ornementales. Il est difficile de prédire quelles espèces d'insectes auront la capacité de répondre rapidement, grâce à leur plasticité phénotypique, aux changements climatiques. L'aire répartition de certaines espèces d'insectes demeurera cependant inchangée, du moins pour de longues périodes, parce que (i) certaines exigences photopériodiques (latitudinales) régulent leur cycle saisonnier, (ii) leur capacité de dispersion est très faible, par exemple chez les insectes du sol, (iii) leur habitat est très spécifique et recèle des ressources essentielles, non disponibles ailleurs, et (iv) leur niveau physiologique de tolérance aux événements extrêmes du climat pouvant caractériser une nouvelle aire de colonisation est faible (Cock et al. 2011).

### **3.2.3 Écologie saisonnière**

La présente section concerne les conséquences du réchauffement climatique sur les cycles de vie saisonniers des insectes, un aspect qui est de mieux en mieux documenté et qui a été abordé par Gagnon et al. (2012) pour les conditions qui prévalent au Québec. L'importante question du synchronisme saisonnier entre la plante, les herbivores et les ennemis naturels sera abordée à la section 3.3.

Au niveau des zones tempérées, le réchauffement climatique entraîne entre autres des saisons de croissance plus longues et des hivers moins rigoureux et plus courts. Pour plusieurs espèces d'insectes, cela peut se traduire par un début plus hâtif des activités au printemps, un plus grand nombre de générations par saison et une meilleure survie hivernale

(Bale et al. 2002; Root et al. 2003; Gagnon et al. 2012). Quelques patrons génériques ont été identifiés et se résument comme suit.

(i) Les espèces qui sont sensibles au gel, particulièrement à la limite de leur aire de répartition, vont bénéficier d'une meilleure survie hivernale et cela pourrait se traduire par une augmentation plus rapide de leurs populations au printemps suivant. D'autres cas de figure peuvent aussi se produire. Par exemple, un hiver plus clément peut se caractériser par des précipitations de neige moins abondantes ou une fonte plus rapide du couvert de neige, exposant ainsi au froid intense les espèces qui hivernent au sol ou dans la litière et qui sont actuellement protégées par un épais couvert de neige. Par exemple, au Québec, chez *Aphelinus certus*, un parasitoïde du puceron du soya, la survie hivernale est moindre pour les individus qui hivernent au sol lorsque le couvert de neige est réduit (V. Gariépy, données non-publiées). De même, les populations de la tipule européenne (*Tipula paludosa*), un diptère dont la larve exploite les graminées à gazon, sont parfois plus abondantes dans la région de Québec, où le couvert de neige est abondant et persistant, que dans la région de Montréal où les populations en diapause sont décimées par le gel lorsque le sol est à nu (L. Simard, données non-publiées).

(ii) Le nombre de générations chez certaines espèces multivoltines pourra augmenter dans un contexte de réchauffement climatique et d'allongement de la saison de croissance en zones tempérées (Tobin et al. 2008; Bale et al. 2002). Chez les insectes ravageurs, cette condition peut entraîner une pression accrue des ravageurs et conséquemment plus de dommages aux cultures. Ce scénario a entre autre été modélisé pour la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) en Europe (Trnka et al. 2007) et au Québec (Gagnon et al. 2012). De même, la punaise velue (*Blissus leucopterus hirtus*), un ravageur commun des graminées à gazon en Amérique du Nord, produit trois générations par année dans le sud-est des États-Unis et une seule au Québec. Toutefois, nous avons observé le développement d'une seconde génération partielle dans la région de Montréal (Majeau et al. 2000) et il est probable que le réchauffement climatique favorisera dans un avenir plus ou moins rapproché l'établissement de populations bivoltines de la punaise velue, avec les conséquences négatives que cela entraînera pour la protection des pelouses. Un phénomène similaire a été observé au Québec chez le charançon de la carotte où une deuxième génération, absente il y a 30 ans, est maintenant importante (Boivin 1999).

(iii) La dynamique saisonnière des espèces caractérisées par de longs cycles de vie, soit les espèces univoltines et celles dont le développement se prolonge sur plus d'une année, en particulier lorsque les activités saisonnières sont modulées par la photopériode, devrait être peu affectée par les changements climatiques. Lorsque les facteurs qui régulent les activités saisonnières des insectes, tel la diapause, sont multiples (température, photopériode, humidité, effet maternel et autres) et interagissent entre eux, l'impact des changements climatiques devrait être moindre à court et moyen terme.

### **3.3 Les changements climatiques et la lutte biologique**

Nous abordons maintenant la question de l'impact des changements climatiques sur le rôle des ennemis naturels en lutte biologique. Une première section introduit la notion de la structure complexe des écosystèmes, naturels ou anthropisés. Ensuite, les effets de la température sur la capacité des ennemis naturels à réguler les populations d'insectes ravageurs sont abordés et finalement, une dernière section aborde l'un des éléments centraux de notre étude, soit le devenir du synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels dans une situation de changements climatiques. Bien que dans un contexte de changements climatiques, plusieurs facteurs (température, concentration de gaz atmosphériques, précipitations, rayonnement solaire) peuvent affecter le développement et le potentiel en lutte biologique des ennemis naturels, dans le cadre du présent rapport nous nous limitons aux effets de la température.

#### **3.3.1 Le fonctionnement des communautés**

Les changements climatiques affectent la répartition et l'abondance des espèces végétales et animales, mais également les interactions entre espèces d'un même écosystème (Stenseth et al. 2002; Tylianakis et al. 2008; Van der Putten et al. 2010). Les espèces interagissent au sein de réseaux trophiques souvent complexes (Eveleigh et al. 2007) et les réponses aux paramètres climatiques peuvent varier entre les diverses composantes des réseaux trophiques. Cela entraîne des cascades d'événements populationnels au sein des écosystèmes (Parmesan 2006, Hoekman 2010, Walther 2010). L'ensemble de ces changements s'opère sur la collectivité des espèces de microorganismes, de plantes et

d'animaux ce qui, à long terme, modifie la biodiversité et la stabilité des écosystèmes (Parmesan 2006; Petchey et al. 1999, 2010; Rall et al. 2010)

Le climat influence donc de manière dynamique les interactions entre les plantes, les insectes ravageurs et les ennemis naturels. Pour illustrer le haut niveau de complexité que cela représente, prenons l'effet d'une sécheresse sur une plante. Une augmentation de la chaleur et une diminution des précipitations étalées sur une certaine période modifient la physiologie, la phénologie, la croissance et, éventuellement, l'abondance et la répartition de la plante. Ces changements altèrent directement la biomasse et la qualité nutritive des feuilles, ce qui affecte le comportement et, par conséquent, les populations de l'herbivore qui consomment la plante et, à un niveau trophique supérieur, du prédateur qui exploite l'herbivore. Les processus physiologiques et écologiques associés à ces changements sont multiples. Les stress thermiques et hydriques influencent les mécanismes de résistance de la plante, dont la production des substances allélochimiques (ex. composés phénoliques, tannins) qui interfèrent avec le développement de l'herbivore et la production/émission de substances volatiles qui repoussent l'herbivore mais attirent le prédateur. Ces stress provoquent ainsi une cascade d'événements directionnels ou non, non seulement pour la plante, l'herbivore et le prédateur mais également chez l'ensemble des autres espèces de la communauté. Tout cela s'avère bien complexe et il n'est pas possible de généraliser les effets d'une sécheresse et ses répercussions sur les insectes. Ces difficultés sont d'autant amplifiées lorsque l'on multiplie, au sein d'un écosystème agricole, le nombre d'espèces qui interagissent entre elles et qui transcendent les niveaux trophiques (Harrington et al. 2001).

Les relations entre les plantes, les herbivores et les ennemis naturels au sein d'un environnement spécifique s'établissent lors de longues périodes de co-évolution (Thompson 1994). Selon Petchey et al. (1999), les espèces qui occupent les niveaux supérieurs de la chaîne trophique (prédateur, parasitoïde, hyperparasitoïde) sont plus susceptibles d'être affectées par les changements climatiques que les plantes ou les herbivores parce qu'ils dépendent de la capacité des niveaux trophiques inférieurs à s'adapter à ces changements. Par exemple, un parasitoïde qui démontre une grande spécificité parasitaire sera plus sensible aux changements climatiques qu'un herbivore généraliste, voire qu'un prédateur généraliste, parce que sa survie dépend directement de son hôte, en particulier du niveau de

synchronisme saisonnier. En outre, selon de Sassi et Tylianakis (2012), les changements climatiques favoriseront les herbivores au détriment des plantes et des ennemis naturels.

Sur la base d'indices géologiques, il semble que la structure et le fonctionnement des communautés terrestres se modifient significativement à la suite de périodes de changements climatiques (Russell & Grimm 1990; Lawton 1998). Williams et al. (2007) estiment que les divers scénarios climatiques proposent des régimes de température, de précipitations, de concentration en CO<sub>2</sub> et autres paramètres du climat qui n'ont d'équivalents avec aucun des régimes climatiques actuels, ce qui suggère que les communautés végétales et animales futures seront différentes, basées sur de nouvelles associations d'espèces.

### ***3.3.2. La température et la capacité des ennemis naturels à réguler les populations de ravageurs***

Les ennemis naturels constituent une composante essentielle des écosystèmes agricoles. De par leur abondance et leur activité, les parasitoïdes, prédateurs, nématodes et organismes entomopathogènes causent une mortalité naturelle importante chez de nombreuses espèces d'insectes ravageurs, lesquelles peuvent ainsi être maintenues sous des seuils acceptables de dommages économiques en milieu agricole (De Bach & Rosen 1991). Plusieurs qualités sont requises pour qu'un ennemi naturel s'avère un agent de lutte biologique efficace. Il doit démontrer une grande voracité (capacité d'infecter, de parasiter ou de consommer une proie) et posséder un taux de croissance de ses populations similaire ou supérieur à celui du ravageur. Ces qualités sont grandement influencées par les facteurs climatiques, notamment la température. Or, on connaît, somme toute, peu l'impact différentiel des températures sur la relation entre les insectes bénéfiques et nuisibles. Les paragraphes qui suivent décrivent comment la température peut affecter la survie relative du ravageur et de ses ennemis naturels, la capacité des ennemis naturels à localiser les ravageurs et l'efficacité de prédation ou de parasitisme.

#### *Survie des ennemis naturels*

On observe fréquemment que des événements climatiques extrêmes se traduisent par des infestations majeures de ravageurs. Par exemple, les fortes infestations d'acariens

phytophages dans les cultures de petits fruits au Québec surviennent typiquement lors des périodes de sécheresse. Ces situations peuvent être causées par la réduction ou l'élimination des ennemis naturels lors des épisodes d'extrêmes climatiques. Les insectes ont développé des mécanismes pour contrer les conséquences négatives des stress climatiques, mais les niveaux d'adaptation ou d'acclimatation varient selon les espèces ou les groupes taxonomiques ou fonctionnels. Cet aspect a été analysé en milieu agricole par Thomson et al. (2010) chez les parasitoïdes. Les résultats démontrent que les parasitoïdes sont en général plus sensibles que leurs hôtes aux extrêmes thermiques et que leurs populations prennent plus de temps à se reconstruire que celles de leurs hôtes. Selon une revue de la littérature par Hance et al. (2007), l'exposition à des températures extrêmes induit des dommages létaux ou sub-létaux chez les parasitoïdes, telle une diminution de la longévité, de la fécondité et de la mobilité, ainsi que des altérations dans les capacités d'apprentissage et d'orientation des individus. Autres exemples plus spécifiques, les températures très chaudes causent une forte mortalité chez les populations d'acariens prédateurs dans les cultures de haricots (English-Loeb 1990) et de raisins (Stavrinides et al. 2010), ce qui résulte en des infestations majeures de tétranyques. Des températures très chaudes peuvent également réduire la production de nectar chez certaines plantes et du coup avoir un effet négatif sur la survie (longévité) des parasitoïdes qui utilisent cette source de nourriture (Cock et al. 2011).

Les températures extrêmes peuvent également interférer avec les mécanismes de défense d'un ravageur suite au parasitisme ou à une infection. Par exemple, à haute température le système immunitaire des pucerons et autres ravageurs est plus efficace à contrer le parasitisme (Blandford et al. 2003; Hance et al. 2007). De même, l'exposition aux températures extrêmes modifie la survie et la diversité des endosymbiontes<sup>2</sup> bactériens associés aux ennemis naturels (Pintureau et al. 1999; Guay et al. 2009). Ces endosymbiontes influencent, entre autres, la tolérance au froid ou à la chaleur, la défense immunitaire et l'expression du ratio des sexes chez les parasitoïdes. Ainsi, Zhou et Zhang (2009) ont démontré qu'un choc thermique entraîne l'élimination de la bactérie *Wolbachia* chez le parasitoïde *Encarsia formosa* ce qui favorise l'explosion des populations de mouches blanches. Les températures extrêmes peuvent également modifier directement la virulence de certains pathogènes (Blandford et al. 2003) ou indirectement en allouant à l'hôte infecté la

---

<sup>2</sup> Un endosymbiote est un organisme qui vit à l'intérieur d'une autre cellule ou d'un autre organisme.

possibilité de réduire l'infection en exprimant la fièvre comportementale (Thomas & Blandford 2003; Ouedraogo et al. 2004).

À l'inverse, les changements climatiques peuvent augmenter l'activité des ennemis naturels. Par exemple, des températures plus clémentes durant la saison hivernale peuvent favoriser la survie des prédateurs et des parasitoïdes en diapause (Veteli et al. 2005) alors que des températures estivales plus chaudes peuvent augmenter l'activité de parasitisme et de prédation.

#### *Capacité des ennemis naturels à localiser les ravageurs*

On connaît peu les effets potentiels de la température sur la capacité des ennemis naturels à trouver leurs hôtes ou leurs proies dans l'environnement. La température peut influencer à la fois la mobilité (capacité et vitesse de déplacement) de l'ennemi naturel et divers aspects de la communication chimique entre les protagonistes.

Certaines plantes, lorsqu'elles subissent les attaques d'herbivores, produisent et émettent une vaste gamme de composés volatils qui ont pour effet d'attirer les ennemis naturels des herbivores (Vet & Dicke 1992; Hare 2011). Bidart-Bouzat et al. (2008) ont émis l'hypothèse que les changements climatiques, dont le réchauffement, se traduiront par une augmentation de l'émission des composés volatils des plantes. Toutefois, l'information demeure très préliminaire quant à l'intégrité des composés et leur attractivité envers les prédateurs et les parasitoïdes. Il est fort probable aussi que la perception et l'interprétation des odeurs par le système neural des insectes soient fonction de la température. Des traces chimiques, volatiles ou non, sont également impliquées dans les interactions entre agents de lutte biologique et leurs actions pourraient se voir altérer par le réchauffement du climat. Par exemple, les larves de la coccinelle à deux points (*Adalia bipunctata*) déposent des traces chimiques au sein des colonies de pucerons afin de prévenir la compétition (Hemptinne et al. 2001). Il a tout récemment été démontré que les températures élevées modifient la nature chimique des traces et augmentent les quantités déposées (A. Sentis, données non-publiées). Quels seront les impacts de ces phénomènes sur la lutte biologique? La question demeure ouverte.

### *Efficacité de prédation et de parasitisme*

Un nombre grandissant d'études démontrent que la température influence le taux de prédation et de parasitisme en modifiant divers paramètres du comportement des insectes: vitesse de déplacement, temps de manipulation, réponse fonctionnelle, réponse numérique, temps de résidence dans les agrégats, comportements de défense des proies/hôtes (Messenger 1968; Mack & Smilowitz 1982; Gresens et al. 1982; Flinn 1991; Soares et al. 2003; Vasseur & McCann 2005; Amat et al. 2006; Jalali et al. 2010; Englund et al. 2011; Vucic-Pestic et al. 2011; Rahman et al. 2012; Sentis et al. 2013a, b), mais de nombreuses questions restent inexplorées.

La théorie de la dynamique des populations nous permet d'évaluer la capacité d'un agent de lutte biologique à supprimer les populations d'un ravageur (Berryman 1999). Plusieurs paramètres biologiques et comportementaux sont à considérer, mais l'un des plus significatifs concerne la durée relative des générations du ravageur et de son ennemi naturel. Lorsque le ratio du temps de génération d'un prédateur en fonction de celui de sa proie est petit, plus grandes seront les probabilités que les populations de ravageurs soient supprimées (Godfray et al. 1994). Puisque le développement des insectes dépend fortement de la température, le réchauffement climatique devrait altérer les ratios des temps de générations des ravageurs et des ennemis naturels lorsque leurs réponses thermiques diffèrent. Dans ces conditions, l'efficacité d'un agent de lutte biologique sera d'autant modifiée.

Quelques écologistes ont entrepris au cours des deux dernières décennies de modéliser l'impact de la température sur les interactions prédateurs-proies (ex. Vasseur & McCann 2005 ; Logan et al. 2006, Logan 2008; Rall et al. 2010 ; Vucic-Pestic et al. 2011; Romo & Tylianakis 2013; Sentis et al. 2013a, b). Les conclusions demeurent préliminaires et les modèles de plus en plus complexes. L'une des hypothèses générée par ces modèles, qui à notre connaissance n'a toutefois pas été testée à ce jour, prédit que l'augmentation de la température, couplée à une augmentation de la variation des températures, aura pour conséquence de diminuer l'incidence globale de la prédation entre espèces (Logan et al. 2006). Par exemple, Barton (2010) a quantifié sur le terrain que l'augmentation de la température modifie significativement la capacité des araignées à contrôler les populations de criquets dans une prairie du Connecticut, EU. Il existe actuellement un bon chevauchement



de la répartition spatiale des araignées et des criquets au sein du couvert végétal. Toutefois, dans le contexte d'un scénario climatique prévoyant une augmentation de la température de 2-4 °C d'ici la fin du siècle, Barton a démontré que cette augmentation de la température aura pour effet de libérer les criquets de la pression de prédation exercée par les araignées. Ces dernières, étant peu adaptées aux températures élevées, se réfugient plus bas dans le couvert végétal et n'ont plus la capacité de capturer les criquets qui, eux, supportent bien l'augmentation de température et demeurent dans le haut du couvert végétal.

Au contraire, certaines études montrent qu'une augmentation des températures moyennes n'a pas d'effet ou résulte en un meilleur contrôle des herbivores par leurs ennemis naturels (Campbell et al. 1974; Virtanen & Neuvonen 1999, Berggren et al. 2009, Klapwijk et al. 2010).

L'impact du réchauffement climatique sur l'efficacité des agents de lutte biologique sera certes important. Toutefois, cet impact demeure difficile à prédire et dépendra du contexte spécifique: régime climatique, structure du paysage, type de cultures, type de ravageurs, identité des agents de lutte biologique.

### ***3.3.3 Le synchronisme entre le ravageur et ses ennemis naturels***

L'un des facteurs déterminant du devenir de la lutte biologique dans un contexte de changements climatiques concerne la réponse phénologique des plantes, des herbivores et des ennemis naturels au réchauffement du climat. Il est peu probable que les espèces, peu importe leur niveau trophique, s'acclimatent ou s'adaptent de la même manière aux changements anticipés. Le succès des insectes herbivores et de leurs ennemis naturels dans un climat futur, différent de l'actuel, dépendra en grande partie du niveau de synchronisme qu'ils auront réussi à maintenir avec, respectivement, leurs plantes hôtes et leurs hôtes/proies.

Les espèces qui dépendent de ressources éphémères et spécifiques sont les plus susceptibles d'être affectées par des changements environnementaux (Forkner et al. 2008). Par exemple, un accroissement de la température modifiant la phénologie des espèces peut mener à une asynchronie temporelle ou spatiale entre les parasitoïdes et leurs hôtes (Gao et

al. 2007; Romo & Tylianakis 2013). Lorsque le taux de développement d'un ennemi naturel est affecté différemment de celle de son hôte, il peut émerger alors qu'il y a peu ou pas d'hôtes disponibles (Thomson et al. 2010).

Selon Singer et Parmesan (2010) des transformations rapides, voire importantes, dans le niveau de synchronisme des espèces sont inévitables dans un contexte de changements climatiques. On retrouve de plus en plus dans la littérature scientifique des exemples bien documentés tant chez les relations plantes-herbivores (ex. Visser & Holleman 2001) que celles entre les herbivores et leurs ennemis naturels que ce soient des insectes (ex. Goldson 2006), des oiseaux (Buse et al. 1999) ou des chauves-souris (Frick et al. 2010). Pour un écologiste des communautés, l'un des plus fascinants aspects des travaux sur les changements climatiques concerne le décalage de coordination temporelle qui s'établit entre deux espèces qui interagissent suite à une augmentation significative de la température. L'exemple en voie de devenir un 'classique' en la matière est celui décrit par Visser et Holleman (2001) où, suite à des printemps hâtifs, les œufs de l'arpenteuse tardive (*Operophtera brumata*) éclosent trop tôt par rapport à l'émergence des bourgeons de son hôte, le chêne pédonculé (*Quercus robur*), entraînant du fait la famine des chenilles. Dans cet exemple, la réponse adaptative de l'insecte aux changements climatiques fut plus rapide que celle de son hôte engendrant ainsi une asynchronie saisonnière. Une étude plus récente suggère toutefois que la pression de sélection sur la période d'éclosion des œufs de *O. brumata* opère rapidement afin de rétablir le synchronisme printanier avec l'hôte (Van Asch et al. 2007). Selon Visser et Both (2005) l'absence de coordination spatio-temporelle de la phénologie des consommateurs et de leurs ressources, causée par les changements climatiques, serait un phénomène commun.

Malgré leur importance en lutte biologique, peu d'études ont examiné les impacts probables des changements climatiques sur le synchronisme hôte-parasitoïde (Klapwijk et al. 2010) et les conclusions sont variables. Certaines études prédisent que les changements climatiques altéreront le synchronisme entre les populations d'hôtes et leurs ennemis naturels, ce qui résultera en une augmentation des niveaux de population des herbivores (Bale et al. 2002; Stireman et al. 2005; Kroschel et al. 2013). Ces effets résultent à la fois des variations du climat engendrées par les changements climatiques eux-mêmes et d'un accroissement imprévisible de la variance dans la dynamique des populations des hôtes en

réponse au climat (Stireman et al. 2005). De nombreuses interactions entre des espèces de niveaux trophiques différents, qui sont actuellement considérées comme stables, pourraient disparaître et de nouvelles apparaître (Berggren et al. 2009). Ces prédictions sont soutenues par des études qui montrent que les ennemis naturels ne peuvent répondre à l'accroissement des populations d'herbivores lors de changements climatiques (de Sassi & Tylianakis 2012) et que le synchronisme entre les herbivores et leurs ennemis naturels est perdu (Thomson et al. 2010).

Pour plusieurs espèces, l'impact des changements climatiques se mesurera d'abord par leur capacité à maintenir un synchronisme avec leurs ressources et non par les effets directs sur leur biologie (Parmesan 2006). Les parasitoïdes seraient particulièrement à risque puisque, comme décrit précédemment, la sensibilité aux changements de température augmente en général avec le niveau trophique (Berggren et al. 2009; Berg et al. 2010). La modélisation d'un système simple hôte-parasitoïde suggère que la perte de synchronisme à une fréquence de 25 ans n'affecte pas la stabilité du système, mais qu'une perte de synchronisme plus fréquente qu'une fois aux 20 ans cause la disparition du système (Godfray et al. 1994). Les parasitoïdes spécialistes sont plus sensibles aux variations dans le moment d'émergence de leurs hôtes ou de leur taux de développement. Ainsi, les parasitoïdes Hyménoptères spécialistes de Lépidoptères sont fortement affectés par la variabilité climatique alors que les parasitoïdes Tachinidae généralistes le sont moins (Stireman et al. 2005).

Ce phénomène d'asynchronie potentielle peut avoir des conséquences néfastes dans un contexte de lutte biologique en milieu agricole. En effet, le succès d'un agent de lutte biologique est en grande partie déterminé par la vitesse à laquelle il répond au développement des populations du ravageur ciblé: plus rapide et intense sera l'action, plus grand sera le niveau de contrôle. Le synchronisme saisonnier entre les protagonistes, en particulier au printemps, est déterminant. Au Québec, nous ne sommes pas en mesure de prédire comment cette relation sera préservée dans un futur caractérisé par des hivers moins rigoureux, des semis plus hâtifs, des saisons de croissance plus longues, des températures plus élevées et des événements climatiques extrêmes plus fréquents.

La température a donc un effet considérable sur le développement et le comportement des insectes, qu'ils soient bénéfiques ou nuisibles, ce qui a des conséquences directes sur le développement des infestations des ravageurs des cultures et l'action de leurs ennemis naturels. Dans le cadre de ce projet nous nous intéressons particulièrement aux effets de la température sur le développement et la reproduction d'une plante, la pomme de terre, de pucerons et de leurs ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes). Nous examinons également comment la température module certains comportements des ennemis naturels et les effets anticipés sur la lutte biologique. Cela nous amène ensuite à nous questionner quant à l'impact du réchauffement climatique sur le synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels et les conséquences en lutte biologique. C'est dans ce contexte que nous avons été amenés à développer un Indice de Risque d'Altération (IRA).

#### 4. Méthodologie / données et résultats

L'ensemble de la recherche expérimentale s'est déroulé dans les laboratoires des Drs G. Boivin, J. Brodeur et C. Cloutier. Les travaux en modélisation ont été réalisés dans les laboratoires des Drs. G. Bourgeois et J. Brodeur.

La présente section débute par une brève description des modèles biologiques utilisés pour nos travaux en laboratoire. Nous résumons ensuite, pour chacun des objectifs et sous-objectifs, la nature spécifique de la problématique, la méthodologie et les résultats. De plus nous présentons à la fin de cette section une base de données numérisée sur les réponses thermiques de plusieurs insectes ravageurs et leurs ennemis naturels. En aucun cas nous ne présentons les protocoles de recherche détaillés, ni la totalité des résultats. Dans le contexte de ce rapport, il est préférable de synthétiser l'information et de mettre l'emphase sur les principaux éléments originaux. De plus, cette section comporte certains éléments de discussion puisque ce ne sont pas tous les résultats qui font l'objet d'une interprétation dans la section intitulée 'Analyse et discussion' du présent rapport. Nous avons publié certaines études et poursuivrons la publication de l'ensemble des travaux réalisés dans le cadre de ce projet de recherche. Dans quelques mois, l'ensemble des informations sera disponible aux intéressés sous forme d'articles scientifiques ou de vulgarisation.

##### 4.1 Le Modèle Biologique

La grande majorité de nos travaux en laboratoire ont porté sur une plante horticole d'importance économique au Québec, la pomme de terre (*Solanum tuberosum*), l'un de ses principaux ravageur, le puceron de la pomme de terre, *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera : Aphididae), et deux de ses ennemis naturels: le parasitoïde solitaire *Aphidius ervi* (Hymenoptera : Braconidae) et la coccinelle maculée *Coleomegilla maculata* (Coleoptera : Coccinellidae), dont à la fois les larves et les adultes sont prédateurs.

Ce modèle biologique offre plusieurs avantages. D'abord, le puceron de la pomme de terre est un ravageur récurrent au Québec. Lorsque sévères, les infestations entraînent des

pertes de rendements aux producteurs. Le puceron peut aussi transmettre des maladies virales à la culture de la pomme de terre. Ensuite, la coccinelle maculée et *A. ervi* sont tous deux indigènes et communs dans les agroécosystèmes du Québec où ils exercent un contrôle naturel des populations de pucerons. Ces deux espèces sont donc fort bien adaptées aux conditions climatiques du Québec et à leurs hôtes/proies. De plus, de nombreux éléments de la biologie et de l'écologie des quatre espèces à l'étude ont été bien étudiés par le passé, notamment dans les laboratoires de Boivin, Cloutier et Brodeur, et plusieurs aspects de leurs réponses aux conditions climatiques sont déjà bien quantifiés. Finalement, ce modèle biologique est idéal pour des travaux au laboratoire et au champ. Les pommes de terre utilisées dans nos travaux provenaient d'un producteur du Bas-du-Fleuve, les colonies de puceron de la pomme de terre et de coccinelle maculée ont été établies à partir d'individus échantillonnés dans les champs du Québec, alors que la colonie de *A. ervi* a été établie à partir d'individus en provenance du fournisseur BioBest.

Pour les travaux sur l'allocation des sexes chez les parasitoïdes en fonction de la température (section 4.2.5) notre équipe a étudié le comportement d'un parasitoïde des œufs de lépidoptères, *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera : Trichogrammatidae). Le genre *Trichogramma* constitue un modèle tout à fait unique pour ce type d'étude puisqu'il est possible de prédire quel sexe la femelle a « choisi » de pondre, cela en observant la séquence de ponte. La souche de *T. euproctidis* utilisée dans nos tests était originaire d'Égypte. Son hôte au laboratoire, la pyrale méditerranéenne de la farine, *Ephesttia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae), ne permet généralement le développement que d'un seul parasitoïde.

La quantification expérimentale de l'effet de la température sur le temps de manipulation d'un prédateur (section 4.2.6) a été réalisée à l'aide du système tritrophique suivant : poivron - puceron vert du pêcher (*Myzus persicae*) – coccinelle maculée. Ce modèle biologique, très similaire à notre modèle principal, fut utilisé par Arnaud Sentis pour la réalisation de sa thèse de doctorat. Dans le cadre du présent projet nous avons ré-analysé *a posteriori* une partie des données de la thèse pour répondre à l'un de nos objectifs spécifiques.

## 4.2 Les réponses thermiques et comportementales de la plante et des insectes aux extrêmes thermiques (Objectif 1)

La présentation des travaux de cet objectif se partage en deux principales parties. Une première présente les expériences sur les réponses thermiques de la croissance de la pomme de terre (section 4.2.1) et du développement des insectes de notre modèle biologique principal (sections 4.2.2 et 4.2.3). La seconde partie regroupe les expériences sur les réponses comportementales des insectes à la température (sections 4.2.4 à 4.2.6).

### 4.2.1 Performance de la pomme de terre à différentes températures

*Objectif.* Notre objectif était d'évaluer en chambre de croissance la performance de la pomme de terre (var. Norland) dans une plage de température de 8° à 36°C. Nous avons utilisé le « Taux de Croissance Relative » (mRGR) mesuré en début de développement phénologique comme principal paramètre de performance de la plante. À noter que le test incluait aussi deux cultivars de poivron de serre pour fins de comparaison, bien que la pomme de terre ait été l'objet principal de cette étude.

*Méthodologie.* Les jeunes plantes étaient mises sous expérience à l'âge de 6 semaines depuis l'ensemencement et cultivées en pots de 10 cm. Le sol était recouvert d'un film de plastic blanc afin de contrôler le microclimat autour de la plante. Les expériences étaient réalisées dans les chambres de croissance (Convion PGR15; Controlled Environments Limited, Canada). Les températures testées sont: 12/8, 12, 16, 20, 24, 28, 28/32 and 32/36°C, avec un photopériode de L16:D8 et un taux d'humidité (H.R.) de 65%. Afin de permettre de mesurer la performance aux températures expérimentales les plus extrêmes (8°, 32° et 36°C), nous avons utilisé les trois régimes fluctuants : 12/8, 28/32 et 32/36°C, où la chambre était programmée à 12, 28 et 32°C pendant 16 h par jour, et à 8, 32 et 36°C pour les 8 heures restantes de la journée. Cette approche et méthode d'estimation d'un taux de croissance d'ectotherme à température extrême, dans un régime fluctuant, est celle de Regnière & Turgeon (1989) (voir Équation 1).

$$mRGR_i = \frac{tx}{1 - \left( \frac{ta}{mRGRa} \right)} \quad (\text{Éq. 1})$$

Où  $mRGR_i$  est le taux à estimer (par exemple 8°C pour le régime 8/12°C) pour l'individu  $i$ ,  $t_x$  la fraction du temps passé à la température extrême  $x$  (8°C pour le régime 8/12°C);  $t_a$  est le temps passé à la température pour laquelle le taux de croissance estimé à température constante est connu (par ex. mRGR à 12°C pour l'exemple 8/12°C); et  $mRGR_a$  est la valeur estimée du mRGR connu à cette température en régime constant (12°C)

Pour mesurer la croissance et calculer une valeur mRGR pour chaque plante, les poids frais et sec initiaux de trois des plantes représentatives ont été obtenus en début d'expérience, en suivant le protocole de Penalzoza et al. (1996). Les plantes ont été séchées et pesées pour calculer le mRGR en utilisant la formule (Équation 2) suggérée par Hunt (1982) and Awmack & Leather (2007)

$$mRGR = \frac{(\log W_2 - \log W_1)}{(t_2 - t_1)} \quad (\text{Éq. 2})$$

Ou,  $W_2$  est le poids sec de la plante à la fin du test de croissance,  $W_1$ , est son poids sec moyen au début de l'expérience, estimé à partir des trois plantes représentatives; et  $t_2 - t_1$  est le temps (en jours), passé sous les conditions expérimentales pour mesurer la croissance.

Les données mRGR ont été statistiquement analysées selon un plan d'expérience en *split plot* avec la température comme la grande parcelle (*main plot*) et la plante hôte comme sous-parcelle (*sub plot*). Dans le modèle, la température est considérée comme une variable continue, permettant de prédire mRGR en fonction de la température. Les modèles testés permettaient d'évaluer les effets potentiels soit linéaire, quadratique et cubique de la température, le critère de choix du modèle retenu étant celui de la valeur d'AICc la plus faible.

**Résultats.** Les données montrent qu'entre 8 et 24°C, la croissance de la pomme de terre suit un patron quasi-logistique et plafonne, mais un déclin très rapide de la croissance des plantes se produit au dessus de 30°C (Figure 1). En dessous de 30°C le modèle cubique s'ajuste le mieux aux données (Figure 1). Le taux de croissance au dessus de la température expérimentale de 28°C (températures 32° et 36°C) est presque nul, de sorte qu'il n'est pas possible de modéliser mRGR comme fonction continue de la température au delà de 32°C pour la plante. Au dessus de 32°C la performance de la plante est très perturbée. Son taux de



croissance diminue brusquement et devient presque nul et invariant (variance presque nulle entre les individus). Nos tests montrent que la plante survivra à ces conditions si elles sont temporaires, et même si elles sont répétées à chaque jour come dans cette étude.

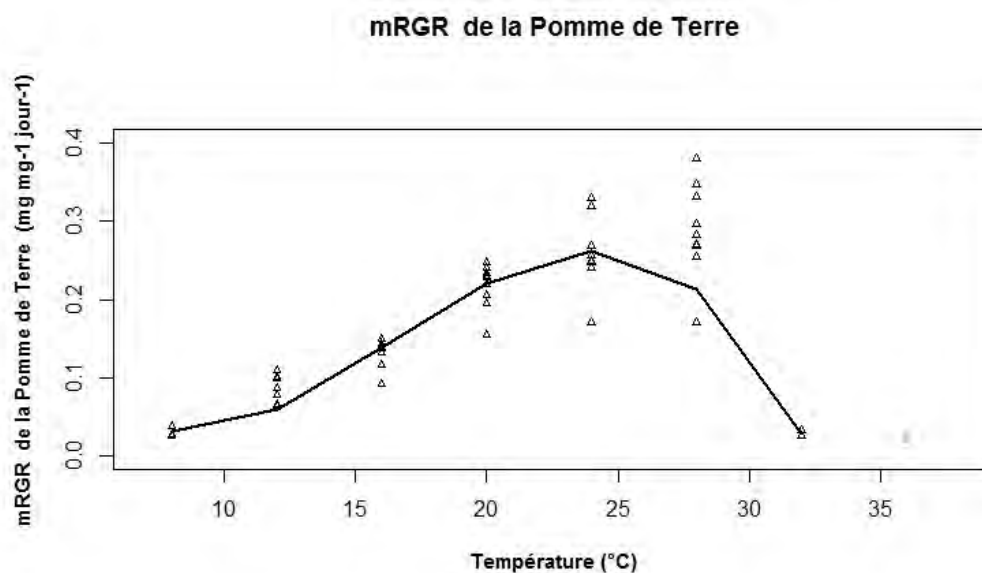
Nos résultats tangibles sont un modèle cubique de croissance de la pomme de terre qui permettent de prédire son mRGR (dans des intervalles de une à plusieurs semaines), en fonction de la température, entre 8 et 32°C, à partir de l'équation:

$$\text{mRGR}_{8-32} = 0.2099 + 0.01887 * T - 0.0011 * T^2 - 0.00012 * T^3$$

où T est la température en °C et mRGR est exprimé par jour ( $\text{mg mg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ );

Au dessus de 32°C et jusqu'à au moins 36°C, mRGR est très faible et estimable comme une constante dont la valeur basée sur nos estimés (régimes 28/32 and 32/36°C) est :

$$\text{mRGR}_{30-36} = 0.0291 \pm 0.00266 \text{ esm}$$



**Figure 1.** Modèle de croissance de la pomme de terre exprimée par son taux de croissance relative (mRGR) en fonction de la température, dans l'intervalle de 8°C à 32°C.

Ces résultats sont en cours de publication et détaillés davantage dans l'article « Evaluation of the performance of a plant-herbivore system at constant temperatures using the Food Web Performance Ratio approach » par Flores-Mejia, S., V. Fournier & C. Cloutier, actuellement en révision dans *Entomologia Experimentalis et Applicata* (#EEA-2013-0061).

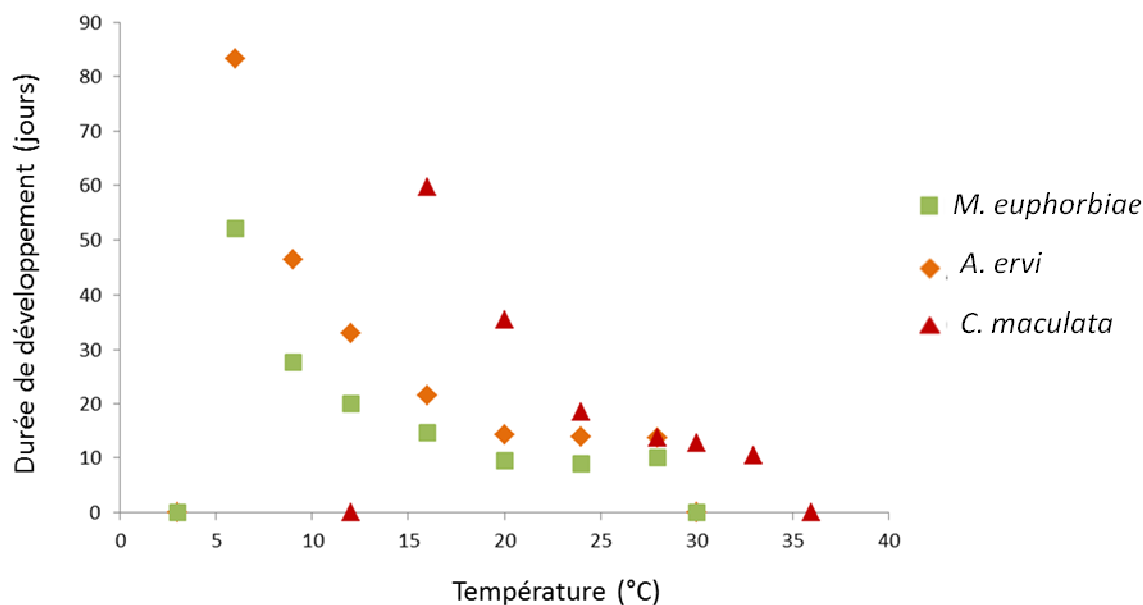
#### **4.2.2 Paramètres thermiques de développement du puceron et de ses ennemis naturels**

*Objectif.* Notre objectif était de quantifier finement en laboratoire (chambre de croissance) l'effet de la température sur le développement du puceron de la pomme de terre *M. euphorbiae*, du parasitoïde *A. ervi* et du prédateur *C. maculata*. Nous avons porté une attention particulière aux températures avoisinant les seuils thermiques minimal et maximal à la fois parce que les valeurs des extrêmes thermiques sont rarement bien quantifiées, qu'il est difficile et extrêmement fastidieux de travailler à ces températures, et parce que nous avons besoin de ces données pour adapter et valider un modèle curvi-linéaire de développement des insectes (section 4.3.1) et pour développer l'Indice de Risque d'Altération (IRA) (section 4.3.2).

*Méthodologie.* Nous avons calculé les paramètres thermiques de chacune des espèces (températures minimale, optimale, maximale et cumul des degrés-jours), à partir des durées de développement mesurées rigoureusement sur une large gamme de température. Pour ce faire, nous avons élevé sur des plants de pomme de terre (var. Norland) les pucerons depuis le premier stade larvaire jusqu'au stade adulte, les parasitoïdes depuis la ponte dans un hôte *M. euphorbiae* jusqu'à l'émergence d'un adulte et des coccinelles depuis le stade œuf jusqu'au stade adulte. Nous avons opté pour le pas de température le plus court possible aux températures extrêmes, à savoir 3°C compte tenu de la capacité de nos chambres de croissance à maintenir avec précision des températures très basses ou très hautes. Ces estimés de températures extrêmes s'appuyaient sur les températures minimales et maximales calculées via des modèles linéaires dans des études précédentes (*M. euphorbiae* : Sun et al. 2006; *A. ervi* : Malina & Praslicka 2008; *C. maculata* : Obrycki & Tauber 1978), et pour lesquelles seules 4 à 5 températures avaient été testées. Dans la phase linéaire, un pas de température de 4°C s'avérait suffisant. Nous avons ainsi élevé les pucerons et les

parasitoïdes à 9 températures, soit 3, 6, 9, 12, 16, 20, 24, 28 et 30°C, et les coccinelles à 8 températures, soit 12, 16, 20, 24, 28, 30, 33 et 36°C. Pour *M. euphorbiae* et *A. ervi*, 135 individus ont été testés par température alors que 72 individus ont été suivis par température pour *C. maculata*; la variabilité interindividuelle étant significativement moins importante chez la coccinelle maculée et les besoins en espace plus conséquents étant donné le comportement cannibale des larves. Le stade de développement était noté chaque jour, jusqu'au stade adulte.

**Résultats.** Le développement complet des pucerons et des parasitoïdes était impossible à 3°C et 30°C (Figure 2). La température de base pour ces deux espèces se situe entre 3 et 6°C, alors que la température maximale est comprise entre 28 et 30°C. Chez la coccinelle, aucun développement complet n'a été observé à 12 et 36°C (Figure 2). Leurs limites thermiques inférieure et supérieure seraient donc respectivement comprises entre 12 et 16°C et entre 33 et 36°C. Ces résultats seront publiés dans le cadre d'un article présentant le nouveau modèle de calcul des températures cardinales et du taux maximal de développement chez les arthropodes, discuté dans la section 3.1.



**Figure 2.** Durée moyenne du développement complet chez le puceron *Macrosiphum euphorbiae*, son parasitoïde *Aphidius ervi* et son prédateur *Coleomegilla maculata* à différentes températures. Les valeurs pour *M. euphorbiae* et *A. ervi* sont superposées à 3 et 30°C.

#### **4.2.3 Influence de la température sur la reproduction du puceron et du parasitoïde**

*Objectif.* En lutte biologique, afin de pouvoir estimer le potentiel d'un ennemi naturel, il importe entre autre, d'établir et de comparer les taux d'accroissement des populations du ravageur et de l'agent de lutte biologique. Pour ce faire, en complément des paramètres de développement mesurés à la section 4.2.2, il est nécessaire de déterminer ceux liés à la capacité de reproduction des insectes à diverses températures. L'ensemble de ces données nous permettra de calculer, puis de comparer les taux d'accroissements naturels du puceron de la pomme de terre à ceux de ses ennemis naturels. Nous avons ainsi quantifié pour *M. euphorbiae* et *A. ervi* les principales variables reproductives à différentes températures. L'effet de la température sur la reproduction de *C. maculata* a déjà été publié par Wright et Laing (1978). Ces derniers ont comparé la fécondité et le nombre d'œufs pondus par jour de coccinelles élevées à 19, 21, 23, 25 et 27°C et n'ont observé aucune différence significative, hormis à 27°C où les coccinelles pondaient davantage d'œufs chaque jour.

Chez le puceron et le parasitoïde, nous avons également déterminé en quoi les températures auxquelles les individus sont soumis durant leur développement immature influencent la fécondité des femelles reproductrices. Puisque le parasitoïde *A. ervi* a la capacité de pondre des œufs très rapidement après l'émergence, il n'était pas nécessaire de déterminer de période de pré-oviposition chez cette espèce. Cependant, ce parasitoïde est synovigénique, c'est-à-dire que les femelles émergent avec quelques œufs matures et sont ensuite capables de produire de nouveaux œufs au cours de la vie adulte. Nous avons examiné l'effet de la température sur l'indice d'ovigénie des femelles, c'est-à-dire le rapport entre la fécondité à l'émergence et la fécondité potentielle totale (Jervis et al. 2001). Cet aspect est important dans un contexte de lutte biologique puisque l'indice d'ovigénie pourrait aussi influencer la répartition temporelle des pontes chez cette espèce.

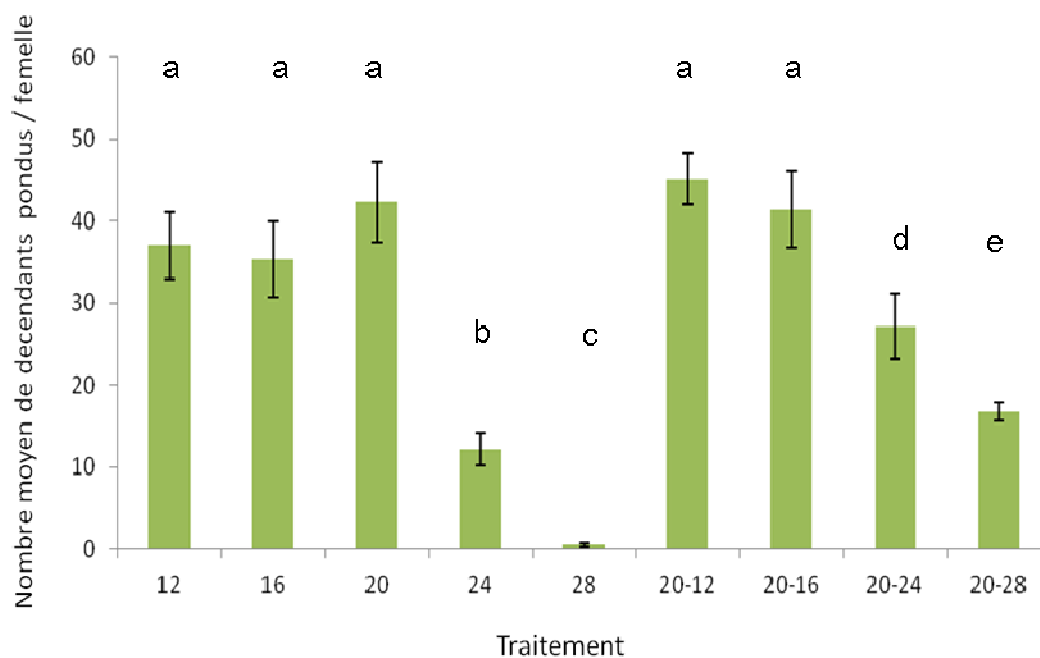
*Méthodologie.* Nous avons déterminé pour le puceron la fécondité totale réalisée ainsi que la durée des périodes de pré-oviposition et d'oviposition à 5 températures, à savoir 12, 16, 20, 24 et 28°C (respectivement nommés par la suite traitements 12, 16, 20, 24 et 28). Pour ce faire, des pucerons étaient placés séparément sur des plants de pomme de terre dès leur passage au stade adulte et le nombre de descendants pondus était compté chaque jour. De plus, des individus élevés à 20°C étaient transférés à 12, 16, 24 ou 28°C (respectivement

nommés par la suite traitements 20-12, 20-16, 20-24 et 20-28) lors du passage au stade adulte afin de différencier l'effet sur la fécondité de la température de développement de celle de la vie reproductive.

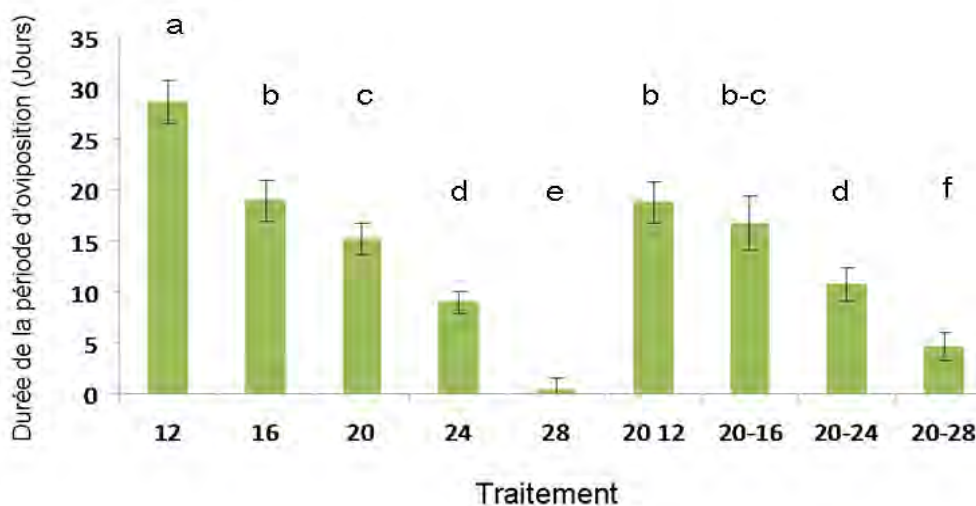
Les parasitoïdes élevés à 12, 16, 20, 24 et 28°C étaient pour la moitié disséqués à l'émergence pour évaluer leur fécondité (nombre d'œufs présents dans les ovaires) et pour l'autre moitié maintenus à leur température de développement, nourris, 'autorisés' à pondre dans 100 pucerons puis disséqués quelques jours plus tard. La fécondité potentielle totale était calculée en additionnant le nombre de pucerons parasités et le nombre d'œufs présents dans les ovaires. Un indice d'ovigénie a ainsi pu être calculé, en rapportant la fécondité moyenne à l'émergence sur la fécondité potentielle totale. Nous avons transféré des cohortes de femelles parasitoïdes élevées à 20°C à 12, 16, 24 ou 28°C dès leur émergence afin de mesurer l'effet de la température lors de vie adulte sur la fécondité totale et l'indice d'ovigénie. Des ANOVA ont été utilisées pour tester l'influence de la température sur la durée des périodes de pré-oviposition et d'oviposition, alors que des modèles linéaires généralisés (GLM) ont été utilisés pour tester l'influence de la température sur le nombre de descendants pondus par les pucerons ainsi que le nombre d'œufs à l'émergence et l'indice d'ovogénie des parasitoïdes,

*Résultats.* Chez le puceron de la pomme de terre la température n'influence pas le nombre de descendants pondus entre 12 et 20°C (GLM,  $z = 1.416$ ,  $p = 0.57$ ; Figure 3) ni la production de descendants ailés (GLM,  $z = 1.229$ ,  $p = 0.34$ ). Cependant, l'exposition durant le développement des immatures ou la période de reproduction des adultes à des températures de 24 et 28°C a réduit fortement la quantité de descendants produits. Ces températures représentent des conditions stressantes pour la reproduction de *M. euphorbiae*. Alors que la période de pré-oviposition ne varie pas avec la température, hormis à 12°C où elle est significativement plus longue ( $F = 4.734$ ,  $p < 0.001$ ), la période d'oviposition diminue linéairement lorsque la température augmente (Figure 4), que ce soit pour les températures subies durant le développement ( $F = 5.213$ ,  $p < 0.001$ ) ou la reproduction ( $F = 5.618$ ,  $p$

<0.001).

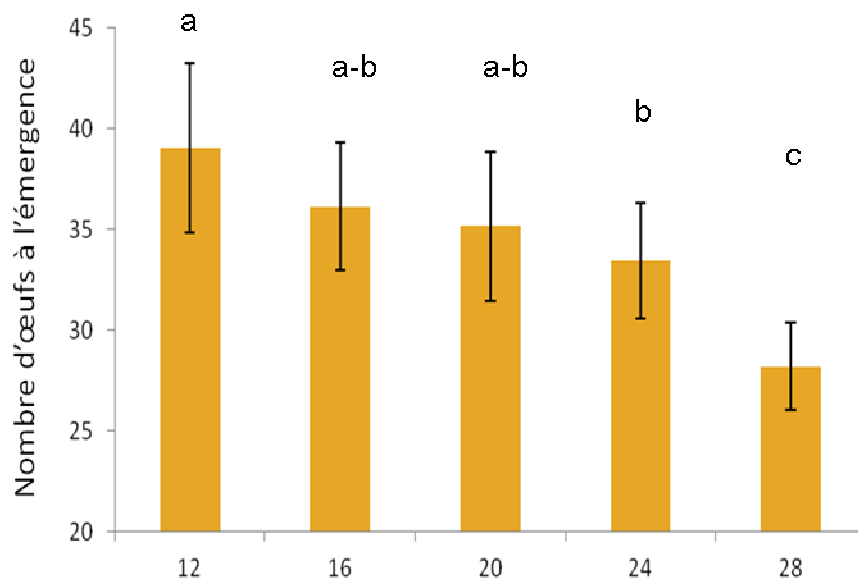


**Figure 3.** Nombre moyen ( $\pm$ Erreur-standard) de descendants produits par le puceron *Macrosiphum euphorbiae* au cours de sa vie sur pomme de terre à différentes températures. Les traitements correspondent au régime thermique auquel ont été exposés les individus durant leur développement et leur période reproductive.

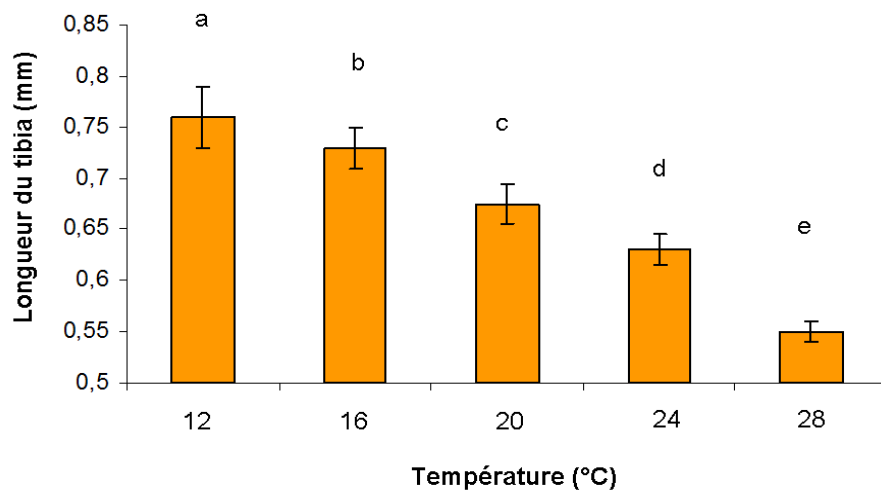


**Figure 4.** Durée moyenne ( $\pm$ Erreur-standard) de la période d'oviposition du puceron *Macrosiphum euphorbiae* à différentes températures. Les traitements correspondent au régime thermique auquel ont été exposés les individus durant leur développement et leur période reproductive.

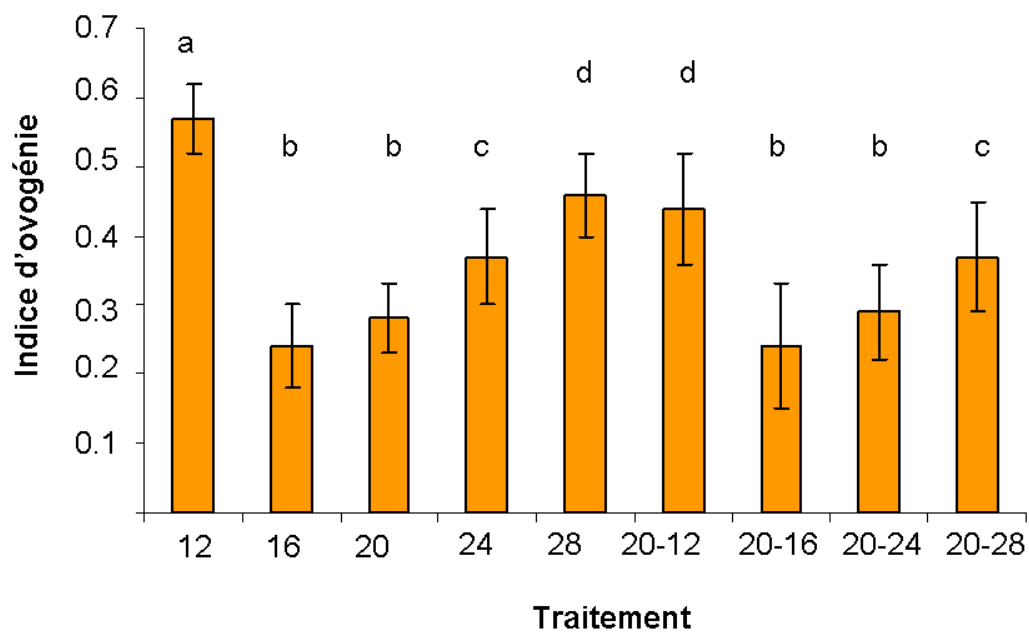
Le nombre d'œufs présents à l'émergence dans les ovaires des femelles parasitoïdes diminue de façon linéaire avec une augmentation de la température (GLM,  $z = 4.713$ ,  $p < 0.001$ ; Figure 5). Cette variation s'explique par la diminution de taille des femelles lorsque la température augmente ( $F = 8.27$ ,  $p < 0.001$ ; Figure 6). L'indice d'ovogénie augmente de façon linéaire de 16 à 28°C avec les températures de développement et de reproduction (Figure 7). Ce résultat s'explique par une plus forte augmentation du nombre d'œufs produits au cours de la vie adulte lorsque la température diminue en proportion de l'augmentation du nombre d'œufs à l'émergence. Le rapport entre fécondité à l'émergence et la fécondité potentielle totale (indice d'ovogénie) diminue donc avec une diminution de température.



**Figure 5.** Nombre moyen ( $\pm$ Erreur-standard) d'œufs présents à l'émergence dans les ovaires chez des femelles *Aphidius ervi* élevées à différentes températures.



**Figure 6.** Longueur moyenne du tibia ( $\pm$ Erreur-standard) de femelles *Aphidius ervi* élevées à différentes températures.



**Figure 7.** Indice d'ovogénie moyen ( $\pm$ Ecart-type) mesuré chez des femelles *Aphidius ervi* à différentes températures. Les traitements correspondent au régime thermique auquel ont été exposés les individus.



Ces résultats démontrent chez le puceron de la pomme de terre que les températures égales ou supérieures à 24 °C, que ce soit au cours du développement du puceron que lors de sa reproduction, réduisent significativement sa fécondité. Ces températures élevées ne sont pas exceptionnelles au Québec durant la saison estivale. En ce sens, le puceron de la pomme de terre, du moins la population que nous avons étudiée, semble moins adapté à des conditions de températures chaudes que son hôte, la pomme de terre (voir section 4.2.1), et que deux de ses principaux ennemis naturels, la coccinelle maculée (Wright et Laing 1978) et le parasitoïde *A. ervi*, lequel a développé une stratégie reproductive lui permettant de gérer sa production d'œufs selon la température. Ainsi, sur la base de ces résultats, la lutte biologique naturelle au puceron de la pomme de terre devrait se bonifier dans le cadre d'un scénario de réchauffement climatique au Québec.

Ces résultats font l'objet d'un article en cours de rédaction intitulé « How does temperature influence ovigeny index in an aphid parasitoid? » par Moiroux, J., G. Boivin & J. Brodeur.

#### ***4.2.4 Influence de la température sur le comportement de sélection de l'hôte chez A. ervi***

*Objectif.* L'originalité des sous-objectifs 4.2.4 et 4.2.5 a été d'intégrer des concepts issus de la théorie de recherche optimale de nourriture (« Optimal foraging theory ») et de la théorie d'allocation des sexes afin de déterminer de quelle façon le réchauffement du climat peut modifier les relations entre ravageurs et ennemis naturels par l'entremise de modifications du comportement. À notre connaissance, ces aspects n'ont jusqu'à présent jamais été traités.

Chez la majorité des espèces de parasitoïdes, les femelles n'exploitent que certains stades ou âges de l'hôte. Les modèles de stratégie optimale de recherche de nourriture prédisent que les femelles devraient sélectionner les stades/âges de l'hôte qui maximisent leur succès reproducteur, mais que les conditions environnementales peuvent modifier le seuil d'acceptabilité des hôtes (Pulliam 1974; Werner et Hall 1974; Charnov 1976). Nous avons cherché à déterminer si la température de développement et/ou la température de

ponte modifient le comportement de sélection des stades de l'hôte; des températures stressantes étant susceptibles d'entraîner l'acceptation d'hôtes de moins bonne qualité et donc d'augmenter le spectre d'hôtes parasités. Chez les parasitoïdes de pucerons du genre *Aphidius*, les stades larvaires préférés pour la ponte sont généralement les stades L2 et L3 (Colinet et al. 2005, He et Wang 2006); la survie et le succès reproducteur des descendants étant supérieurs dans ces stades (Henry et al. 2005;). Nous avons testé chez *A. ervi* l'hypothèse que les parasitoïdes devraient attaquer non seulement les stades L2 et L3 mais également les stades L1 et L4, moins profitables, lorsqu'en condition de température stressante.

*Méthodologie.* Nous avons observé les comportements de ponte de femelles parasitoïdes placées en présence de 15 pucerons respectivement de stades L1, L2, L3 et L4 à différents régimes thermiques. Nous avons également quantifié les comportements de défense exprimés par les pucerons (ruade, fuite, coups d'abdomen) puisque ceux-ci varient avec la température (Le Lann et al. 2011).

Dans le contexte du réchauffement climatique, la variabilité des températures devrait augmenter, avec des vagues de chaleur et de froid plus fréquentes. Au cours de leur développement et de leur vie adulte, les insectes pourront donc être soumis à des températures variables. Afin de différencier l'effet de la température lors du développement des immatures de celle rencontrée lors de la période de reproduction, nous avons réalisé trois types de traitements : (1) des pucerons et parasitoïdes élevés à 12, 20 ou 28°C et testés à ces mêmes températures (respectivement nommés traitements 12, 20 et 28), (2) des parasitoïdes élevés à 20°C puis transférés à 12 ou 28°C une heure avant de pondre (traitements 20-12 et 20-28), et (3) des parasitoïdes élevés à 12 ou 28°C puis transférés à 20°C une heure avant de pondre (traitements 12-20 et 28-20). Les températures de 12 et 28°C ont été choisies comme extrêmes car au-delà les déplacements d'*A. ervi*, et donc leur capacité à parasiter, sont affectés (Gilchrist 1996). De plus les durées de développement sont beaucoup trop longues et les taux d'émergence très faibles sous les 12°C.

*Résultats.* Nous avons observé que la température de développement, la température de ponte et leur interaction influençaient la sélection du stade de l'hôte chez *A. ervi* (GLM,  $z =$

-3.47,  $p < 0.001$ ) et les comportements de défense des pucerons ( $z = -2.939$ ,  $p = 0.003$ ). Les observations en conditions optimales d'élevage (20°C constant) confirment la tendance d'*A. ervi* à parasiter majoritairement les stades L2 et L3 (Figure 8a). Lorsque les parasitoïdes sont élevés et testés à haute température (28°C), ils échouent fréquemment à parasiter les pucerons de stades L2 et L3 (Figure 8b), lesquels se défendent plus activement qu'aux autres températures (Figure 8c). On observe alors une augmentation du taux de parasitisme chez les pucerons de stade L1, délaissés à 20°C. Les parasitoïdes élevés et testés à basse température (12°C) ne semblent faire aucune discrimination des stades de l'hôte et attaquent indifféremment tous les pucerons rencontrés (Figure 8a). Il est vraisemblable que la capacité à discriminer les hôtes via un contact antennaire soit réduite à 12°C. Nous avons noté une augmentation nette de tentatives de ponte sur des parties de la feuille de pomme de terre où aucun puceron n'était présent ( $z = 4.712$ ,  $p < 0.001$ ), ce qui laisse penser que des perturbations du système neuronal existent à basse température et affectent la capacité à localiser et discriminer les hôtes. À cette température, les mouvements de défenses des pucerons sont rares et très ralentis, ce qui explique le faible taux d'échec des parasitoïdes.

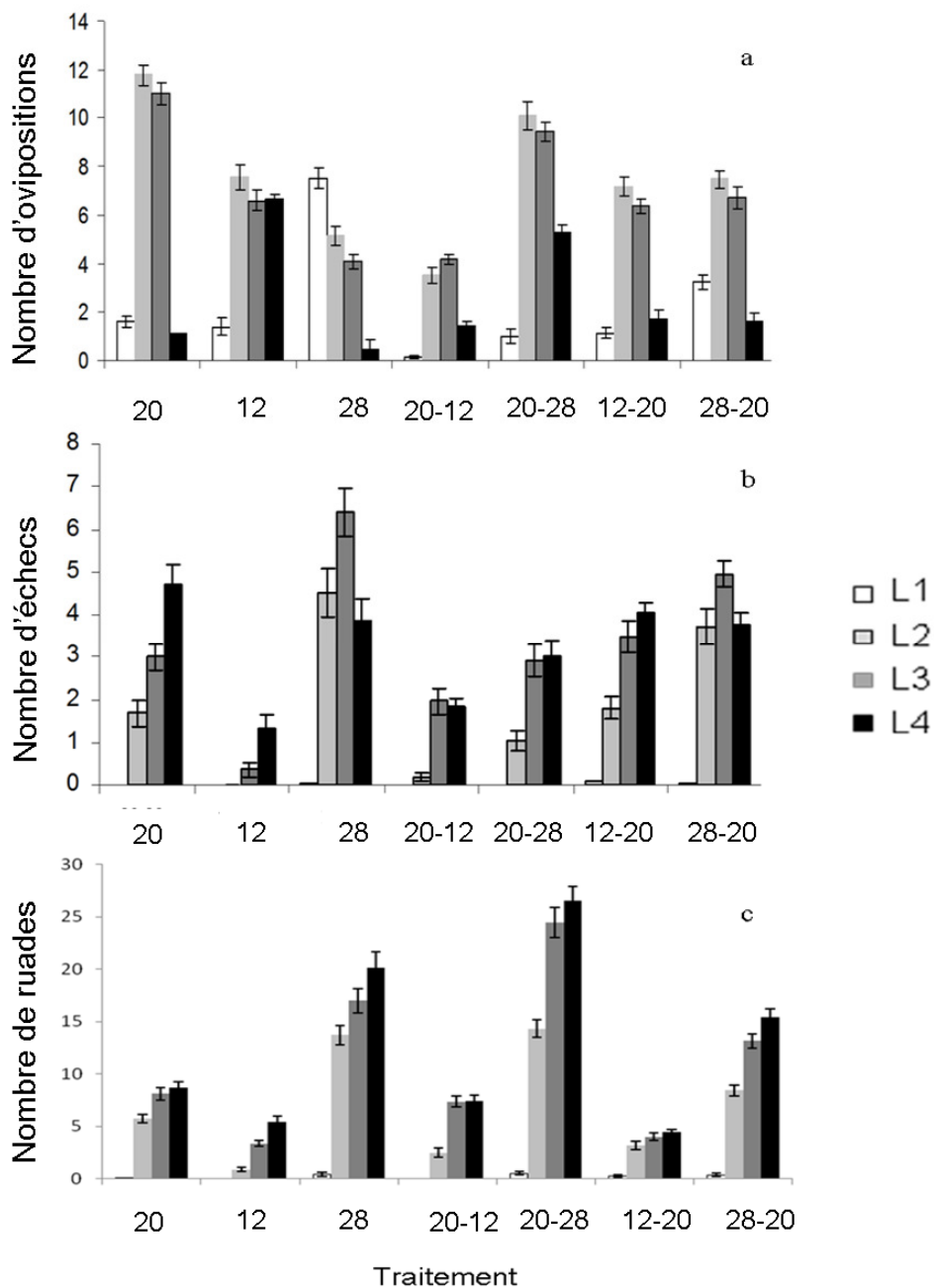
Les observations réalisées chez les femelles élevées à 20°C et transférées à 12 ou 28°C démontrent l'importance de la température lors des phases de parasitisme. En effet, alors que les femelles élevées à 28°C peinaient à parasiter les stades L2 et L3 et exploitaient le stade L1, celles élevées à 20°C et transférées à 28°C étaient suffisamment rapides pour éviter les ruades des pucerons et avaient un grand succès à parasiter les stades L2, L3 et L4 (Figure 8a). Une vague de chaleur pourrait donc être bénéfique en régulation biologique si la température de développement est non stressante. Au contraire, une vague de froid pourrait être néfaste, comme en témoigne le faible taux d'attaque décrit chez des femelles élevées à 20°C et testées à 12°C. On observe chez les individus élevés à 12 et 28°C puis transférés à 20°C, des comportements similaires à ceux observés chez des femelles élevées et testées à 20°C. Ceci confirme l'importance de la température lors de la phase de parasitisme sur le comportement des parasitoïdes et de leurs hôtes.

Plusieurs études ont identifié les conséquences éventuelles du réchauffement climatique sur les relations trophiques et les communautés, notamment quant aux réponses<sup>3</sup> fonctionnelles des ennemis naturels. Mais de nombreuses autres réponses comportementales des ennemis naturels aux changements climatiques demeurent très peu connues. Nos résultats suggèrent que la sélection des hôtes chez les parasitoïdes est non seulement influencée par la température à laquelle sont exposés les adultes mais également la température à laquelle ils se sont développés. Les femelles parasitoïdes sont plus enclines à prendre des risques et à sélectionner des hôtes de moindre qualité lorsqu'elles expérimentent des températures 'stressantes'. Dans un contexte de lutte biologique et de changement climatique, ces comportements suggèrent que certains parasitoïdes pourraient être moins efficaces.

Ces résultats seront publiés dans un article en révision et intitulé « Temperature influences host-instar selection in an aphid-parasitoid: a support for the relative fitness rule » par Moiroux, J., G. Boivin & J. Brodeur.

---

<sup>3</sup> La réponse fonctionnelle d'un ennemi naturel est le changement du taux d'exploitation d'une proie/hôte par un prédateur/parasitoïde résultant du changement de densité des proies/hôtes.



**Figure 8.** (a) Nombre moyen ( $\pm$ Erreur-standard) de pontes et de (b) tentatives de pontes ayant échoué chez les femelles *Aphidius ervi* placées en présence de 15 pucerons de stade L1, L2, L3 et L4 à différentes températures; et (c) du nombre de ruades effectuées par les pucerons lorsqu'ils étaient attaqués.

#### **4.2.5 Influence de la température sur l'allocation des sexes chez *Trichogramma euproctidis***

*Objectif.* Le sexe-ratio, c'est-à-dire la proportion de mâles dans une population donnée, est un élément important du calcul du taux d'accroissement naturel des populations, et donc un déterminant de la capacité des ennemis naturels à contrôler les populations de ravageurs. Chez les insectes haplodiploïdes, incluant les parasitoïdes, un descendant femelle est produit lorsque l'œuf est fécondé au moment de la ponte; dans le cas contraire, le mâle émerge d'œuf non fécondé. La femelle (mère) a un contrôle direct sur la fécondation en relâchant ou non du sperme emmagasiné dans sa spermathèque lors du passage de l'œuf à proximité de cet organe (Flanders 1956). La température peut dès lors modifier l'expression du sexe-ratio selon deux mécanismes : des changements comportementaux chez la mère lors de l'allocation des sexes et/ou des contraintes physiologiques. Pour ce deuxième mécanisme, l'effet de la température sur la physiologie de la mère et/ou sur les spermatozoïdes présents dans la spermathèque pourrait affecter la fécondation de l'œuf au moment de son passage devant la spermathèque. Un fils pourrait ainsi émerger, faute de fécondation, alors que la femelle avait « choisi » de pondre une fille,

Discriminer ces deux mécanismes s'avère fondamental afin de comprendre le rôle de la température dans la croissance des populations de parasitoïdes. Ce type d'étude demeure difficile à réaliser pour la grande majorité des parasitoïdes, dont *A. ervi*, puisque seul le sexe des œufs pondus peut être déterminé par une analyse génétique, alors que les processus cités opèrent avant même que l'œuf soit déposé dans l'hôte. Le genre *Trichogramma* constitue un modèle unique pour étudier l'allocation des sexes puisqu'il est possible de prédire quel sexe la femelle a « choisi » de pondre, en observant la séquence de ponte. La fécondation de l'œuf, et donc la production d'une femelle, se traduit par une pause dans les contractions abdominales de la femelle *Trichogramma* lors de la ponte alors qu'aucune pause ne survient lorsqu'un mâle est pondu.

*Méthodologie.* Nous avons élevé des femelles *T. euproctidis* à 24°C puis les avons placées en présence de 20 hôtes à 14, 24 ou 34°C afin de simuler une vague de froid ou de chaleur d'un écart de 10°C. Les comportements de ponte et de rejet d'hôtes après insertion de l'ovipositeur, le temps de résidence sur les agrégats d'hôtes et le sexe de chaque œuf

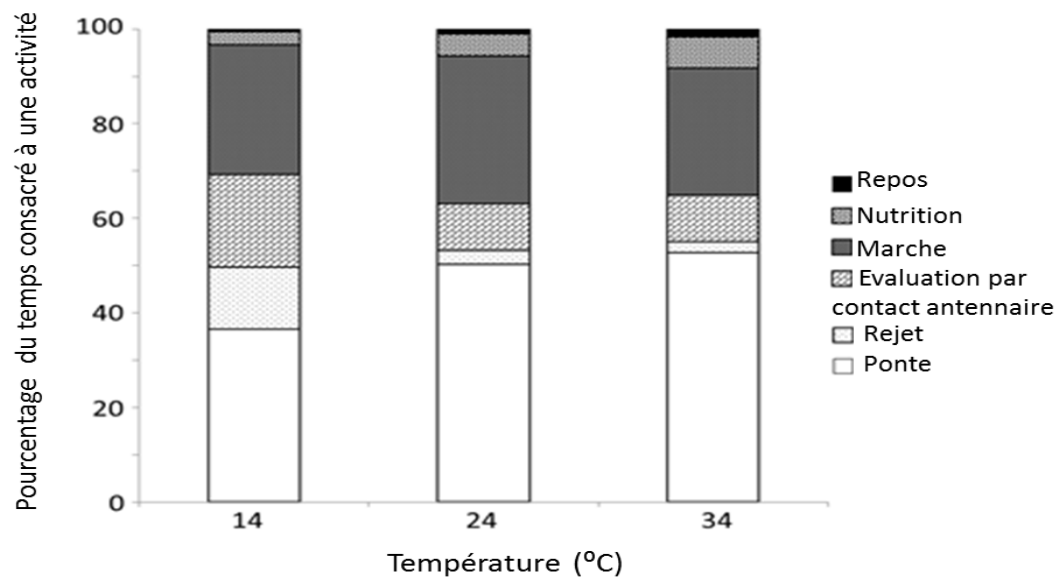
pondu, basé sur la présence/absence de pauses dans les contractions abdominales, ont été quantifiés. Ces œufs ont ensuite été élevés à 24°C puis le sexe émergeant était comparé au sexe prédit par l'observation afin de déterminer si d'éventuelles variations de sex-ratio en fonction de la température étaient le résultat d'une modification du comportement ou d'une contrainte physiologique lors de la fécondation de l'œuf.

*Résultats.* Nous avons tout d'abord observé que le temps passé sur un agrégat d'hôtes diminue lorsque la température augmente. Ceci s'explique en partie par les variations de vitesse de marche associées à la température. Néanmoins, la très forte augmentation du temps passé sur l'agrégat d'hôtes à basse température implique d'autres mécanismes. Nous avons observé que la capacité à discriminer des hôtes déjà parasités via un contact antennaire était réduite chez les femelles testées à 14°C (GLM,  $z = -3.63$ ,  $p < 0.001$ ); Figure 9). Ces femelles étaient capables de reconnaître des hôtes parasités uniquement après insertion de l'ovipositeur dans le corps de l'hôte, elles perdaient alors beaucoup de temps à évaluer les hôtes avec leurs antennes, à forer les hôtes puis les rejeter en comparaison des femelles testées à 24 et 34°C pour qui un simple contact antennaire suffisait. Une basse température pourrait affecter la production ou la perception des phéromones de marquage déposées par les femelles lors d'une ponte précédente et/ou affecter leur système neuronal.

Concernant les variations de sex-ratio selon la température, nous avons observé que les femelles trichogrammes pondaient davantage de mâles lorsqu'elles étaient confrontées à une hausse de température de 10°C (GLM,  $z = 4.12$ ,  $p < 0.001$ ). Une modification comportementale de l'allocation des sexes existe donc lorsque les femelles sont exposées à un pic de chaleur, probablement parce que le fitness des mâles est supérieure à haute température. De plus, bien qu'une baisse de température de 10°C n'affectait pas le sex-ratio déterminé par la femelle, plus de mâles que prévus émergeaient ( $V = 9$ ,  $p < 0.001$ ). Une contrainte physiologique s'exercerait donc à basse température, affectant la fécondation de l'œuf par le spermatozoïde et modifiant ainsi le sex ratio attendu (Figure 10).

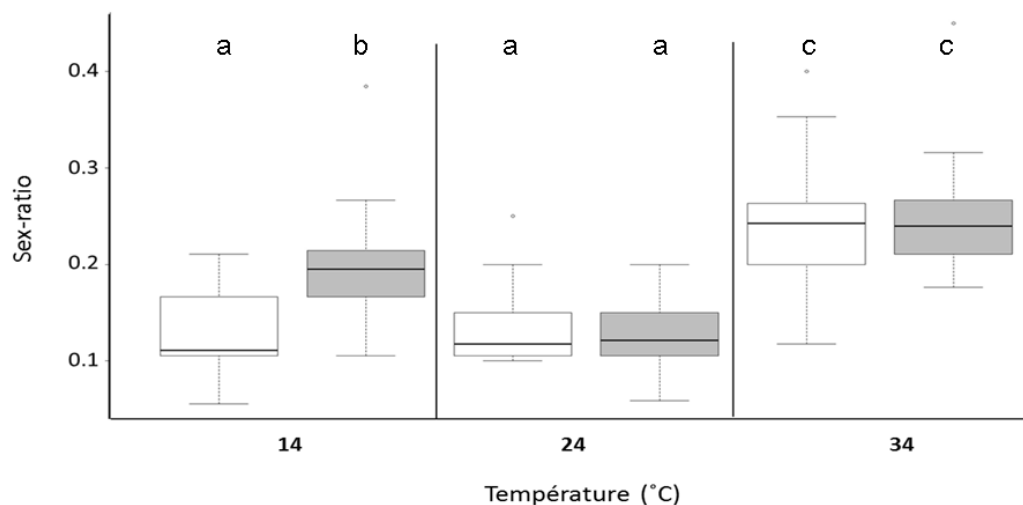
La température affecte donc le sex-ratio chez ces parasitoïdes, selon deux mécanismes différents à température basse et élevée. Ces variations de sex-ratio avec des variations soudaines de température pourraient avoir des conséquences importantes dans le futur étant donné l'augmentation de la variabilité de la température prédite, puisqu'une

diminution de 10°C résultait en une augmentation de 50% du sexe-ratio alors qu'une augmentation de température résultait en une augmentation de 65% du sexe-ratio. La réduction de la quantité de femelles, seules à réguler les ravageurs chez les parasitoïdes, pourrait donc libérer en partie les ravageurs du contrôle exercé par les parasitoïdes lors d'évènements climatiques extrêmes.



**Figure 9.** Répartition du temps passé à réaliser les différents comportements exprimés par une femelle *Trichogramma euproctidis* en présence de 20 hôtes à trois températures.





**Figure 10.** Variations du sexe-ratio (proportion de mâles) déterminé (blanc) par une femelle *Trichogramma euproctidis* et du sexe-ratio à l'émergence (gris) mesurés à trois températures en présence de 20 hôtes.

Ce travail fait l'objet d'un article scientifique en révision pour publication: Moiroux, J., J. Brodeur & G. Boivin. Sex ratio variations with temperature in an egg parasitoid: behavioural adjustment and physiological constraint.

#### **4.2.6 Impact de la température sur le temps de manipulation d'un prédateur aphidiphage**

*Objectif.* La réponse fonctionnelle (capacité d'un ennemi naturel à moduler sa consommation de proie en fonction de la densité de ces dernières) est un élément clé des relations prédateurs-proies. Cette 'qualité' est recherchée chez les agents de lutte biologique puisqu'elle leur permet d'attaquer un plus grand nombre de ravageurs par unité de temps lorsque les populations du ravageur augmentent. Des études récentes ont utilisé l'équation de la théorie métabolique en écologie (MTE; Metabolic theory of ecology) (Brown et al. 2004) pour quantifier l'effet de la température sur le paramètre '*Th*', soit le temps de manipulation (temps requis par un prédateur pour maîtriser et consommer sa proie), et prédire les conséquences du réchauffement climatique sur les populations de prédateurs. Mais nous connaissons peu les mécanismes physiologiques qui régulent le '*Th*' et comment ils varient en

fonction de la température. À l'aide de notre système plante-puceron-coccinelle (poivron-puceron vert du pêcher-coccinelle maculée), nous avons comparé les estimés de ' $Th$ ' tel que proposé dans les équations de la réponse fonctionnelle à ceux mesurés directement en laboratoire selon un gradient de températures.

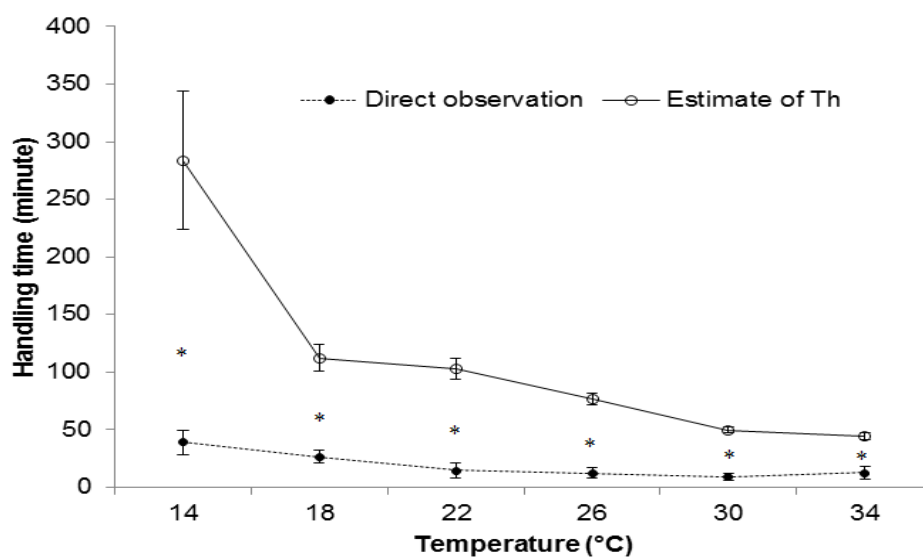
*Méthodologie.* Nous avons d'abord mesuré en laboratoire la réponse fonctionnelle de la coccinelle maculée lorsqu'exposée à huit densités de pucerons (5, 10, 15, 20, 30, 45, 60, et 90) et à six températures (14, 18, 22, 26, 30, et 34 °C) (Sentis et al. 2012). De l'équation de la réponse fonctionnelle, nous avons dérivé les estimés de ' $Th$ '. Puis, nous avons utilisé des caméras vidéo pour mesurer directement le temps de manipulation des pucerons par les coccinelles à différentes températures. Nous avons ensuite comparé les estimés de ' $Th$ ' avec les valeurs des observations directes et inclus par une approche de modélisation ces valeurs dans l'équation de la MTE.

*Résultats.* Tant les observations directes du temps de manipulation que les valeurs estimées de  $Th$  diminuent avec une augmentation de la température (Figure 11). Pour chacune des températures testées, les valeurs estimées de  $Th$  étaient supérieures aux valeurs empiriques et cette différence diminuait avec une augmentation de la température (Figure 11). Cela suggère que le taux de prédation n'est pas limité par le temps nécessaire pour maîtriser et consommer la proie mais probablement par le temps de digestion. En théorie (valeurs prédites), les prédateurs ont la capacité de capturer et de consommer un plus grand nombre de proies que ce qui est observé expérimentalement. Cette différence s'explique lorsque l'on inclut le temps nécessaire pour digérer la proie et assimiler les nutriments. Ainsi, pour chaque température testée, nous avons estimé la valeur corrigée du temps de digestion qui correspond à la longueur de la pause entre deux 'repas' chez le prédateur (Jeschke et al. 2002). La longueur de cette pause chez la coccinelle maculée a été estimée sur la base des données de temps de digestion mesurées par Gagnon et al. (2011). Finalement, nous avons calculé les relations entre la température et respectivement le temps de manipulation et le temps de digestion en incorporant les équations de la MTE.

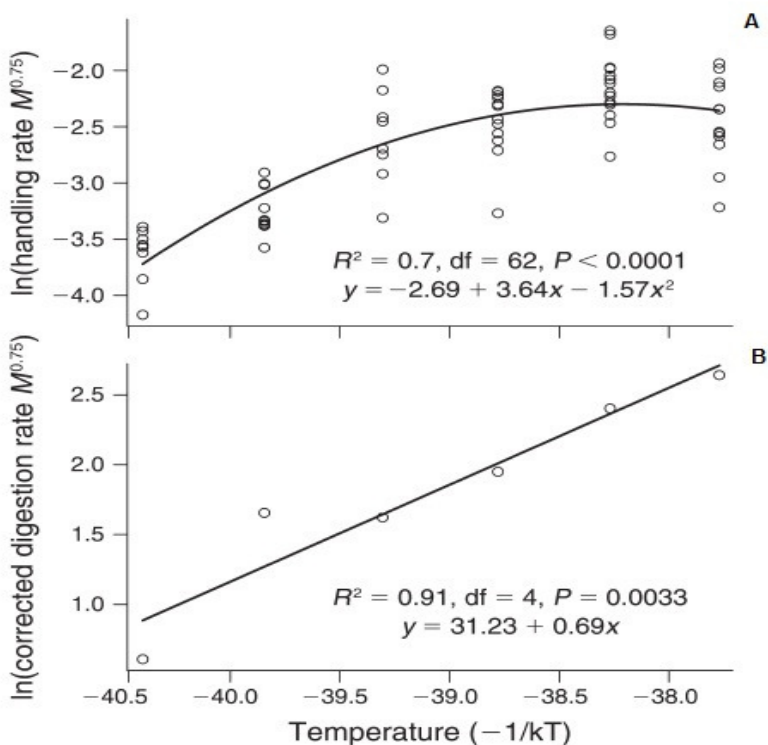
Au contraire de ce qui était prédit par la MTE, la relation entre la température et le taux de manipulation n'était pas linéaire (Figure 12a). Par contre, tel que prédit par la MTE, le taux corrigé de digestion augmentait exponentiellement avec la température (Figure 12b). Cette

analyse indique que le paramètre  $Th$  tel qu'utilisé dans les modèles actuels s'avère trompeur parce qu'il amalgame deux processus qui ont des réponses thermiques différents, la manipulation de la proie et sa digestion.

Ces résultats sont originaux et importants pour comprendre comment la température module les interactions entre un prédateur et sa proie. Nous savons que le temps de manipulation limite l'action des prédateurs à fortes densités de proies, un attribut non-recherché en lutte biologique, nous savons maintenant que cela est dû à la capacité (vitesse) de digestion du prédateur. Nous avons aussi démontré que la température influence le temps de manipulation et que cela s'exprime à la fois quant à la capacité de capturer une proie que de la digérer, des processus à la fois comportementale et physiologique. Notre étude révèle donc la nécessité d'identifier et de quantifier les composantes de base des interactions entre les espèces et d'examiner comment le réchauffement climatique influencera les mécanismes en présence. Cela afin de prédire les effets sur les dynamiques des populations, la structure des communautés et la lutte biologique. De plus, cette étude démontre qu'il est désormais essentiel de lier des modèles comportementaux et physiologiques dans l'étude des effets des changements climatiques sur les organismes.



**Figure 11.** Observations empiriques du temps de manipulation et estimé de la valeur  $Th$  (moyenne  $\pm$  SE) chez les larves de *Coleomegilla maculata* attaquant *Myzus persicae* à six températures. Pour chaque traitement, les astérisques indiquent une différence significative ( $P < 0.05$ ).



**Figure 12.** Les relations entre les taux (a) de manipulation d'une proie et (b) de digestion corrigée et l'inverse de la température ( $T$ , degrés Kelvin) paramétrisées avec la constante de Boltzmann ( $k$ ) chez les larves de la coccinelle maculée s'alimentant de pucerons vert du pêcher.

Ce travail fait l'objet d'un article scientifique publié dans la revue *Ecology*: Sentis, A., J.-L. Hemptinne & J. Brodeur. 2013. Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient. *Ecology* 94: 1675-1680 (Annexe 1).

#### 4.3 Le développement d'un Indice de Risque d'Altération (Objectif 2)

Le présent objectif vise à développer, valider et proposer un indice du risque d'altération (IRA) qui permettra de quantifier les probabilités que le synchronisme entre un ennemi naturel et un ravageur soit modifié par le réchauffement climatique. Cet outil pourra, à terme, permettre d'identifier les ravageurs spécifiques ou les types de ravageurs les plus

susceptibles d'échapper au contrôle de leurs ennemis naturels selon divers scénarios climatiques.

Deux paramètres physiologiques sont utilisés pour caractériser le développement d'un insecte en fonction de la température: la température de base ( $T_{Base}$ ), en dessous de laquelle aucun développement ne se produit, et la constante thermique, qui s'exprime en degré-jours (DJ), et qui définit le temps physiologique nécessaire pour le développement d'un organisme ectotherme (Trudgill et al. 2005). Lorsque ces paramètres physiologiques sont identiques entre un ravageur et son ennemi naturel, les variations de température auront un effet similaire sur les deux espèces et leur synchronisme sera maintenu (Gerard et al. 2013). Par contre, si l'un ou les deux paramètres varient entre les espèces, ce qui semble le cas pour la majorité des associations ravageurs-ennemis naturels, on prévoit que les deux espèces ne réagiront pas de façon similaire à des changements de température et que le synchronisme entre les deux espèces sera rompu. C'est donc en considérant ces deux paramètres physiologiques en fonction de températures variables que l'on peut comprendre l'effet du réchauffement climatique sur le synchronisme entre les ravageurs et les ennemis naturels et prédire les conséquences en lutte biologique.

Nous proposons ici d'utiliser les températures cardinales (température limite inférieure de développement, température de développement maximal et température limite supérieure de développement) et le taux maximal de développement des insectes pour développer l'IRA spécifique (IRAs). Nous présentons d'abord une approche originale de modélisation que nous avons mise au point pour estimer les températures cardinales de développement d'un insecte en fonction de la température. Tel que mentionné dans la revue de la littérature, les modèles existants ne permettent pas d'estimer précisément ces températures. Nous enchaînons par la suite avec le développement de l'IRA et sa validation à l'aide des données obtenues pour notre modèle pomme de terre-puceron-prédateur/parasitoïde.

#### **4.3.1 Estimation des températures cardinales et du taux maximal de développement**

*Objectif.* Le développement des insectes se caractérise par des courbes de réponse non-linéaires à la température. De nombreuses équations ont été proposées dans la

littérature et plusieurs expriment adéquatement cette réponse à la température. Toutefois, ces équations varient en termes de complexité, de nombre de paramètres à estimer et selon la signification biologique des paramètres. Ces critères sont importants lors de la sélection de l'équation à utiliser dans le cadre d'études sur l'impact de la variabilité climatique et des changements climatiques. Notre objectif premier pour chacune des espèces étudiées est de déterminer leur taux maximal de développement ( $D_{max}$ ) et leurs températures cardinales, soit la température limite inférieure de développement ( $T_{inf}$ ), la température de développement maximal ( $T_{Dmax}$ ), souvent identifiée dans la littérature comme la température optimale de développement ( $T_{Opt}$ ), et la température limite supérieure de développement ( $T_{sup}$ ). Ces paramètres identifient donc les températures au-dessous ( $T_{inf}$ ) et au-dessus ( $T_{sup}$ ) desquelles l'insecte ne peut se développer, ainsi que la température ( $T_{Dmax}$ ) où le taux de développement est équivalent à  $D_{max}$ . Dans les prochains paragraphes, les paramètres  $T_L$  et  $T_U$  seront respectivement utilisés dans les équations proposées comme des estimateurs mathématiques de  $T_{inf}$  et  $T_{sup}$ , lesquels sont considérés comme les valeurs biologiques réelles pour une espèce donnée. L'approche que nous avons préconisée nous permet dans un premier temps de comparer diverses équations issues de la littérature, d'identifier leurs forces et faiblesses, puis d'en sélectionner une (équation YanHunt) afin de développer un modèle plus performant pour décrire le développement d'un organisme ectotherme dans les zones des températures minimale et maximale de développement.

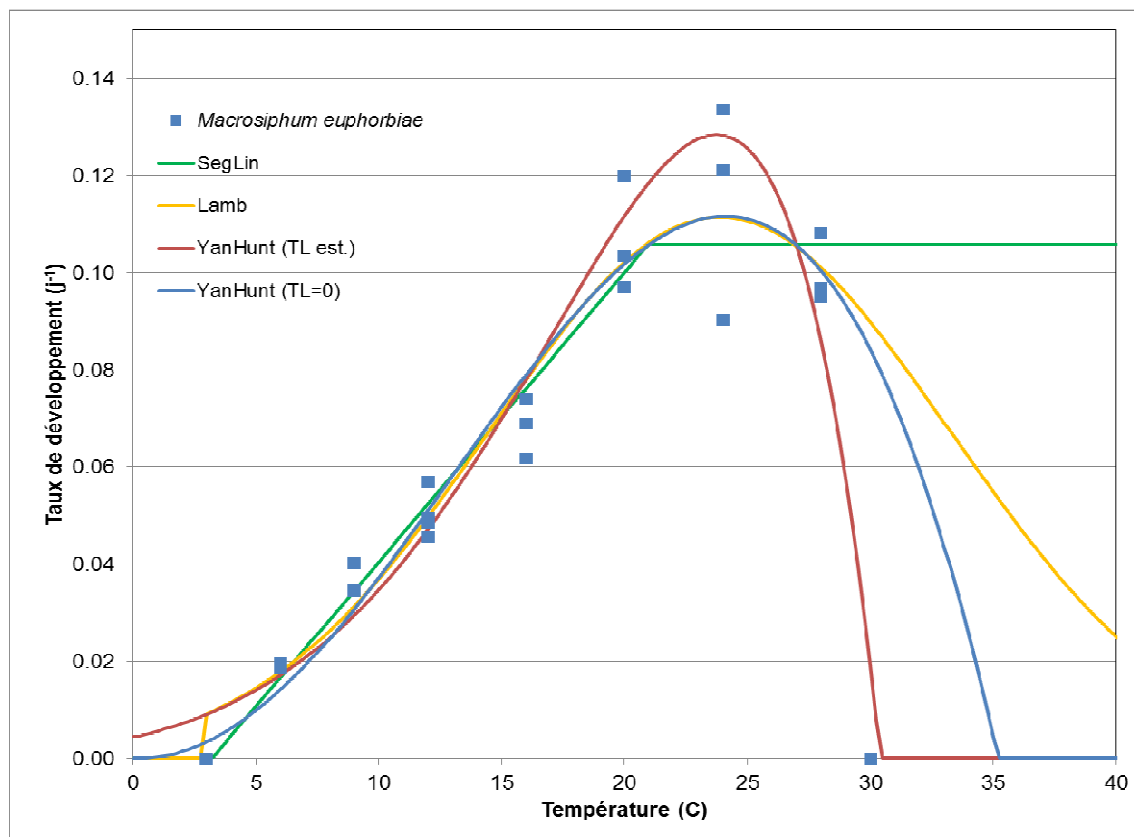
*Méthodologie.* Dans le cadre de notre étude, les équations suivantes ont été retenues et évaluées : (1) l'approche utilisant deux segments linéaires (SegLin2), (2) l'équation proposée par Lamb (1992) et (3) deux équations proposées par Yan & Hunt (1999), une première où le paramètre  $T_L$  doit être estimé [YanHunt ( $T_L$  est.)] et l'autre où le paramètre  $T_L = 0$  [YanHunt ( $T_L=0$ )]. Ces équations sont illustrées à la figure 13. L'approche SegLin2 évolue de façon linéaire de  $T_L$  à  $T_{Dmax}$  et demeure constante à des températures  $\geq T_{Dmax}$ . Elle permet d'estimer directement à partir des équations, les valeurs de  $D_{max}$ ,  $T_L$  et  $T_{Dmax}$ . L'équation de Lamb évolue de façon non-linéaire avec une évolution croissante jusqu'à  $T_{Dmax}$  et décroissante par la suite. Cette équation permet d'estimer directement seulement les valeurs de  $D_{max}$  et  $T_{Dmax}$ . Lamb (1992) suggère d'utiliser la valeur de la température à 8% de  $D_{max}$  comme estimateur de  $T_{inf}$ . Ces deux approches sont biologiquement peu réalistes respectivement dans leur phase 'constante' et 'décroissante' mais elles font partie du processus d'évaluation de diverses équations mathématiques et permettent également de

justifier l'utilisation d'équations plus performantes que celles utilisées dans la littérature. Les équations YanHunt ( $T_L$  est.) et YanHunt ( $T_L=0$ ), évoluent aussi de façon non-linéaire. Toutefois, ces deux équations permettent une estimation directe de tous les paramètres désirés pour caractériser la réponse à la température d'une espèce ectotherme, soit  $D_{max}$ ,  $T_L$ ,  $T_{Dmax}$  et  $T_U$ . Nous avons sélectionné pour notre modélisation l'équation YanHunt ( $T_L=0$ ) à la suite d'essais préliminaires. Les conclusions des travaux préliminaires qui ont mené à la sélection de l'équation YanHunt ( $T_L=0$ ), ainsi que le détail de chacune des trois autres équations seront publiées dans un article intitulé 'A modified modeling approach to estimate thermal limits of arthropods'. Les caractéristiques de l'équation de YanHunt ( $T_L=0$ ) d'où origine la suite de notre travail sont présentées ci-dessous :

Pour  $T \leq T_{Inf}$  ou  $T \geq T_{Sup}$  :  $D = 0$

$$\text{Pour } T_{Inf} < T < T_{Sup} : D = D_{max} \left( \frac{T_U - T}{T_U - T_{Dmax}} \right) \left( \frac{T}{T_{Dmax}} \right)^{\frac{T_{Dmax}}{T_U - T_{Dmax}}}$$

- Où
- T : température
  - D : taux de développement à la température T
  - $D_{max}$  : taux de développement maximal à la température  $T_{Dmax}$
  - $T_L$  : température estimée de limite inférieure de développement
  - $T_{Dmax}$  : température de développement maximal
  - $T_U$  : température estimée de limite supérieure de développement



**Figure 13.** Courbes de réponses à la température obtenues à l'aide de différentes équations calibrées avec le jeu de données obtenu en laboratoire pour *Macrosiphum euphorbiae*.

Toutes les équations ont été à ce jour évaluées pour 22 espèces d'insectes, soit 10 ravageurs, 11 parasitoïdes et 1 prédateur (Tableau 1). Les temps de développement à différentes températures ont été obtenus par expérimentation au laboratoire dans le cadre de ce projet (noms en caractère gras) ou de la banque de données numérisée sur les réponses thermiques des insectes ravageurs et leurs ennemis naturels (noms en caractères normaux) que nous avons réalisée également dans le cadre de ce projet (voir section 5). Les temps de développement de chaque espèce ont tous été transformés en taux de développement ( $1 / \#$  jrs) pour chaque température afin d'effectuer les régressions non-linéaires permettant l'estimation des valeurs des paramètres de chacune des équations. Pour les jeux de données dans lesquels des valeurs nulles de taux de développement à basse et/ou haute températures étaient disponibles,  $T_{\text{Inf}}$  et  $T_{\text{Sup}}$  ont été estimées en calculant la moyenne des deux températures consécutives où le développement était nul et différent de zéro.



**Tableau 1.** Liste des espèces de ravageurs, de parasitoïdes et de prédateurs évaluées pour la sélection du modèle de réponse à la température et l'estimation des températures pour les taux de développement des seuils inférieur ( $T_{Inf}$ ), maximal ( $T_{Dmax}$ ) et supérieur ( $T_{Sup}$ ).

<b>Herbivore (Hôte)</b>	<b>Parasitoïde #1</b>	<b>Parasitoïde #2 ou Prédateur</b>
<i>Aphis pomi</i>	<b><i>Aphidius ervi</i></b>	
<i>Aphis gossypii</i>	<i>Aphidius matricariae</i>	<i>Aphidius colemani</i>
<i>Bemisia argentifolii</i>	<i>Eretmocerus furuhashii</i>	
<i>Diaprepes abbreviatus</i>	<i>Quadrastichus haitiensis</i>	<i>Fidiobia dominica</i>
<i>Drosophila melanogaster</i>	<i>Leptopilina boulardi</i>	
<i>Gonipterus scutellatus</i>	<i>Anaphes nitens</i>	
<i>Heliothis virescens</i>	<i>Trichogramma pretiosum</i>	
<i>Listronotus oregonensis</i>		
<b><i>Macrosiphum euphorbiae</i></b>	<b><i>Aphidius ervi</i></b>	<b><i>Coleomegilla maculata</i></b>
<i>Musca domestica</i>	<i>Spalangia cameroni</i>	<i>Muscidifurax raptor</i>

*Résultats.* Bien que les équations SegLin2, Lamb, YanHunt ( $T_L$  est.) et YanHunt ( $T_L=0$ ) aient été évaluées pour les 22 espèces d'insectes sélectionnées (Tableau 1), afin de simplifier la présentation des résultats, nous ne présentons ici que les courbes de développement obtenues pour le puceron de la pomme de terre (Figure 13) et les résultats des analyses de régressions non-linéaires pour chacune des trois espèces de notre modèle biologique (Tableaux 2 à 4). Les résultats pour ces trois insectes sont représentatifs de l'ensemble des espèces évaluées dans le cadre de notre étude. L'annexe 2 présente les résultats pour 9 autres espèces d'herbivores et 10 autres espèces de parasitoïdes. Voici les grandes lignes des résultats obtenus pour les estimations des températures cardinales et du taux maximal de développement des différentes espèces:

- L'équation YanHunt ( $T_L=0$ ) fournit en général la meilleure caractérisation de réponse à la température des 4 approches évaluées et ce, avec seulement 3 paramètres à estimer, soit  $D_{max}$ ,  $T_{Dmax}$  et  $T_U$ .
- L'équation de YanHunt ( $T_L$  est.), avec 4 paramètres à estimer, soit  $D_{max}$ ,  $T_L$ ,  $T_{Dmax}$  et  $T_U$ , requiert au minimum 5 observations de taux de développement en fonction de la température, ce qui limite son application par rapport aux 3 autres équations. De plus, des valeurs négatives de  $T_L$  sont régulièrement obtenues lors des analyses de régression non-linéaire;
- Toutes les équations sont efficaces dans leur caractérisation de l'effet de la température dans la phase plutôt linéaire de développement entre  $T_{Inf}$  et  $T_{Dmax}$ .

D'ailleurs, des valeurs équivalentes de  $D_{max}$  et  $T_{Dmax}$  ont été obtenues avec les 4 équations.

- Les équations SegLin2 et Lamb ne permettent pas une estimation adéquate de  $T_{Sup}$ , mais ce sont avérées nécessaires pour justifier notre démarche en modélisation.
- L'équation de Lamb ne fournit pas d'estimation directe de  $T_L$ .  $T_{Inf}$  est estimée à 8 %  $D_{max}$ , tel que proposé par Lamb (1992).

**Tableau 2.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées au puceron de la pomme de terre (*Macrosiphum euphorbiae*).

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,11	3,2	0,0	21,0	-	-
Lamb	0,11	2,9	8,0	23,9	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,13	-25,0	0,0	23,8	30,4	0,0
Yan & Hunt ( $T_L=0$ )	0,11	0,0	0,0	24,1	35,2	0,0
Yan & Hunt ( $T_L=0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,11	4,5 <sup>a</sup>	7,2 <sup>a</sup>	24,1	29,0 <sup>a</sup>	83,3 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement déterminés en laboratoire et les %  $D_{max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau 3.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à *Aphidius ervi*, un parasitoïde du puceron de la pomme de terre.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,073	3,7	0,0	21,6	-	-
Lamb	0,075	2,9	8,0	25,2	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,076	-7,2	0,0	25,3	35,3	0,0
Yan & Hunt ( $T_L=0$ )	0,075	0,0	0,0	25,6	38,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L=0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,075	4,5 <sup>a</sup>	7,3 <sup>a</sup>	25,6	29,0 <sup>a</sup>	94,0 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement déterminés en laboratoire et les %  $D_{max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau 4.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à la coccinelle maculée (*Coleomegilla maculata*), un prédateur du puceron de la pomme de terre.

Approche	$D_{Max}$ ( $j r^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,10	13,1	0,0	33,4	-	-
Lamb	0,10	12,1	8,0	37,6	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,10	-2,5	0,0	35,6	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L=0$ )	0,10	0,0	0,0	35,4	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L=0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,10	14,0 <sup>a</sup>	10,3 <sup>a</sup>	24,1	34,5 <sup>a</sup>	99,6 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  estimées à partir des taux de développement déterminés en laboratoire et %  $D_{max}$  estimés à ces températures.

Ces résultats et observations nous ont donc permis de sélectionner l'équation YanHunt ( $T_L=0$ ) comme équation à privilégier pour les étapes subséquentes de l'élaboration de l'IRA<sub>S</sub>. Toutefois, pour les jeux de données où des valeurs nulles de taux de développement à basse et/ou haute températures étaient disponibles, les valeurs de  $T_L$  et  $T_U$  obtenues par régression non-linéaire sous-estimaient  $T_{Inf}$  et surestimaient  $T_{Sup}$ , respectivement. Ces dernières valeurs ont donc été estimées à partir des observations en calculant la moyenne des deux températures consécutives où le développement était nul et différent de zéro. Les résultats sont présentés pour l'équation YanHunt ( $T_L=0$ ) limitée à  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  dans les tableaux 2 à 4 pour *M. euphorbiae*, *A. ervi* et *C. maculata*, respectivement. De plus, les pourcentages du taux maximal de développement à  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  ont été calculés à titre indicatif pour déterminer si ce type d'information pourrait être utilisé pour des espèces où des valeurs nulles de taux de développement à basse et/ou haute températures ne sont pas disponibles. Pour les 3 espèces présentées, les pourcentages se situent entre 7,2 et 10,3 % à  $T_{Inf}$  et entre 83,3 et 99,6 % à  $T_{Sup}$ . Plus de jeux de données seront nécessaires pour évaluer si des patrons généraux se dessinent au sein de différents taxons ou groupes fonctionnels d'insectes.

Il est important de rappeler que les valeurs des paramètres de développement sont des valeurs estimées dont la précision dépend de la quantité et de la qualité des données

obtenues expérimentalement sur la relation entre la température et le taux de développement d'une espèce. Les températures  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  en particulier restent difficiles à mesurer avec précision en raison de la mortalité associée au développement à des températures proches des limites inférieures et supérieures et de la nécessité d'extrapoler à partir des températures pour lesquelles suffisamment de données sont obtenues (Régnière et al. 2012).

#### **4.3.2 Développement de l'Indice de Risque d'Altération spécifique (IRA<sub>s</sub>)**

Chaque organisme possède sa propre signature en termes de taux maximal de développement et de réponse à la température. Cette signature a été caractérisée à l'aide de l'équation de YanHunt ( $T_L=0$ ) limitée à  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  pour chacune des espèces. Nous proposons d'élaborer un indice de risque d'altération spécifique (IRA<sub>s</sub>) à des couples ravageurs-ennemis naturels qui permettrait de comparer des espèces de niveaux trophiques différents ayant des réponses thermiques différentes. Cet indice vise aussi à intégrer l'ensemble des paramètres ( $D_{max}$ ,  $T_{Inf}$ ,  $T_{Dmax}$  et  $T_{Sup}$ ) qui ont été utilisés pour déterminer la réponse respective de chaque espèce à la température.

*Methodologie.* Pour déterminer l'IRA<sub>s</sub>, le nombre de degrés-jours requis pour compléter le cycle ( $DJ_{Max}$ ) de chacun des insectes doit dans un premier temps être obtenu avec l'équation suivante :

$$DJ_{Max} = (T_{Dmax} - T_{Inf}) * (1 / D_{max}) \text{ où:}$$

$DJ_{Max}$  = le nombre de degrés-jours requis pour compléter le cycle de développement d'un insecte

$T_{Dmax}$  = la température de développement maximal

$T_{Inf}$  = la température limite inférieure de développement

$D_{max}$  = le taux maximal de développement

Ensuite, les degrés-jours sont calculés à une température constante ( $DJ_T$ ), ce qui a été obtenu avec l'équation suivante :

$$DJ_T = (T_{Dmax} - T_{Inf}) * (f(T) / D_{max}) \text{ où}$$

$DJ_T$  = Degrés-jours calculés à une température constante

où  $f(T)$  est l'équation de YanHunt ( $T_L=0$ ) limitée à  $T_{inf}$  et  $T_{sup}$  calculée à une température  $T$ . Le nombre de jours requis pour compléter le cycle de vie ( $nJ_T$ ) peut donc être estimé en divisant  $DJ_{Max}$  par  $DJ_T$ , soit :

$$nJ_T = DJ_{Max} / DJ_T$$

ou par déduction mathématique :

$$nJ_T = 1 / f(T)$$

Finalement, l'IRA<sub>S</sub> proposé peut donc être déterminé à chaque température en divisant le nombre de jours requis pour compléter le cycle de l'ennemi naturel (parasitoïde ou prédateur) ( $nJP_T$ ) par celui du ravageur ( $nJH_T$ ) :

$$IRA_S(T) = nJP_T / nJH_T$$

ou par déduction mathématique

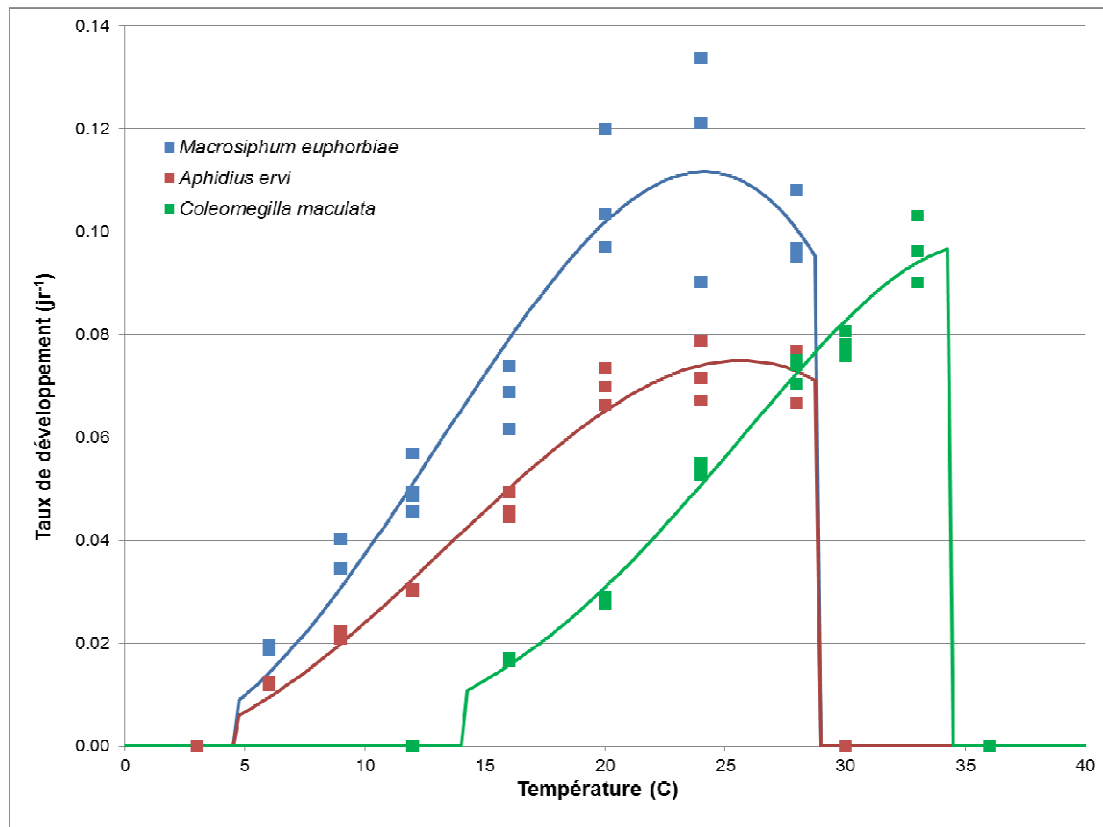
$$IRA_S(T) = f_H(T) / f_P(T)$$

où  $f_H(T)$  et  $f_P(T)$  sont les réponses à la température de l'hôte et de l'ennemi naturel, tel que déterminées selon l'équation de YanHunt ( $T_L=0$ ) limitée à  $T_{inf}$  et  $T_{sup}$ . Lorsque la valeur de l'IRA<sub>S</sub>(T) s'approche de l'unité à toutes les températures évaluées, les deux espèces d'insectes répondent aux changements de température de façon similaire. Dans ce cas, nous attendons que le synchronisme actuel ne soit pas affecté par des changements de température. Une valeur supérieure à l'unité indique un cycle de vie plus long pour l'ennemi naturel que pour l'hôte, alors qu'une valeur inférieure indique un cycle de vie plus court. Pour une association spécifique d'insectes, cette valeur de l'IRA<sub>S</sub> peut varier selon la température utilisée dans le modèle.

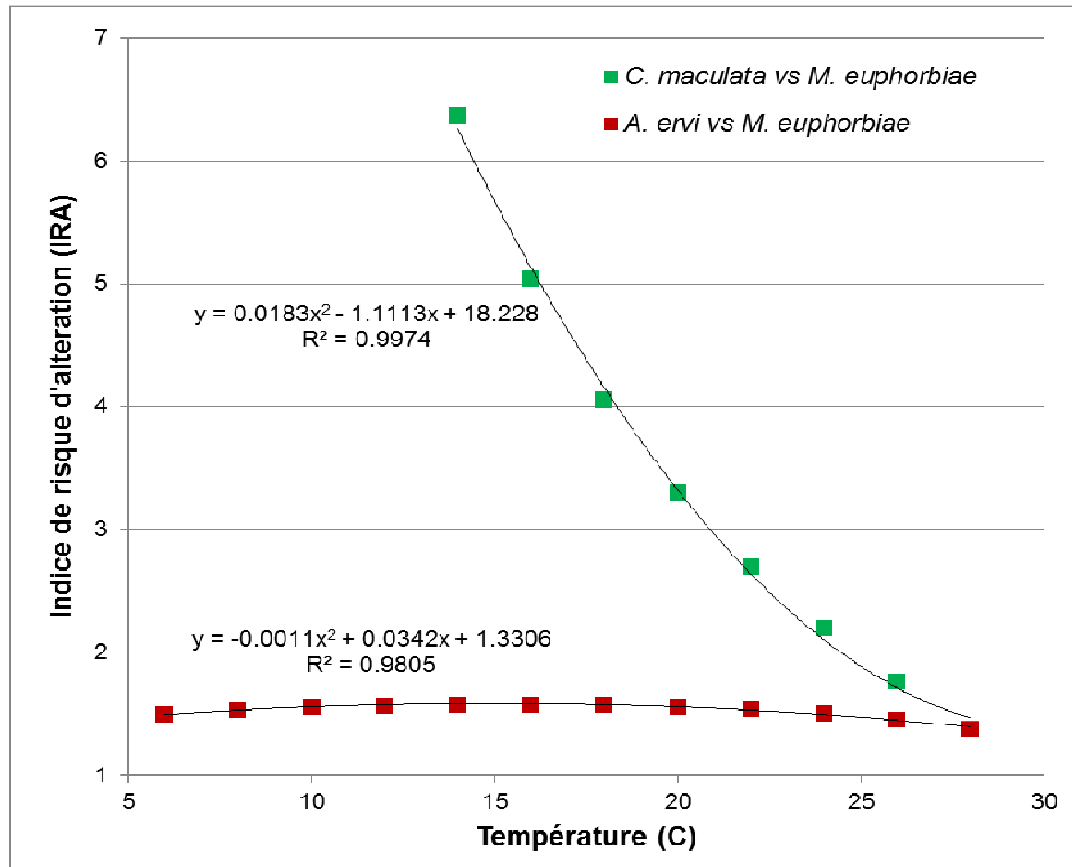
*Résultats.* Nous avons produit un Indice de Risque d'Altération (IRA) qui compare les réponses aux températures d'espèces de niveaux trophiques différents. Nous avons appelé cet indice l'IRA spécifique (IRA<sub>S</sub>) puisqu'il décrit les réponses actuelles des espèces à la température mais ne peut être utilisé pour simuler les réponses d'espèces suivant différents

scénarios climatiques (voir section 4). Par contre, nous pouvons estimer le degré de susceptibilité au réchauffement climatique des associations ravageurs-ennemis naturels par l'entremise de l'IRA<sub>S</sub> décrivant leur relation.

Nous utilisons notre modèle biologique pour illustrer ici comment fonctionne l'IRA<sub>S</sub>. Alors que *M. euphorbiae* et *A. ervi* ont des courbes de réponse à la température assez similaires, *C. maculata* répond différemment, surtout aux températures élevées (Figure 14). C'est en se basant sur ces caractéristiques que deux IRA<sub>S</sub> ont été calculé, un premier pour l'association entre *M. euphorbiae* et *A. ervi* et un second pour l'association entre *M. euphorbiae* et *C. maculata* (Figure 15). Le fait que l'IRA<sub>S</sub> reste relativement stable entre *M. euphorbiae* et *A. ervi* en fonction de la température suggère que ce couple hôte-parasitoïde ne devrait pas être grandement affecté par une augmentation des températures moyennes. Puisque les deux espèces répondent de façon similaire aux températures, leur développement demeurera synchronisé (Gerard et al. 2013). Par contre, seul un IRA dynamique permettra de simuler le synchronisme des populations selon différents scénarios climatiques (voir section 4) et donc de valider cette prédiction quant à la stabilité de l'association entre le puceron et son parasitoïde.



**Figure 14.** Courbes de réponses à la température obtenues à l'aide de l'équation Yan & Hunt ( $T_L=0$ ) limitée aux températures de seuils inférieur ( $T_{\text{Inf}}$ ) et supérieur ( $T_{\text{Sup}}$ ) à partir des jeux de données obtenus en laboratoire pour *Macrosiphum euphorbiae*, *Aphidius ervi* et *Coleomegilla maculata*.



**Figure 15.** Illustration des indices de risque d'altération spécifique (IRA<sub>S</sub>) exprimés en fonction de la température pour les couples hôte-prédateur (*Macrosiphum euphorbiae* et *Coleomegilla maculata*) et hôte-parasitoïde (*M. euphorbiae* et *Aphidius ervi*).

Par contre, l'IRA<sub>S</sub> entre *M. euphorbiae* et *C. maculata* illustre une relation nettement différente (Figure 14). Alors qu'à basse température le développement de *C. maculata* est beaucoup plus long que celui de *M. euphorbiae*, lorsque la température augmente, le taux de développement de *C. maculata* augmente proportionnellement plus rapidement que celui de *M. euphorbiae*. La courbe se rapproche d'un IRA de 1 à haute température ce qui suggère que si les températures moyennes augmentent, *C. maculata* aura l'opportunité de réaliser un plus grand nombre de générations par année et donc, potentiellement, d'effectuer un meilleur contrôle des populations du puceron de la pomme de terre. Bien évidemment, l'IRA<sub>S</sub> ne nous indique pas si le synchronisme entre les deux espèces sera conservé ou perdu, mais le fait que *C. maculata* soit une espèce généraliste suggère que même si son émergence n'est plus synchronisée avec celle de *M. euphorbiae*, la coccinelle aura la capacité de se nourrir sur



d'autres espèces de pucerons. Dans cet exemple, l'herbivore est une espèce multivoltine, dont les générations se chevauchent, et le prédateur est une espèce généraliste pouvant utiliser plusieurs ressources de l'environnement. Cela suggère que dans des conditions de températures plus chaudes, le prédateur pourra augmenter le nombre annuel de ses générations plus rapidement que l'herbivore et donc que sa réponse numérique sera plus grande.

#### **4.4 Adapter au modèle biologique quelques scénarios de changements climatiques sur le territoire québécois (Objectif 3)**

*Objectif.* À ce stade des connaissances de l'impact des changements climatiques sur les interactions trophiques et la lutte biologique en agriculture, notre projet s'est avéré résolument exploratoire. Le développement d'un indice de risque d'altération spécifique ( $IRA_s$ ) offre désormais un outil de prédiction et d'aide à la décision afin d'identifier les systèmes cultureux, principalement les insectes ravageurs qui les exploitent, qui seront les plus à risque dans le contexte d'un réchauffement climatique au Québec. De plus, l' $IRA_s$  permet de cibler les agents de lutte biologique qui seront les plus susceptibles de s'adapter aux changements climatiques et de maintenir un niveau adéquat de synchronisme avec les ravageurs. Par contre l' $IRA_s$ , même s'il permet de visualiser le niveau de stabilité des relations entre herbivore et ennemis naturels, ne permet pas de modéliser la réponse de ces relations en fonction de l'accumulation de degré-jours. Il s'agit donc d'un indice qualitatif qui indique si oui ou non une relation herbivore-ennemis naturels est stable. L'étape suivante serait la création d'un indice quantitatif, l'IRA dynamique ( $IRA_d$ ), qui simulerait le développement de chaque espèce impliquée et prédirait, selon des données de températures issues de scénarios climatiques, à partir de quelle température et à quel moment une relation herbivore-ennemis naturels cesserait d'exister.

*Méthodologie.* Afin d'établir l'impact des changements climatiques et de la variabilité spatio-temporelle sur l'IRA, des données climatiques quotidiennes de toutes les régions agricoles du Québec, sur deux périodes de 30 ans, soit le passé récent (1971-2000) et le futur proche (2041-2070), ont été obtenues et intégrées dans CIBIOG2 (Centre de traitement

spatio-temporel de modèles bioclimatiques), un système informatique dédié aux opérations de modélisation bioclimatique et de cartographie effectuées par l'équipe de recherche en bioclimatologie et de modélisation d'Agriculture et Agroalimentaire Canada (AAC) à Saint-Jean-sur-Richelieu.

Pour le passé récent, la base de données climatiques quotidiennes à un maillage de 10 km de résolution, développée par Agriculture et Agroalimentaire Canada et couvrant l'ensemble des régions agricoles du Canada, a été utilisée pour générer les jeux de données ( $T_{\max}$ ,  $T_{\min}$ , Précipitations) requis pour chacune des années et pour l'ensemble des régions agricoles du Québec. Pour la période du futur proche, 14 scénarios de changements climatiques ont été générés à partir de différentes combinaisons de modèles de climat global (MCG) et de modèles régionaux de climat (MRC), selon les recommandations de l'équipe des scénarios climatiques d'Ouranos. Cet ensemble de simulations climatiques permet de tenir compte de l'incertitude due aux imperfections des modèles climatiques, au scénario d'émission d'aérosol et de gaz à effet de serre, à la variabilité naturelle du climat ainsi qu'à la méthode de désagrégation ou de régionalisation. Les scénarios climatiques ont aussi été produits à un maillage de 10 km de résolution, en combinant les données observées aux scénarios de changement climatique avec une méthode quantile-quantile de mise à l'échelle journalière (Mpelasoka et al. 2009).

L'IRA spécifique ( $IRA_S$ ) répond bien à un des objectifs de notre projet, c'est-à-dire d'identifier les associations ravageurs-ennemis naturels qui sont susceptibles de disparaître suite à une perte de synchronisme. Tel que mentionné ci-haut, l' $IRA_S$  décrit une relation actuelle entre deux espèces et ne peut être utilisé pour simuler la relation de synchronisme sous un régime de températures quotidiennes variables. Si on désire connaître l'horizon temporel où une perte de synchronisme peut se produire, il est nécessaire d'utiliser l' $IRA_D$  qui permettra d'utiliser des scénarios climatiques pour suivre, année après année, les changements de synchronie entre espèces de niveaux trophiques différents. En termes conceptuels, l' $IRA_D$  devra intégrer, en plus des notions de réponses thermiques élaborées pour l' $IRA_S$ , plusieurs facteurs comme i) l'émergence printanière des différentes espèces de ravageurs associés à une culture, ii) la prédiction des stades sensibles du ravageur pendant son cycle de vie et iii) leur capacité d'adaptation génétique ou phénotypique en réponse à un

climat en évolution. Ce dernier point sur la capacité des insectes à s'adapter aux changements environnementaux devrait conférer une meilleure fiabilité à l'IRA<sub>d</sub>. En effet, on retrouve à l'intérieur des populations d'insectes une variabilité inter-individuelle et inter-populationnelle dans leurs réponses aux températures. Même lorsque les températures dépassent les optima pour la moyenne de la population, certains individus peuvent perpétuer la relation herbivore-ennemi naturel. Bien évidemment, cette plasticité phénotypique a une limite qui pourra être franchie dans le futur selon l'ampleur du réchauffement climatique. Les données sur la réponse des insectes aux températures qui seront utilisées par les IRA<sub>s</sub> et l'IRA<sub>d</sub> renferment déjà une bonne part de l'information nécessaire pour intégrer cette plasticité phénotypique. Les niveaux de variabilité observés dans ces données résultent en partie de cette plasticité.

Dans le cadre du présent projet, nous avons pu développer et tester l'IRA<sub>s</sub>. Nous avons également conceptualisé l'IRA<sub>D</sub> et généré les bases de données propres aux différents scénarios climatiques que nous voulions tester. Toutefois, nous n'avons pas eu le temps d'établir les paramètres de l'IRA<sub>D</sub>, de les modéliser et d'appliquer le modèle de l'IRA<sub>D</sub> aux scénarios climatiques.

#### **4.5 Base de données numérisée sur les réponses thermiques d'insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels**

*Objectif.* L'objectif de ce travail est de regrouper l'ensemble des informations pertinentes et validées sur les réponses thermiques des insectes et acariens ravageurs des milieux agricoles et de leurs ennemis naturels. À terme, cet outil permettra d'identifier, s'il y a lieu, des patrons de réponses à la température qui sont propres aux arthropodes appartenant à différents niveaux trophiques (plante, herbivore, ennemie naturel), groupes taxonomiques (e.g., Braconidae vs Ichneumonidae chez les parasitoïdes), groupes fonctionnels (ravageur, prédateur, parasitoïde), ou associations spécifiques (e.g., thrips vs punaises prédatrices).

*Méthodologie.* Pour ce faire, nous avons réalisé une vaste base de données sous format ACCESS qui regroupe à ce jour (août 2013) les données thermiques de plus de 240 espèces, décrites dans plus de 350 études. Nous avons intégré à cette base de données

uniquement les études ayant testé au minimum quatre températures de développement chez des espèces de milieux agricoles, réparties à travers le monde. L'accent a été mis sur l'influence de la température sur la durée de développement, mais les données disponibles pour d'autres variables biologiques ont été intégrées, comme la fécondité, la longévité ou le sex ratio. Les recherches ont été réalisées grâce aux bases de données bibliographiques en ligne sur Internet à l'aide de mots-clefs. Les bases utilisées étaient : Scopus d'Elsevier et Web of KnowledgeSM de Thomson Reuters. Les articles référencés dans notre base de données sont conservés en format PDF dans un dossier électronique et les citations sont indexées dans une bibliothèque du logiciel Endnote (accessibles sur demande). La base de données s'avérera un outil de références utiles aux étudiants, professionnels du milieu agronomique et scientifiques des institutions publiques ou privés.

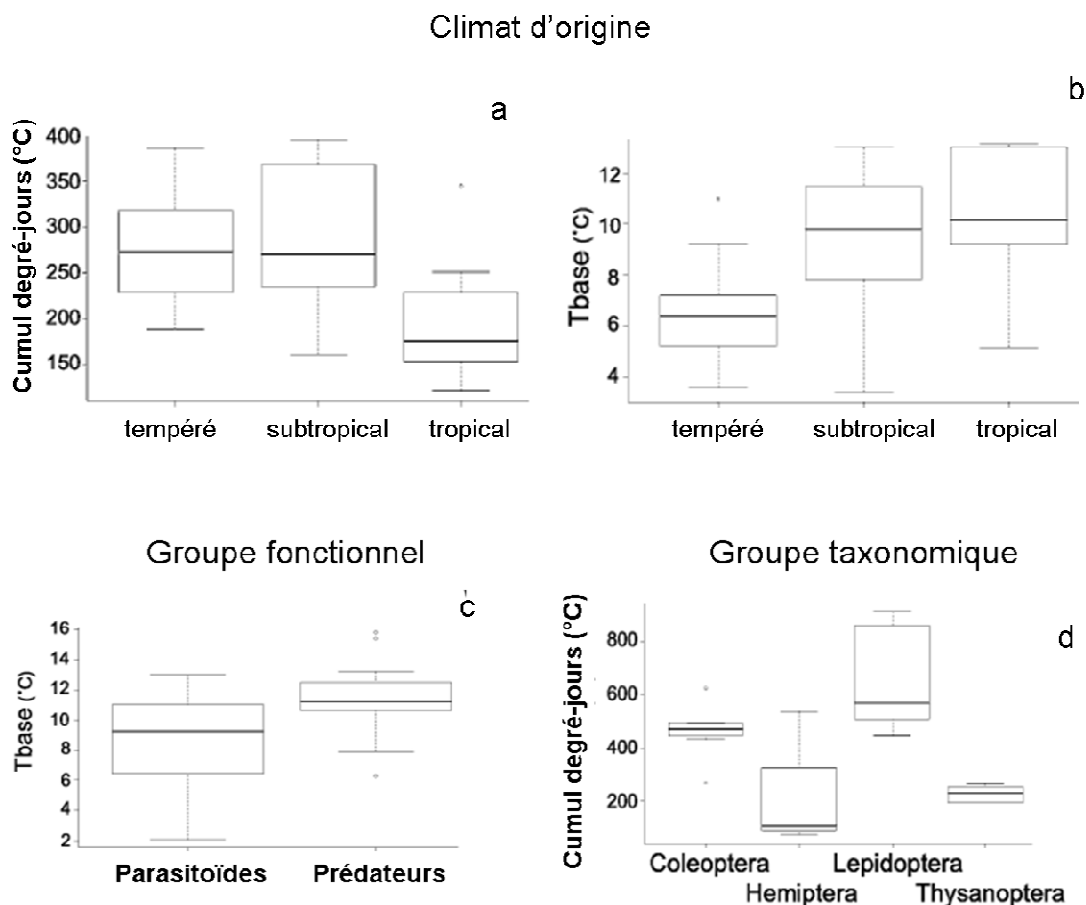
La base de données sur les réponses thermiques des ravageurs et de leurs ennemis naturels sera rendue accessible à tous sur un site internet qui demeure à identifier. Nous avons prévu déposer le fichier informatique en décembre 2013 afin de nous octroyer une période de temps privilégiée et suffisamment longue pour finaliser l'exploitation des données.

Un document explicatif intitulé 'Base de données des réponses thermiques des insectes ravageurs et bénéfiques du milieu agricole' se trouve en annexe à ce rapport (Annexe 3). Il décrit la nature de la base de données, identifie les espèces inscrites et énumère les variables répertoriées.

*Exploitation de la base de données.* Nous avons cherché à identifier des patrons de réponses aux températures qui soient propres aux insectes appartenant à différents niveaux trophiques, groupes fonctionnels ou taxonomiques, origines géographiques et associations spécifiques. Pour ce faire, nous avons utilisé la base de données décrite ci-dessus. La majorité des études recensées s'appuient sur un modèle linéaire pour déduire des durées de développement et les contraintes thermiques. Or ce type de modèle est plus ou moins fiable pour déterminer la réponse des insectes au niveau des limites thermiques inférieures et supérieures de développement, lesquelles sont souvent surestimées de plusieurs degrés. À partir du modèle modifié de YanHunt (voir la section consacrée à l'objectif 2), nous avons recalculé les contraintes thermiques (températures minimale, maximale et optimale de développement, cumul des degrés-jours) des 240 espèces recensées dans la base de

données. Bien que des analyses complémentaires restent à réaliser, nous avons d'ores et déjà pu mettre en évidence des variations géographiques des paramètres thermiques, ainsi qu'entre groupes fonctionnels et groupes taxonomiques.

Par exemple, on observe de façon attendue un gradient croissant de la température de base et de la température maximale entre espèces de milieu tempéré, subtropical et tropical (Figure 16). Le cumul des degré-jours est quant à lui significativement inférieur en milieu tropical en comparaison des deux autres types de climat. Ce résultat pourrait s'expliquer par le risque trop important que représenterait une émergence précoce en milieu tempéré, les chutes brutales de températures étant fréquentes au début du printemps. À ce jour, contrairement à notre hypothèse d'origine, nous n'avons observé aucune différence pour les différents paramètres testés entre niveaux trophiques. Ce résultat traduit fort probablement la grande variabilité observée chez le groupe des phytophages. Cependant, nous avons observé des températures minimales et maximales inférieures chez les parasitoïdes en comparaison des prédateurs en Amérique du Nord (Figure 16), alors que le cumul des degré-jours ne variait pas significativement entre ces groupes fonctionnels. Un tel résultat suggère que les parasitoïdes pourraient être plus affectés que les prédateurs dans un contexte de réchauffement climatique. Des variations entre groupes taxonomiques ont également été détectées, les lépidoptères et les coléoptères nécessitant plus de degré-jours que les autres groupes au sein des phytophages de climat tempéré. Il est vraisemblable que les espèces à métamorphose complète (holométaboles) nécessitent davantage de chaleur afin d'accomplir leurs transformations successives.

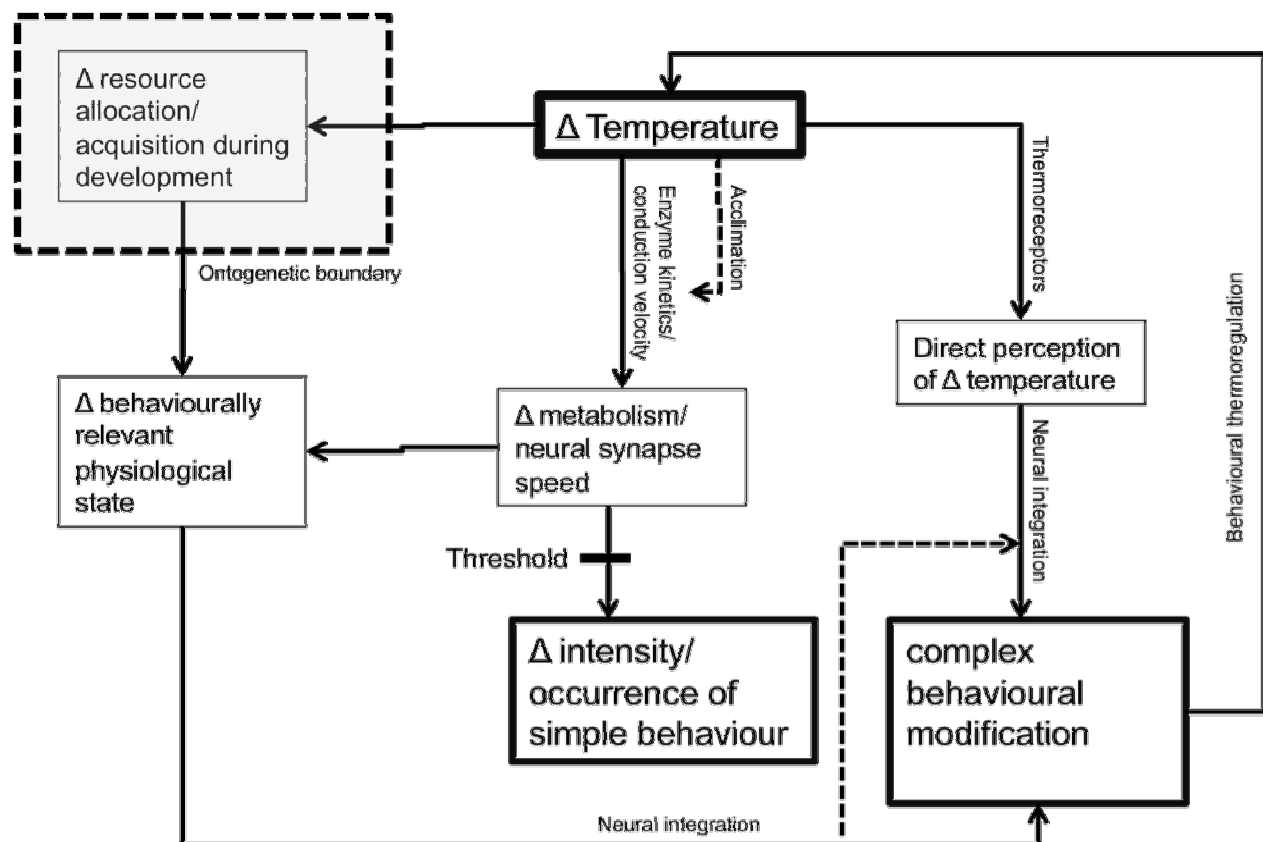


**Figure 16.** Variations (a) du cumul de degré-jours et (b) de la limite thermique inférieure de développement entre insectes de différents climats, (c) de la limite thermique inférieure entre parasitoïdes et prédateurs nord-américains de milieu agricoles et (d) entre groupes taxonomiques de phytophages de milieu tempéré

Le travail d'analyse des résultats et de discussion des patrons observés ou non au sein des différentes comparaisons se poursuit et nous prévoyons soumettre en cours d'automne la publication suivante : Moiroux, J., A. Firlej, G. Bourgeois, C. Cloutier, J. Brodeur, J. & G. Boivin. Variations in thermal requirements: an overview in terrestrial arthropods.

Grâce aux informations contenues dans la base de données, notre équipe a également amorcé la rédaction d'une revue de la littérature sur l'influence de la température sur le

comportement des insectes. Il existe de nombreux articles scientifiques et quelques synthèses sur les relations entre la température et divers aspects du développement et de la reproduction des insectes, ainsi que les conséquences au niveau des populations, des communautés et de la lutte biologique (voir entre autre le récent rapport de Cock et al. 2012). Toutefois, à notre connaissance, aucune publication ne propose une analyse des réponses comportementales des insectes selon des gradients thermiques. Nous désirons proposer un schème théorique (Figure 17) décrivant les effets directs et indirects des variations de température sur le comportement des insectes, ainsi que les conséquences attendues dans le cadre des changements climatiques. Ce travail original devrait mener à la publication suivante: Abram, P. J. Moiroux, G. Boivin & J. Brodeur. The relationship between temperature and ectotherm behaviour: a review of arthropod-based studies.



**Figure 17.** Représentation schématique des relations complexes entre les variations de la température et le comportement des insectes.





## 5. Analyse et discussion

Nos écosystèmes agricoles subissent non seulement une évolution graduelle des conditions climatiques moyennes mais également une augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes. Dans quelle mesure ces changements climatiques modifieront-ils les interactions complexes entre la culture, les ravageurs et les ennemis naturels? Le réchauffement climatique aura-t-il à moyen et long terme des conséquences néfastes ou bénéfiques sur la lutte biologique? Telles sont les principales questions qui ont motivé le travail de notre équipe de recherche dans le cadre de ce projet.

### *Les réponses thermiques*

La réponse thermique d'une plante ou d'un insecte détermine sa capacité à survivre et à se multiplier dans un environnement. Les espèces indigènes ou naturalisées sont par nécessité bien adaptées aux conditions climatiques de leur environnement. Nos résultats sur le principal modèle biologique que nous avons étudié le démontrent très bien. La littérature suggère que la température optimale pour le développement de la pomme de terre (autant la racine que la partie végétative) se situe entre 17° et 24°C dans différentes régions du monde (Ingram et McCloud 1984; Fagundes et al. 2010; Johnstone 2012). Les températures au dessus de cet écart réduisent la surface foliaire et la longévité des feuilles. La réduction associée de la canopée augmente la température du sol, au détriment du développement des tubercules, lequel diminue quand la température du sol est de 20°C et cesse au dessus de 30°. Nos résultats suggèrent pour la variété Norland que la température optimale de croissance est de 24°C, et que les limites inférieure et supérieure se situent respectivement à environ 8 et 32°C; ces valeurs variant de quelques degrés selon les modèles utilisés. La réponse thermique de la pomme de terre Norland semble donc bien adaptée aux conditions climatiques actuelles du Québec. Nous ignorons toutefois s'il existe des différences importantes entre les variétés actuellement cultivées au Québec.

Chez le puceron de la pomme de terre et son parasitoïde *Aphidius ervi* les gammes de températures qui permettent leur développement sont similaires, les limites inférieure et supérieure se situent respectivement entre 3-6°C et 28-30°C. Par contre, la coccinelle

maculée semble mieux adaptée aux conditions plus chaudes, soit des limites thermiques inférieure et supérieure respectivement comprises entre 12-16°C et 33-36°C. Il est vraisemblable que le niveau de spécificité d'*A. ervi* explique cette proximité avec *Macrosiphum euphorbiae*, alors que la coccinelle, un prédateur généraliste, peut se nourrir d'autres sources que le puceron de la pomme de terre si cette proie n'est pas disponible lors de son développement.

Soulignons également qu'au niveau de sa reproduction, la souche de puceron de la pomme de terre que nous avons étudiée semble peu adaptée aux températures élevées qui sont pourtant assez fréquentes l'été au Québec. Le puceron se reproduit à un rythme relativement constant entre 12 et 20°C, mais l'exposition durant le développement des immatures ou la reproduction des adultes à des températures supérieures à 24°C réduit fortement sa taille et sa fécondité. Au contraire le parasitoïde *A. ervi* a développé une stratégie reproductive qui lui permet de gérer sa production d'œufs selon la température (voir la discussion sur l'indice d'ovigénie à la section 2.1.3).

Nos connaissances sur l'influence de la température sur le comportement des insectes sont limitées. Les travaux que nous avons réalisés dans le cadre de ce projet sur l'influence de la température sur le comportement de sélection de l'hôte chez le parasitoïde *A. ervi*, sur l'allocation des sexes et la durée d'exploitation d'un agrégat d'hôtes chez le parasitoïde *T. euproctidis*, et sur le temps de manipulation chez la coccinelle maculée s'inscrivent dans un effort d'examiner de quelle façon le réchauffement du climat peut modifier les relations entre ravageurs et ennemis naturels par l'entremise d'adaptations comportementales.

Nos principales observations sont les suivantes :

(i) La température à laquelle les parasitoïdes de pucerons se développent et se reproduisent influence significativement la sélection des stades de l'hôte par les femelles. De même, la température modifie les comportements de défense des pucerons, et donc leur susceptibilité aux parasitoïdes. Il y a donc des effets à la fois directs et indirects, par l'entremise du puceron, de la température sur le parasitisme des différents stades du ravageur. Ces effets ont des conséquences sur le développement des populations à la fois du puceron (ravageur) et du parasitoïde (agent de lutte biologique) (voir section 2.1.4);

(ii) Un changement de température, à la hausse ou à la baisse, modifie la stratégie d'exploitation d'un agrégat d'hôtes et l'allocation des sexes chez un parasitoïde d'œufs. La propension des femelles parasitoïdes à quitter les agrégats d'hôtes diminue lors d'un changement de température, probablement parce que cet événement est interprété comme annonciateur d'une dégradation des conditions climatiques. De plus, la capacité de discrimination des femelles parasitoïdes envers des œufs déjà parasités diminue avec une chute de température. Finalement, un changement de température se traduit par une augmentation du nombre de mâles produits. Ces modifications de comportement reproducteur ont un effet direct sur la dynamique des populations du parasitoïde et son impact en lutte biologique (section 2.1.5).

(iii) Sentis et al. (2012) ont mis en évidence que la température modifie la réponse fonctionnelle de la coccinelle maculée, c'est-à-dire sa capacité à moduler sa consommation de pucerons selon la densité des populations de ces derniers. Dans le cadre de ce projet nous avons étudié les mécanismes sous-jacents et démontré que l'un des paramètres clés de la réponse fonctionnelle, le temps de manipulation d'une proie, est fonction de la vitesse de digestion du prédateur, laquelle varie en fonction de la température. C'est donc un processus métabolique qui détermine la capacité de prédation du prédateur (section 2.1.6; Annexe 1).

Les organismes sont 'évolutivement' habitués aux environnements qu'ils exploitent et ils possèdent une certaine capacité à s'adapter rapidement (plasticité phénotypique et épigénétique) ou à long terme (sélection naturelle) aux perturbations environnementales d'envergure. La réponse adaptative de l'arpeuse tardive au changement de la phénologie de son hôte (émergence des bourgeons) suite au réchauffement climatique illustre très bien ce phénomène (Visser et Holleman 2001, Van Asch et al. 2007). Toutefois, nos connaissances demeurent embryonnaires sur la capacité et, le cas échéant, la rapidité des organismes à s'adapter aux changements climatiques (Scherer 2004). Selon des observations provenant de fossiles des périodes glaciaires du quaternaire, les insectes se redistribuent vers des environnements qui leurs sont favorables au lieu d'évoluer *in situ* lors de périodes de changements climatiques rapides (Coope 2004). Cette hypothèse n'a pas encore atteint le statut de théorie et il est probable que la réponse à long terme des insectes aux actuels changements climatiques comporte à la fois des processus d'acclimatation et d'adaptation et une répartition spatiale vers des environnements cléments. Ces processus dynamiques

augmentent d'autant notre difficulté à se projeter dans le futur afin de prédire quelles seront les réponses thermiques des insectes. Cela suggère également que les problèmes de synchronie entre ravageurs et ennemis naturels peuvent être moindres qu'envisagés.

Pour conclure cette section sur les réponses thermiques des insectes, il importe de rappeler que dans le cadre de ce projet, nous avons élaboré une approche en modélisation qui nous permet d'identifier avec une certaine précision, meilleure à notre avis que celle générée par les modèles actuels, les limites thermiques inférieure et supérieure de développement d'un insecte (section 3.1). Nous validerons ces travaux dans les mois à venir en re-calculant les températures cardinales pour la grande majorité des espèces incluse dans la banque de données sur les réponses thermiques des ravageurs et de leurs ennemis naturels. Ultiment, nous espérons pouvoir identifier, s'il y a lieu, des limites thermiques inférieure et supérieure qui soient similaires au sein de mêmes taxons ou groupes fonctionnels. Si tel est le cas, cette approche permettrait rapidement d'estimer avec un bon niveau de précision des valeurs qui sont très fastidieuses à déterminer en laboratoire. L'une des applications principales en lutte intégrée serait l'augmentation du niveau de fiabilité des modèles prédictifs de développement des insectes basés sur le cumul des degrés-jours.

#### *Le synchronisme ravageur-ennemis naturels*

Nous l'avons vu, les plantes, les herbivores et leurs ennemis naturels peuvent avoir des limites thermiques différentes ainsi que des températures optimales différentes pour leur développement, leur reproduction et leurs activités comportementales. De même, le climat influence de manière dynamique les interactions entre les organismes d'un écosystème. En lutte biologique, le synchronisme entre le ravageur et ses ennemis naturels constitue l'un des éléments déterminants de la capacité d'un agent de lutte biologique à réguler les populations d'un ravageur. Les protagonistes doivent être en phase dans l'espace et dans le temps. L'un des défis majeurs de la recherche sur les changements climatiques dans un contexte de protection des cultures est de prédire si les niveaux actuels de synchronisme entre les ravageurs et les principaux agents de lutte biologique seront maintenus ou non selon différentes projections climatiques. C'est dans cette optique que nous avons développé et testé l'Indice du Risque d'Altération (IRA).

Nos premiers résultats sur l'IRA concordent avec l'hypothèse que ce sont les espèces de prédateurs et de parasitoïdes spécialistes d'espèces univoltines qui devraient être les plus affectées par les changements climatiques (Stireman et al. 2005). Les ennemis naturels spécialistes ne peuvent exploiter une vaste gamme de ressources. Dans l'éventualité où la phénologie de leurs hôtes/proies est modifiée par les changements climatiques, ces espèces peuvent se retrouver sans ressources. De même, si les hôtes/proies ne présentent qu'une seule génération par année, la fenêtre d'opportunité des ennemis naturels est d'autant restreinte. Dans l'éventualité d'une perte de synchronisme avec une proie ou un hôte spécifique, les prédateurs généralistes (une majorité d'espèces chez ce groupe fonctionnel) et les parasitoïdes généralistes (une proportion plus faible d'espèces, mais tout même importante chez cet autre groupe fonctionnel), peuvent exploiter d'autres espèces de proies/hôtes. Un effet potentiel des changements climatiques sur ces ennemis naturels généralistes serait donc de réduire le contrôle biologique de certaines espèces de ravageurs, et non pas de mener à l'extinction locale du prédateur ou du parasitoïde pour cause de manque de synchronisme.

La situation serait différente chez un agent de lutte biologique spécialiste d'une espèce de ravageur univoltine. Pour un tel ennemi naturel, il est primordial d'être présent durant la fenêtre d'opportunité où le ravageur est susceptible d'être attaqué. Si les changements climatiques poussent graduellement l'ennemi naturel hors de cette fenêtre d'opportunité, dans un premier temps, une proportion réduite de la population de l'ennemi naturel pourra attaquer le ravageur et probablement pour une période réduite. En l'absence d'autres ennemis naturels, il pourrait en résulter la création d'un refuge temporel pour le ravageur et donc une réduction du contrôle biologique. La fenêtre d'opportunité du spécialiste devrait graduellement continuer à se déplacer jusqu'à ce que l'ennemi naturel soit complètement désynchronisé d'avec le ravageur. Les modèles de dynamique des populations prédisent que dans ces circonstances l'ennemi naturel peut s'éteindre localement, libérant le ravageur du parasitisme ou de la prédation qui lui était attribuable (Godfray et al. 1994). La conséquence au niveau des cultures se présenterait aussi sous forme d'une augmentation des dommages causés par le ravageur. Toutefois, afin de quantifier ces effets dans le temps et selon diverses projections climatiques, il sera nécessaire d'utiliser un IRA dynamique.

Cet argumentaire repose sur la prémisse que ni le ravageur ni l'ennemi naturel ne peuvent s'adapter aux changements climatiques, ce qui est fort peu réaliste. Il est peu probable que le ravageur puisse réagir aux changements climatiques dans sa relation avec le niveau trophique supérieur. L'herbivore subit constamment une pression de sélection de la part des ennemis naturels et un mutant possédant une phénologie modifiée qui lui permettrait d'échapper aux attaques de ses ennemis naturels serait fortement avantage. Or, à tout le moins chez les parasitoïdes, nous observons peu de changements importants de la phénologie des herbivores en réponse au parasitisme. Cela parce que la phénologie d'un herbivore est essentiellement déterminée par la disponibilité de ses ressources alimentaires. Ces contraintes persisteront lors des changements climatiques et les adaptations phénologiques des herbivores se feront probablement en fonction de la disponibilité dans le temps de leurs ressources alimentaires et non pas pour échapper aux ennemis naturels.

Chez les parasitoïdes et les prédateurs, le ravageur constitue la ressource à 'suivre'. Il est donc probable que, si la vitesse à laquelle se produisent les changements de phénologie du ravageur ne dépasse pas la capacité des ennemis naturels à s'adapter, ces derniers pourront modifier leurs paramètres de développement afin de maintenir leur synchronisme avec le ou les stades qu'ils exploitent chez le ravageur. Il serait donc approprié d'évaluer chez des espèces de parasitoïdes et de prédateurs les niveaux de variabilité génétique et de plasticité phénotypique associés aux paramètres de développement. Il faudrait pour ce faire comparer un nombre conséquent de lignées à différentes températures. Des travaux de sélection en laboratoire à différentes températures permettraient également d'observer l'évolution des ennemis naturels en réponse à cette variable, mais de telles études sont longues et complexes à réaliser.

L'IRA spécifique permet donc d'évaluer comment des associations ravageurs-ennemis naturels répondent à un changement des températures auxquelles ils sont exposés durant leur développement. La même approche pourrait s'appliquer aux troisième et quatrième niveaux trophiques, par exemple entre des parasitoïdes et des hyperparasitoïdes. Des pertes de synchronisme entre parasitoïdes et hyperparasitoïdes, ainsi que la venue de nouvelles espèces d'hyperparasitoïdes, pourraient d'autant modifier les équilibres populationnels au sein des écosystèmes agricoles.

Divers patrons générés par l'IRA suggèrent une perte de synchronisme entre un ravageur et un ou plusieurs de ses ennemis naturels. Ces patrons permettent de cibler les efforts de recherche vers des cultures où des ravageurs qui pourraient devenir plus problématiques en se libérant de leurs ennemis naturels. À l'inverse, des réponses comme celles décrites pour *M. euphorbiae*, *A. ervi* et *C. maculata* suggèrent que les changements climatiques n'altéreront pas significativement les associations entre ces espèces. Les effets envisagés sont soit neutres (*M. euphorbiae* et *A. ervi*) ou positifs (*M. euphorbiae* et *C. maculata*) (Section 3.2). Bien que la performance de tous ces insectes diminue lorsqu'ils sont exposés à des températures élevées, les effets négatifs sont plus importants chez le puceron de la pomme de terre.

L'IRA<sub>S</sub> répond donc à l'un des objectifs de ce projet, c'est-à-dire le développement d'un outil qui permet d'identifier les associations ravageurs-ennemis naturels qui sont à risque d'être affectées à la suite d'une perte de synchronisme. Par contre l'IRA<sub>S</sub> décrit une relation qui est actuelle entre deux espèces, il ne peut être utilisé pour simuler à quel moment se produira la perte de synchronisme selon différentes projections climatiques. Si on désire estimer l'horizon temporel où cette perte de synchronisme se produira, il est nécessaire de conceptualiser un IRA dynamique qui permettra d'utiliser des scénarios climatiques afin de modéliser, année après année, les changements éventuels de synchronie entre espèces de niveaux trophiques différents. Lorsque qu'une perte de synchronisme se produit à une fréquence supérieure à une fois par 20 ans, on peut prédire que les interactions entre les espèces concernées seront localement menacées (Godfray et al. 1994). Cela étant dit, le domaine du « context dépendent » plane également sur les applications de l'IRA. La nature spécifique des protagonistes, les ravageurs et leurs ennemis naturels, et les interactions nombreuses et complexes entre les différents éléments du climat seront certainement déterminantes, et devraient confondre certaines des prédictions de l'IRA basées sur un seul facteur, la température. Dans une seconde phase de modélisation, le développement de l'IRA devrait intégrer des variables climatiques autres que la température si elles ont un effet significatif sur le développement et la reproduction des organismes.

### *La difficulté de généraliser*

Les études quant à l'impact des changements climatiques sur les interactions entre les organismes au sein d'une communauté se déroulent explicitement dans le domaine du « context dependent ». C'est-à-dire qu'il est à ce jour difficile de généraliser des concepts et des résultats compte tenu du peu d'études disponibles et de la multitude des facteurs écologiques et climatiques qui interagissent. La science des changements climatiques demeure toute jeune. Elle progresse certes rapidement, en particulier dans le secteur de la climatologie, mais l'identification de patrons généraux de réponses des organismes vivants face aux perturbations actuelles du climat ou aux projections climatiques n'est pas encore à la portée des chercheurs. Quelques constats se dessinent, mais une compréhension globale des phénomènes au niveau des individus et des communautés, celle qui mènera à l'énoncé de prédictions rigoureuses, n'en est encore qu'au stade des balbutiements. Les impacts anthropogéniques bouleversent rapidement les processus évolutifs et écologiques à différentes échelles spatio-temporelles, ce qui requiert de grandes capacités d'analyse afin de comprendre les phénomènes en devenir (Thrall et al. 2011).

Le réchauffement climatique et ses conséquences sur le vivant s'avèrent d'une complexité déroutante. Par contre, décrire avec précision le temps de développement d'un insecte en fonction de la température est à notre portée. Les améliorations que nous suggérons pour évaluer les limites inférieures et supérieures de développement y contribuent d'autant. Le tout se complexifie lorsque nous considérons les autres facteurs abiotiques (ex. humidité, radiation solaire, concentration en CO<sub>2</sub>) et biotiques (ex. compétition pour les ressources, risque de prédation, adaptation génétique et épigénétique). À l'échelle des populations et des communautés, il n'est plus possible de considérer le développement d'un insecte en vase clos. L'écologiste aborde dès lors le vaste domaine des interactions directes et indirectes. À ce niveau, non seulement les espèces interagissent entre elles, mais il en va de même de l'ensemble des facteurs climatiques qui interagissent également entre eux mais aussi sur la nature et la force des interactions intra- et interspécifiques.



### *Le devenir de la lutte biologique dans un contexte de réchauffement climatique*

Nos travaux sur les ennemis naturels ont porté essentiellement sur les effets de la température sur leur développement et leur comportement. Nous n'avons pas testé directement les effets du réchauffement climatique sur leur potentiel comme agents de lutte biologique. Toutefois, nous sommes à même d'énoncer quelques constats et prédictions.

La mise en œuvre de systèmes de lutte biologique exige une connaissance approfondie du mode d'action des agents de lutte biologique, des conditions favorisant leur efficacité et de leurs interactions avec les composantes de l'environnement. La théorie des relations ravageurs-ennemis naturels concerne les interactions, au niveau individuel et populationnel, entre ces organismes. Elle s'applique à décrire les déterminismes de la spécificité des agents de lutte biologique, l'influence des facteurs abiotiques, dont la température, sur les organismes ravageurs et bénéfiques, la voracité/virulence des auxiliaires, et les réponses fonctionnelles et numériques des auxiliaires. L'étude de ces paramètres permet de mesurer le potentiel des auxiliaires et d'identifier les meilleurs candidats destinés à un programme de lutte biologique. La théorie du contrôle démographique des populations, quant à elle, concerne les changements dynamiques, en fonction du temps et de l'espace, dans l'équilibre entre la reproduction et la mortalité des espèces. Elle fait appel à la modélisation des paramètres démographiques et s'applique aux populations et aux communautés. Sur la base de ces deux grandes théories, il est prédit que les changements climatiques peuvent influencer la stabilité des systèmes naturels de contrôle biologique ou les programmes de lutte biologique instaurés par l'homme de diverses manières (Cock et al. 2011):

- Le réchauffement climatique peut modifier les périodes d'entrée et de sortie de diapause des ravageurs et des agents de lutte biologique. Ce ne sont pas nécessairement les mêmes signaux biotiques et abiotiques qui régulent la diapause chez les différentes espèces d'insectes. En conséquence, particulièrement dans les zones tempérées, il est à prévoir des pertes de synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels, lesquelles pourraient entraîner une diminution des populations d'ennemis naturels, voire leur extinction locale, et une diminution du contrôle biologique.

- L'augmentation prévue de la variabilité du climat entre les années pourrait déstabiliser les relations entre les ravageurs et leurs ennemis naturels. Plus les variations inter-annuelles et les événements atypiques du climat seront fréquents, plus grandes seront les probabilités que le contrôle biologique soit diminué.
- Le réchauffement climatique entraînera une augmentation du nombre de générations par année chez certaines espèces d'insectes. Dans l'éventualité où, au sein d'une association ravageur-ennemi naturel, le ravageur présente une génération additionnelle, la stabilité du contrôle biologique pourrait être compromise.
- Le réchauffement climatique pourrait entraîner une perte de synchronisme entre la période d'activité d'un agent de lutte biologique et les ressources qu'ils exploitent, autres que celle du ravageur lui-même. Par exemple, plusieurs prédateurs et parasitoïdes adultes s'alimentent sur du pollen ou du nectar de plantes afin de produire leurs œufs. Une modification de la phénologie d'espèces végétales pourrait ainsi affecter un ennemi naturel.

Les changements climatiques et les espèces envahissantes vont inévitablement modifier nos approches en protection des cultures. Chacune des composantes de la lutte intégrée, des traitements pesticides à la lutte biologique, devra être adaptée aux nouvelles réalités. Bien qu'on anticipe que les cultures des zones tempérées devraient subir une pression accrue des ravageurs, la situation ne s'annonce pas nécessairement catastrophique puisque nous devrions pouvoir bénéficier de l'expertise de gestion des ravageurs qui a été développée dans des zones plus méridionales (Cock et al. 2011). Dans bien des situations, il ne sera pas nécessaire de développer une nouvelle stratégie de lutte face à un ravageur puisqu'elle aura déjà été validée ailleurs dans le monde. Par exemple, dans l'éventualité où la punaise velue, un ravageur des graminées, produit deux générations par année au lieu d'une seule comme c'est le cas actuellement, nous pourrions rapidement adopter les méthodes de lutte présentement utilisées dans l'est des États-Unis où la punaise velue est multivoltine. Un scénario similaire pourrait s'appliquer à la pyrale du maïs au Québec (Gagnon et al. 2012).

## 6. Conclusion et recommandations

La finalité de ce projet est de contribuer à accroître l'adoption de la gestion intégrée des ennemis des cultures au Québec, soit l'objectif principal de la 'Stratégie phytosanitaire québécoise en agriculture 2011-2021' qui a été adoptée par trois ministères (MAPAQ, MDDEP, MSSS) et l'Union des Producteurs Agricoles. Notre intérêt porte essentiellement sur la lutte biologique. Face aux changements climatiques, en particulier le réchauffement du climat, il importe de comprendre comment l'efficacité des agents de lutte biologique pourrait être affectée. Il importe également de développer des outils mathématiques qui nous permettront de prédire l'évolution dans le temps et dans l'espace des associations ravageurs-ennemis naturels. C'est dans cette optique que nous avons initiée et menée à bien ce projet. Le défi est colossal compte tenu de l'état des connaissances, de la complexité des phénomènes biologiques et de la diversité des contextes écologiques.

Notre équipe a réalisé l'ensemble des objectifs décrit dans la proposition de recherche initiale, sauf celui visant à adapter au parasitoïde et au prédateur du puceron de la pomme de terre quelques scénarios de changements climatiques sur le territoire du Québec. L'Indice du Risque d'Altération, qui devait servir à tester les scénarios de changement climatique s'est avéré efficace pour déterminer les risques de désynchronisation entre un herbivore et ses ennemis naturels, ce qui était son but, mais inadapté pour simuler le développement d'insectes sous des scénarios climatiques. Pour ce faire nous devons *a priori* finaliser le développement d'un Indice du Risque d'Altération dynamique. Les travaux en laboratoire sont tous terminés et nous avons amorcé la publication des articles scientifiques. De même, nous poursuivons l'effort de vulgarisation de nos travaux auprès des utilisateurs potentiels et du grand public.

Notre étude visait essentiellement le développement de connaissances fondamentales sur l'impact des changements climatiques sur les interactions entre les cultures, les insectes ravageurs et leurs ennemis naturels, cela dans le contexte de la lutte biologique. Une partie des connaissances générées par nos travaux a permis l'élaboration de l'IRA. Cet indice a le potentiel de devenir un outil opérationnel d'aide à la décision pour la gestion des risques en

lutte biologique puisqu'il pourrait permettre la détection d'espèces de ravageurs qui se verraient libérées de la pression qui est actuellement exercée par leurs ennemis naturels.

L'IRA<sub>s</sub> répond à l'un des objectifs du projet, soit une approche qui permet d'identifier les couples herbivore-prédateur ou herbivore-parasitoïde qui sont les plus à risque de perdre leur synchronisation à la suite de changements climatiques. Cette identification se fait en comparant les courbes de réponse telles qu'illustré à la Figure 14. L'IRA<sub>s</sub> peut être utilisé pour tous les couples d'espèces pour lesquelles existent des jeux de données fiables sur l'effet de la température sur le taux de développement. La banque de donnée assemblée lors de ce projet couvre déjà un certain nombre d'espèces mais il est probable que pour plusieurs ravageurs d'importance au Québec il sera nécessaire dans un premier temps de modéliser correctement la réponse du ravageur et de ses ennemis naturels en utilisant la méthode décrite à la section 4.3.1.

L'IRA<sub>d</sub> répond à un objectif différent soit de modéliser la réponse de couples herbivore-prédateur et herbivore-parasitoïde en utilisant des projections de scénarios de changements climatiques. Alors que l'IRA<sub>s</sub> permet d'identifier les couples d'espèces à risque, l'IRA<sub>d</sub> permettra de préciser une fenêtre temporelle durant laquelle cette perte de synchronisation se produira. Il ne nous a pas été possible à l'intérieur des 24 mois de ce projet de compléter le développement (modélisation) de l'IRA<sub>d</sub>. Les étapes restantes pour cette mise au point sont de créer un modèle générique de développement qui pourra s'appliquer à une grande variété d'insectes, dont les principaux ravageurs du Québec et leurs ennemis naturels, de lier ce modèle aux prévisions générées par les modèles climatiques et d'identifier à quel moment et sous quelles conditions une perte de synchronisation totale ou partielle se produira.

La mise en oeuvre de ces indices (IRA<sub>s</sub> et IRA<sub>d</sub>) pourrait donc se faire comme suit. L'utilisateur potentiel (le MAPAQ par exemple) identifie dans un premier temps les espèces de ravageurs pour lesquelles il désire connaître l'impact des changements climatiques sur la pérennité de l'équilibre naturel entre ce ravageur et ses ennemis naturels. Pour ces espèces, notre groupe de recherche détermine l'existence dans la littérature scientifique de données sur l'effet de la température sur le taux de développement de chacune des espèces identifiées. Si ces données n'existent pas, ou si leur précision est insuffisante, on doit démarrer des projets visant à obtenir ces informations. Une fois les données disponibles et

validées, l'utilisation de l'IRA<sub>s</sub> permet de visualiser le risque de perte de synchronisme pour chaque couple d'espèces. Pour les espèces ne présentant pas de risque, la réponse est complète. Pour les autres espèces, l'utilisation de l'IRA<sub>d</sub>, lorsqu'il sera disponible, donnera une estimation du moment de la perte de synchronisme et donc du temps disponible pour la mise en place de mesures de mitigation. Nos travaux sur l'IRA sont ainsi considérés comme préalables à l'élaboration de mesures d'adaptation en lutte biologique dans un contexte de changements climatiques.

Nous estimons que les travaux que notre groupe de recherche a menés sur l'IRA sont originaux et fort pertinents dans le contexte des changements climatiques. Les prédictions et les applications potentielles en lutte biologique sont manifestes. Nous nous engageons à publier les résultats tangibles obtenus sur le concept de l'IRA et le développement de l'IRA<sub>s</sub>. Nous désirons également poursuivre les travaux de modélisation initiés sur l'IRA<sub>D</sub> et rechercherons activement une source de financement pour ce faire. La prochaine étape sera de développer un modèle qui puisse s'appliquer au scénario le plus simple que nous puissions identifier, soit l'interaction entre un ennemi naturel univoltin et spécialiste et un ravageur également univoltin.

L'évaluation des impacts des changements climatiques sur le vivant demeure une science inexacte, quoique les efforts actuels et conjugués des chercheurs de diverses disciplines, des climatologues aux écologistes, contribuent à bonifier tant les connaissances que la qualité des prédictions. Suite à la réalisation du présent projet, nous avons identifié des pistes de recherche à poursuivre ainsi que des nouvelles à explorer. Nous les formulons ci-dessous sous la forme d'un ensemble de recommandations. Celles-ci sont regroupées en deux volets : le développement des connaissances fondamentales et le développement d'outils d'aide à la décision et à la diffusion.

#### Développement de connaissances fondamentales.

- Multiplier les études sur l'impact des changements climatiques sur le comportement et la reproduction des insectes. Ces facteurs influencent grandement les interactions entre les organismes mais, sont en général négligés par rapport aux problématiques de développement des individus et des populations. Il faut entre autres élucider les principaux mécanismes qui

gouvernent les réponses thermiques des insectes. Par exemple, les travaux de Sentis et al. (2013b) sur le temps de manipulation des proies par les prédateurs nous ont permis de distinguer les composantes comportementales des contraintes physiologiques chez une coccinelle prédatrice et de proposer une approche plus réaliste de la mesure du temps de manipulation. Ceci nous permet dès lors de mieux estimer des paramètres écologiques fondamentaux des interactions prédateurs-proies, comme la réponse fonctionnelle, et ainsi de faire des prédictions plus réalistes de l'effet de la température ou des changements climatiques sur la nature ou le devenir de ces interactions.

- Établir au Québec les seuils thermiques et les besoins en chaleur (temps physiologique, degrés-jours) des principaux insectes et acariens ravageurs et leurs ennemis naturels, en utilisant le modèle modifié proposé dans ce rapport et en incorporant leur sensibilité aux autres facteurs environnementaux. Dans un premier temps, une liste des principaux arthropodes ravageurs du Québec pourrait être établie par le MAPAQ. Par la suite, une consultation de la banque de données sur les réponses thermiques permettrait d'identifier les espèces pour lesquelles nous avons les informations requises.

- Actualiser la base de données sur les réponses thermiques des insectes ravageurs et leurs ennemis naturels et poursuivre l'exploitation des données visant à identifier, s'il y a lieu, des patrons généraux de réponses des différents groupes taxonomiques et fonctionnels.

- Le présent projet a souligné l'importance du synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels dans le cadre de la lutte biologique, et ce particulièrement chez les espèces univoltines et relativement spécifiques quant à leur régime alimentaire ou leur spectre d'hôtes. Un aspect original et déterminant qui mérite d'être étudié concerne toute la question de l'impact des changements climatiques sur la biologie saisonnière des espèces, notamment la survie hivernale et les périodes d'entrée et de sortie de diapause. Au Québec, et ailleurs dans le monde, la grande majorité des études sur les changements climatiques ont focalisé sur les processus qui se déroulent durant la saison de croissance (développement, reproduction, répartition) négligeant d'autant l'écologie hivernale des organismes. Les changements anticipés au Québec quant à la durée de la période hivernale, l'intensité et la variabilité des périodes de gel, la nature et la persistance du couvert de neige et autres

facteurs climatiques pourraient avoir des conséquences majeures sur les infestations de ravageurs dans nos cultures, et ce dans un proche horizon temporel.

- À ce jour, la grande majorité des études ont quantifié les effets d'un seul paramètre climatique sur une seule espèce d'insecte ou un ensemble d'insectes qui interagissent. L'un des défis actuels est d'intégrer les autres paramètres climatiques, tels la concentration en CO<sub>2</sub> ou le niveau des précipitations. De plus, les interactions entre les différents éléments du climat sont prépondérantes et confondent certainement les prévisions qui sont basées sur un seul facteur. À notre connaissance, il n'existe pas actuellement de modèles permettant d'intégrer différents paramètres climatiques afin de prédire les conséquences sur le développement des populations d'insectes. Seules quelques études empiriques ont été réalisées à cet effet.

- La question de l'impact des événements climatiques extrêmes sur les populations d'insectes ravageurs et bénéfiques devient de plus en plus actuelle avec la multiplication des épisodes de sécheresse, de chaleur intense et autres perturbations du climat. Des études doivent être entreprises non seulement pour développer des modèles prédictifs mais également pour quantifier les seuils thermiques de tolérance d'un grand nombre d'espèces aux événements extrêmes. Par exemple, on connaît très mal les conséquences à court et moyen termes d'une exposition plus ou moins longue d'une espèce à des chaleurs intenses. On connaît encore moins les conséquences de ces conditions sur les populations, les communautés et la lutte biologique.

- Compte tenu de la proximité des problématiques des changements climatiques et des espèces envahissantes, hormis pour les espèces introduites par les activités humaines, il est impératif d'entreprendre des études pour mieux comprendre comment ces deux thématiques interagissent et influencent la stabilité et la productivité des écosystèmes agricoles. Plusieurs domaines de recherche peuvent nous aider à comprendre la réponse des espèces envahissantes aux changements climatiques et à développer notre capacité à anticiper et à atténuer leurs effets dans le futur. Nous devons entre autre déterminer s'il y a des attributs biologiques spécifiques aux espèces envahissantes. Par exemple, les espèces envahissantes possèdent-elles des traits d'histoire de vie qui leurs permettent de mieux tolérer des conditions climatiques extrêmes que les espèces indigènes ou naturalisées ?

Quels sont les facteurs écologiques qui rendent bien souvent les communautés perméables aux espèces envahissantes ? Les écosystèmes agricoles sont-ils plus ou moins vulnérables ou résilients face aux changements climatiques et aux espèces envahissantes ? Comment pouvons-nous aménager les environnements agricoles afin de les rendre plus résilients face aux changements anticipés ?

#### Développement d'outils d'aide à la décision et à la diffusion

- Poursuivre le développement et la validation de l'IRA dynamique (voir ci-dessus).
- Encourager des projets visant à valider l'IRA, statique et dynamique, aux principales associations ravageurs-ennemis naturels des principales cultures au Québec.
- Dans le contexte où on prévoit une accélération de l'envahissement des cultures par de nouvelles espèces exotiques et envahissantes, en partie causée par le réchauffement du climat, il est à prévoir que les approches en lutte biologique classique deviendront de plus en plus importantes. Il importe dès lors de bonifier notre expertise en la matière afin d'être à la fois compétent et prêt à réaliser toutes les étapes d'un programme de lutte biologique classique. La grande majorité des programmes de lutte biologique au Québec concerne la lutte biologique augmentative ou par aménagement des écosystèmes agricoles. Le Québec pourrait entre autre envisager de se doter d'infrastructures de quarantaine et de confinement.
- Il serait intéressant de créer au Québec, en milieu agricole, un certain nombre d'observatoires ayant pour objectifs de quantifier à long terme un ensemble de changements observés quant à l'introduction d'espèces envahissantes, les changements des principaux paramètres climatiques, l'évolution des traits d'histoire de vie des espèces végétales et animales, la stabilité et la résilience des écosystèmes agricoles et, finalement, la productivité et la rentabilité des cultures. Une telle approche pourrait mobiliser l'ensemble des expertises autour d'un projet commun et d'envergure. De même, puisque les conséquences des changements climatiques dans le secteur agricole sont pour la plupart difficiles à prévoir, il serait intéressant d'établir un réseau de surveillance permettant de détecter les problématiques émergentes, lequel pourrait fonctionner en parallèle au Réseau d'Alerte Phytosanitaire du MAPAQ.



## Références

- Angilletta, M.J., T.D. Steury & M.W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology* 44: 498-509.
- Amat, I., M. Castelo, E. Desouhant & C. Bernstein. 2006. The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. *Oecologia* 148: 153–161.
- Andrew, N. R. & L. Hughes. 2004. Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology* 29: 527-542.
- van Asch, M. & M.E. Visser. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52: 37–55.
- Bale, J.S. 2002. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357: 849-862.
- Bale, J.S., G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson & J. Farrar. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8: 1-16.
- Bannerman, J.A., D.R. Gillespie & B.D. Roitberg. 2011. The impacts of extreme and fluctuating temperatures on trait-mediated indirect aphid–parasitoid interactions. *Ecological Entomology* 36: 490-498.
- Barton, B.T. 2010. Climate warming and predation risk during herbivore ontogeny. *Ecology* 91: 2811-2818.
- Berg, M.P., E.T. Kiers, G. Driessen, M. van der Heijden, B.W. Kooi, F. Kuenen, M. Liefing, H.A. Verhoef & J. Ellers. 2010. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology* 16: 587–598.
- Berggren, A., C. Bjorkman, H. Bylund & M.P. Ayres. 2009. The distribution and abundance of animal populations in a climate of uncertainty. *Oikos* 118: 1121-1126.
- Berryman, A.A. 1999. The theoretical foundations of biological control. *Dans*: B.A. Hawkins & H.V. Cornell (eds). *Theoretical approaches to biological Control*. Cambridge University Press, New York, pp. 3-21.
- Berteaux, D. 2009. Les effets des changements climatiques sur la biodiversité du Québec. *In Vivo* 29: 8-10.
- Berteaux, D., S. De Blois, J.F. Angers, J. Bonin, N. Casajus, M. Darveau, F. Fournier, M.M. Humphries, B. McGill, J. Larivée, T. Logan, P. Nantel, C. Périé, F. Poisson, D. Rodrigue, S. Rouleaux, R. Siron, W. Thuiller & L. Vescovi. 2010. The CC-Bio Project : Studying the effects of climate change on Québec biodiversity. *Diversity* 2: 1181-1204.
- Bidart-Bouzat, M.G. & A. Imeh-Nathaniel. 2008. Global change effects on plant chemical defenses against insect herbivores. *Journal of Integrative Plant Biology* 50: 1339–1354.
- Blandford, S., M.B. Thomas, C. Pugh & J.K. Pell. 2003. Temperature checks the Red Queen? Resistance and virulence in a fluctuating environment. *Ecology Letters* 6: 2-5.
- Boivin, G. 1999. Integrated management for carrot weevil. *Integrated Pest Management Reviews* 4: 21-37.
- Boostma, A., S. Gameda & D.W. McKenney. 2005. Potential impacts of climate change on corn, soybeans, and barley yields in Atlantic Canada. *Canadian Journal of Soil Science* 85: 345-357.

- Bourchier, R.S. & S.M. Smith. 1996. Influence of environmental conditions and parasitoid quality on field performance of *Trichogramma minutum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 461-468.
- Brown, J.H., J.F. Gillooly, A.P. Allen, V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Brière, J.F., P. Pracros, A.Y. Le Roux & J.S. Pierre. 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology* 28: 22-29.
- Buse, A., S.J. Dury, R.J.W. Woodburn, C.M. Perrins & J.E.G. Good. 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of pedunculate oak, winter moth and tits. *Functional Ecology* 13: 74-82.
- Campbell, A., B.D. Frazer, N. Gilbert, A.P. Gutierrez & M. Mackauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* 11: 431-438.
- Charnov, E. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Cock, M.J.W., J. van Lenteren, J. Brodeur, B. Barratt, F. Bigler, K. Bolckmans, F.L. Consoli, F. Haas, P.G. Mason & J.R.P. Parra. 2010. Do new access and benefit sharing procedures under the Convention on Biological Diversity threaten the future of biological control? *Biocontrol* 55: 199-218.
- Cock, M.J.W., J.C. Biesmeijer, R.J.C. Cannon, P.J. Gerard, D. Gillespie, J.J. Jiménez, P.M. Lavelle & S.K. Raina. 2011. Climate change and invertebrate genetic resources for food and agriculture: State of knowledge, risks and opportunities. Background Study Paper No. 54. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.
- Cocuzza, G.E., P. De Clercq, S. Lizzio, M. Van de Veire, L. Tirry, D. Degheele & V. Vacante. 1997. Life tables and predation activity of *Orius laevigatus* and *O. albidipennis* at three constant temperatures. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 85: 189-198.
- Colinet, H., C. Salin, G. Boivin & T. Hance. 2005. Host age and fitness-related traits in a koinobiont aphid parasitoid. *Ecological Entomology* 30: 473-479.
- Coope, G.R. 2004. Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, ice Age climatic instability? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359: 209-214.
- Cossins, A. R. & K. Bowler. 1987. *Temperature Biology of Animals*. Chapman & Hall, London.
- Davis, J.A., E.B. Radcliffe & D.W. Ragsdale. 2006. Effects of high and fluctuating temperatures on *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 35: 1461-1468
- DeBach, P. & D. Rosen. 1991. *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press, New York.
- English-Loeb, G.M. 1990. Plant drought stress and outbreaks of spider mites: a field test. *Ecology* 71: 1401-1411.
- Englund, G., G. Ohlund, C.L. Hein & S. Diehl. 2011. Temperature dependence of the functional response. *Ecology Letters* 14: 914-921.
- Eveleigh, E.S., K.S. McCann, P.C. MacCarthy, S.J. Pollock, C.J. Lucarotti, B. Morin, G.A. McDouglas, D.B. Strongman, J.T. Hubert, J. Umbanhowar & L.D.B. Faria. 2007. Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 : 16976-16981.
- Fagundes, J.D., G.M. de Paula, I. Lago, N.A. Streck & D.A. Bisognin. 2010. Global warming: effects on growth, development, and yield of potato. *Ciencia Rural* 40: 1464-1472.
- Flanders, S.E. 1956. The mechanisms of sex ratio regulation in the parasitic Hymenoptera. *Insectes Sociaux* 3: 325-334.

- Flinn, P.W. 1991. Temperature-dependent functional response of the parasitoid *Cephalonomia waterstoni* (Gahan) (Hymenoptera: Bethyilidae) attacking rusty grain beetle larvae (Coleoptera: Cucujidae). *Environmental Entomology* 20: 872-876.
- Forkner, R. E., R.J. Marquis, J.T. Lill & J. Le Corff. 2008. Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. *Ecological Entomology* 33: 276-285.
- Frick, W.F., D.S. Reynolds & T.H. Kunz. 2010. Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus*. *Journal of Animal Ecology* 79: 128-136.
- Gagnon, A.E., J. Doyon, G.E. Heimpel & J. Brodeur. 2011. Prey DNA detection success following digestion by intraguild predators: influence of prey and predator species. *Molecular Ecology Resources* 11:1022-1032.
- Gagnon, A.-É., G. Arsenault-Labrecque, G. Bourgeois, L. Bourdages, P. Grenier & M. Roy. 2012. Études de cas pour faciliter une gestion efficace des ennemis des cultures dans le contexte de l'augmentation des risques phytosanitaires liés aux changements climatiques. Rapport final, projet #550004-PXI. OURANOS.
- Gao, M., W. li, Z. li, H. Dai et H. Liu. 2007. Spatial synchrony in host-parasitoid populations. *Ecological Modelling*: 204: 29-39.
- Gerard, P.J., J.R.F. Barringer, J.G. Chares, S.V. Fowler, J.M. Kean, C.B. Phillips, A.B. Tait & G.P. Walker. 2013. Potential effects of climate change on biological control systems: case studies from New Zealand. *BioControl* 58: 149-162.
- Gilchrist, G.W. 1996. A quantitative genetic analysis of thermal sensitivity in the locomotor performance curve of *Aphidius ervi*. *Evolution* 50: 1560-1572.
- Gillespie, D.R., A. Nasreen, C.E. Moffat, P. Clarke & B.D. Roitberg. 2012. Effects of simulated heat waves on an experimental community of pepper plants, green peach aphids, and two parasitoid species. *Oikos* 121: 149-159.
- Godfray, H.C.J., M.P. Hassell & R.D. Holt. 1994. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. *Journal of Animal Ecology* 63: 1-10.
- Goldson, S.L. 2006. Climate change in biological control. *Dans*: P.C.D. Newton, R.A. Carran, G.R. Edwards & P.A. Niklaus (eds). *Agroecosystems in a Changing Climate*. Taylor & Francis, London, pp. 329-332.
- Gregory, P.J., S.N. Johnson, A.C. Newton & J.S.I. Ingram. 2009. Integrating pests and pathogens into the climate change/food security debate. *Journal of Experimental Botany* 60: 2827-2838.
- Gresens, S.E., M.L. Cothran & J.H. Thorp. 1982. The influence of temperature on the functional response of the dragonfly *Celithemis fasciata* (Odonata: Libellulidae). *Oecologia* 53: 281-284.
- Guay, J.F., S. Boudreault, D. Michaud & C. Cloutier. 2009. Impact of environmental stress on aphid clonal resistance to parasitoids: role of *Hamiltonella defensa* bacterial symbiosis in association with a new facultative symbiont of the pea aphid. *Journal of Insect Physiology* 55: 919-926.
- Hance, T., J. van Baaren, P. Vernon & G. Boivin. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology* 52: 107-126.
- Hare, J.D. 2011. Ecological role of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 56: 161-180.

- Harrington, R., R.A. Fleming & I.P. Woiwod. 2001. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? *Agricultural and Forest Entomology* 3: 233-240.
- He, X.Z. & Q. Wang. 2006. Host age preference in *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *New Zealand Plant Protection* 59:195-201.
- Hemptinne, J.L., G. Lognay, M. Doumbia & A.F.G. Dixon. 2001. Chemical nature and persistence of the oviposition deterring pheromone in the tracks of the larvae of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology* 11: 43-47.
- Henry, L.M., D.R. Gillespie & B.D. Roitberg. 2005. Does mother really know best? Oviposition preference reduces reproductive performance in the generalist parasitoid *Aphidius ervi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 116:167-174.
- Hickling, R., D.B. Roy, J.K. Hill, R. Fox & C.D. Thomas. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12: 450-455.
- Hilbert, D. W. & J. A. Logan. 1983. Empirical model of nymphal development for the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Environmental Entomology* 12: 1-5.
- Hoekman, D. 2010. Turning up the heat: Temperature influences the relative importance of top-down and bottom-up effects. *Ecology* 91: 2819-2825.
- Huffaker, C., A. Berryman & P. Turchin. 1999. Dynamics and regulation of insect populations. *Dans*: C.B. Huffaker & A. P. Gutierrez (eds). *Ecological entomology*, 2nd ed. Wiley, New York pp. 269-305.
- Ingram, K.T. & D.E. McCloud. 1984. Simulation of potato crop growth and development. *Crop Science* 24: 21-27.
- IPCC. 2007. Summary for Policymakers. *Dans*: S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller (eds). *Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York, pp. 2-18.
- Jalali, M.A., L. Tirry, P. De Clercq. 2010. Effect of temperature on the functional response of *Adalia bipunctata* to *Myzus persicae*. *BioControl* 55: 261-269.
- Jervis, M.A., G.E. Heimpel, P.N. Ferns, J.A. Harvey & N.A.C. Kidd. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'ovigeny'. *Journal of Animal Ecology* 70: 442-458.
- Jeschke, J.M., M. Kopp & R. Tollrian. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72:95-112.
- Johnstone, R. 2012. Manage temperature in potatoes to improve quality. FarmNote, Department of Agriculture and Food. Government of Western Australia, South Perth.
- Klapwijk, M.J., B.C. Grobler, K. Ward, D. Wheeler & O.T. Lewis. 2010. Influence of experimental warming and shading on host-parasitoid synchrony. *Global Change Biology* 16: 102-112.
- Kroschel, J., M. Sporleder, H.E.Z. Tonnang, H. Juarez, P. Carhuapoma, J.C. Gonzales & R. Simon. 2013. Predicting climate-change-caused changes in global temperature on potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) distribution and abundance using phenology modeling and GIS mapping. *Agricultural and Forest Meteorology* 170: 228-241.
- Lactin, D.J., N.J. Holliday, D.L. Johnson & R. Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental Entomology* 24: 68-75.

- Lamb, R.J. 1992. Developmental rate of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) at low temperatures: Implications for estimating rate parameters for insects. *Environmental Entomology* 21:10-19.
- Lawton, J.H. 1998. Small earthquakes in Chile and climate change. *Oikos* 82: 209–211.
- Le Lann, C., T. Wardziak, J. van Baaren & J.J.M. van Alphen. 2011. Thermal plasticity of metabolic rates linked to lifehistory traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Functional Ecology* 25: 641-651.
- Leroux, S.J., M. Larrivé, V. Boucher-Lalonde, A. Hurford, J. Zuloaga, J.T. Kerr & F. Lutscher. 2013. Mechanistic models for the spatial spread of species under climate change. *Ecological Applications* (sous presse).
- Logan, J.D. 2008. Phenologically-structured predator-prey dynamics with temperature dependence. *Bulletin of mathematical biology* 70: 1-20.
- Logan, J.A., D.J. Wolkind, S.C. Hoyt & L.K. Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environmental Entomology* 5: 1133-1140.
- Logan, J.D., W. Wolessensky & A. Joern. 2006. Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecological Modelling* 196: 471-482.
- Mack, T.P. & Z. Smilowitz. 1982. Using temperature-mediated functional response models to predict the impact of *Coleomegilla maculata* (DeGeer) adults and 3rd-instar larvae on green peach aphids. *Environmental Entomology* 11: 46-52.
- Majeau, G., J. Brodeur & Y. Carrière. 2000. Lawn parameters influencing abundance and distribution of the hairy chinch bug (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Economic Entomology* 93: 368-373.
- Malina, R. & J. Praslicka. 2008. Effect of temperature on the developmental rate, longevity and parasitism of *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae). *Plant Protection Science* 44: 19-24.
- Martins, A.C. & G.A.R. Melo. 2010. Has the bumblebee *Bombus bellicosus* gone extinct in the northern portion of its distribution range in Brazil? *Journal of Insect Conservation* 14: 207–210.
- Messenger, P.S. 1968. Bioclimatic studies of the aphid parasite *Praon exsoletum*. I. Effects of temperature on the functional response of females to varying host densities. *The Canadian Entomologist* 100: 728-741.
- Mironidis, G.K. & M. Savopoulou-Soultani. 2008. Development, survivorship, and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) under constant and alternating temperatures. *Environmental Entomology* 37: 16-28.
- Mpelasoka, F.S. & F.H.S. Chiew. 2009. Influence of rainfall scenario construction methods on runoff projections. *Journal of Hydrometeorology* 10:1168-1183.
- Obrycki, J.J. & M.J. Tauber. 1978. Thermal requirements for development of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasite *Perilitus coccinellae*. *The Canadian Entomologist* 110: 407-412.
- Ouedraogo, R.M., M.S. Goettel & J. Brodeur. 2004. Behavioral thermoregulation in the migratory locust: a therapy to overcome fungal infection. *Oecologia* 138: 312-319.
- OURANOS. 2010. Savoir s'adapter aux changements climatiques. Rédaction: C. DesJarlais, M. Allard, A. Blondlot, A. Bourque, D. Chaumont, P. Gosselin, D. Houle, C. Larivée, N. Lease, R. Roy, J.-P. Savard, R. Turcotte et C. Villeneuve. Montréal, 128 p.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Evolution and Systematics* 37: 637-69.



- Parmesan, C. & G. Yobe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 39–42.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas & M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579–583.
- Petchey, O.L., U. Brose & B.C. Rall. 2010. Predicting the effects of temperature on food web connectance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2081-2091.
- Petchey, O.L., P.T. McPhearson, T.M. Casey, P.J. Morin. 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402: 69-72.
- Pintureau, B., L. Chapelle, & B. Delobel. 1999. Effects of repeated thermic and antibiotic treatments on a *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) symbiont. *Journal of Applied Entomology* 123: 473–483.
- Porter, J.H., M.L. Parry, T.R. Carter. 1991. The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agricultural and Forest Meteorology* 57: 221-240.
- Pulliam, H.R. 1974. On the theory of optimal diets. *American Naturalist* 108: 59-74.
- Rall B.C., O. Vucic-Pestic, R.B. Ehnes, M. Emmerson & U. Brose. 2010. Temperature, predator–prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology* 16: 2145-2157.
- van der Putten, W.H., M. Macel & M.E. Visser. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2025-2034.
- Rahman, J.V., A. Babu, A. Roobakkumar & K. Perumalsamy. 2012. Functional and Numerical Responses of the predatory mite, *Neoseiulus longispinosus*, to the red spider mite, *Oligonychus coffeae*, infesting tea. *Journal of Insect Science* 12: 125.
- Ragsdale, D.W., D.A. Landis, J. Brodeur, G.E. Heimpel & N. Desneux. 2011. Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annual Review of Entomology* 56: 375-399.
- Rall, B.C., O. Vucic-Pestic, R.B. Ehnes, M. Emmerson & U. Brose. 2010. Temperature, predator-prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology* 16: 2145-2157.
- Régnière, J., J. Powell, B. Bentz & V. Nealis. 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modelling. *Journal of Insect Physiology* 58: 634-647.
- Romo, C.M. & J.M. Tylianakis. 2013. Elevated temperature and drought interact to reduce parasitoid effectiveness in suppressing hosts. *PLOS One* 8: e58136 1-9.
- Root, T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig & J.A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- Roy, M., J. Brodeur & C. Cloutier. 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera : Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina : Tetranychidae). *Environmental Entomology* 31: 177-187.
- Russell, W.G. & E.C. Grimm. 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology & Evolution* 5: 289–292.
- de Sassi, C. & J.M. Tylianakis. 2012. Climate change disproportionately increases herbivore over plant or parasitoid biomass. *PLOS One* 7: e40557 1-8.
- Scherm, H. 2004. Climate change: Can we predict the impacts on plant phenology and pest management? *Canadian Journal of Plant Pathology* 26: 267-273.

- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe & C.E. Magnuson. 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *Journal of Theoretical Biology* 88: 719-731.
- Sentis, A., J.-L. Hemptinne & J. Brodeur. 2012. Using functional response modelling to investigate the effect of temperature on predator feeding and energetic efficiency. *Oecologia* 169: 1117-1125.
- Sentis, A., J.-L. Hemptinne & J. Brodeur. 2013a. Effects of simulated heat waves on an experimental plant-herbivore-predator food chain. *Global Change Biology* 19: 833-842.
- Sentis, A., J.-L. Hemptinne & J. Brodeur. 2013b. Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient. *Ecology* 94: 1675-1680 .
- Sharpe, P.J.H. & D.W. DeMichele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *Journal of Theoretical Biology* 64: 649-670.
- Singer, M.C. & C. Parmesan. 2010. Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3161–3176.
- Soares, A.O., D. Coderre, H. Schanderl. 2003. Effect of temperature and intraspecific allometry on predation by two phenotypes of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 32: 939-944.
- Smith, M.D. 2011. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. *Journal of Ecology* 99: 651-655.
- Stavrinides, M.C., K.M. Daane, B.D. Lampinen & N.J. Mills. 2010. Plant water stress, leaf temperature, and spider mite (Acari: Tetranychidae) outbreaks in California vineyards. *Environmental Entomology* 39: 1232–1241.
- Stenseth, N.C., A. Mysterud, G. Ottersen, J.W. Hurrell, K.S. Chan, M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297: 1292-1296.
- Stireman, J.O., L.A. Dyer, D.H. Janzen, M.S. Singer, J.T. Lill, R.J. Marquis, R.E. Ricklefs, G.L. Gentry, W. Hallwachs, P.D. Coley, J.A. Barone, H.F. Greeney, H. Connahs, P. Barbosa, H.C. Morais & I.R. Diniz. 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 17384-17387.
- Sun, H.M., X.J. Li & G.X. Zhang. 2006. Developmental threshold temperature and effective accumulated temperature for *Macrosiphum euphorbiae* at constant temperatures. *Chinese Bulletin of Entomology* 43: 846-848.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *American Naturalist* 117: 1-23. Thomas, M.B. & S. Blanford. 2003. Thermal biology in insect-parasite interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 344–350.
- Thompson, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thomson, L.J., S. Macfadyen, & A.A. Hoffmann. 2010. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological Control* 52: 296–306.
- Thrall, P.H., J.G. Oakeshott, G. Fitt, S. Southerton, J.J. Burdon, A. Sheppard, R.J. Russell, M. Zalucki, M. Heino & R.F. Denison. 2011. Evolution in agriculture: the application of evolutionary approaches to the management of biotic interactions in agro-ecosystems. *Evolutionary Applications* 4: 200-215.
- Tobin, P.C., S. Nagarkatti, G. Loeb & M.C. Saunders. 2008. Historical and projected interactions between climate change and insect voltinism in a multivoltine species. *Global Change Biology* 14: 951–957.

- Trnka, M., F. Muska, D. Semerádová, M. Dubrovský, E. Kocmánková & Z. Zalud. 2007. European corn borer life stage model: Regional estimates of pest development and spatial distribution under present and future climate. *Ecological Modelling* 207: 61–84.
- Trudgill, D.L., A. Honek, D. Li & N.M. van Straalen. 2005. Thermal time concepts and utility. *Annals of Applied Biology* 146: 1-14.
- Tylianakis, J.M., R.K. Didham, J. Bascompte & D.A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Vasseur, D.A. & K.S. McCann. 2005. A mechanistic approach for modeling temperature-dependent consumer-resource dynamics. *American Naturalist* 166: 184-198.
- Vet, L.E.M. & M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37:141-72.
- Veteli, T.O., A. Lahtinen, T. Repo, P. Niemelä & M. Varama. 2005. Geographic variation in winter freezing susceptibility in the eggs of the European pine sawfly (*Neodiprion sertifer*). *Agricultural and Forest Entomology* 7: 115-120.
- Virtanen, T. & S. Neuvonen. 1999. Performance of moth larvae on birch in relation to altitude, climate, host quality and parasitoids. *Oecologia* 120: 92-101.
- Visser, M.E. & L.J.M. Holleman. 2001. Warming springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society B* 268: 289-294.
- Visser, M.E. & C. Both. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2561-2569.
- Voigt, W., J. Perner, A.J. Davis, T. Eggers, J. Schumacher, R. Bährmann, B. Fabian, W. Heinrich, G. Köhler & D. Lichter. 2003. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology* 84: 2444-2453.
- Vucic-Pestic, O., R. B. Ehnes, B.C. Rall & U. Brose. 2011. Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Global Change Biology* 17: 1301-1310.
- Wagner, T.L., H.-I. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield & R.N. Coulson. 1984. Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. *Annals of the Entomological Society of America* 77: 208-225.
- Walther, G.-R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365 2019-2024.
- Werner, E.E. & D.J. Hall. 1974. Optimal foraging and size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis monochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052.
- Williams, J.W., S.T. Jackson & J.E. Kutzbach. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 5738–5742.
- Wright, E.J. & J.E. Laing. 1978. The effects of temperature on development, adult longevity and fecundity of *Coleomegilla maculata lengi* and its parasite, *Perilitus coccinellae*. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 109: 33-47.
- Yan, W. & L.A. Hunt. 1999. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Annals of Botany* 84:607-614.
- Yocum, G., K. Joplin & D. Denlinger. 1991. Expression of heat shock proteins in response to high and low temperature extremes in diapausing pharate larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 18: 239-249.
- Zhou, S.-X., Y. Li & F. Zhang. 2009. Influences of high temperature shock on the reproduction and development of the *Wolbachia*-induced parthenogenetic parasitoid wasp, *Encarsia formosa* (Gahan). *Shengtai Xuebao/Acta Ecologica Sinica* 29: 4732–4737.



Ziska, L.H., D.M. Blumenthal, P.E. Teal, G.B. Runion, E.R. Hunt Jr. & H. Diaz-Solerto. 2010. Invasive species and climate change: an agronomic perspective. *Climate Change* 105: 13-42.

## **Annexes**

Annexe 1. Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient.

Annexe 2. Résultats des analyses de régressions non-linéaires pour 19 espèces d'insectes ravageurs et ennemis naturels.

Annexe 3. Base de données sur les réponses thermiques des ravageurs et de leurs ennemis naturels.

# Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient

A. SENTIS,<sup>1,2,3</sup> J.-L. HEMPTINNE,<sup>2</sup> AND J. BRODEUR<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut de Recherche en Biologie Végétale, Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal, Québec H1X 2B2 Canada

<sup>2</sup>Université de Toulouse, École Nationale de Formation Agronomique, Unité Mixte de Recherche 5174 “Evolution et Diversité Biologique,” Centre National de la Recherche Scientifique, BP 22687, 31326 Castanet-Tolosan, France

**Abstract.** The functional response is a key element of predator–prey interactions, and variations in its parameters influence interaction strength and population dynamics. Recent studies have used the equation of the metabolic theory of ecology (MTE) to quantify the effect of temperature on the parameter  $T_h$ , called “handling time,” and then predict the responses of predators and communities to climate change. However, our understanding of the processes behind  $T_h$  and how they vary with temperature remains limited. Using a ladybeetle–aphid system, we compared estimates of  $T_h$  to direct observations of handling time across a temperature gradient. We found estimated  $T_h$  values to be greater than observed  $T_h$  values, suggesting that predation rate is not limited by the time available for handling prey. We next estimated the corrected digestion time, i.e., digestion time corrected for gut capacity, by subtracting observed to estimated  $T_h$  values. We finally plotted the relationships between temperature and handling or digestion rates. As predicted by MTE, the corrected digestion rate increased exponentially with warming whereas, in contrast to MTE prediction, the relationship between handling rate and temperature was hump shaped. The parameter  $T_h$  is thus confusing because it combines handling and digestive processes that have different thermal responses. This may explain why general patterns in the relationship between  $T_h$  and temperature have been difficult to identify in previous studies.

**Key words:** aphid; digestion; functional response; handling time; ladybeetle; metabolic theory of ecology; predator–prey interaction; temperature.

## INTRODUCTION

Understanding interactions between predators and prey is a central goal in ecology, and one significant component is the relationship between prey density and the number of prey eaten by a predator, i.e., the functional response (Holling 1959). The functional response is an essential component of most predator–prey models, and variations in its parameters influence the strength of predator–prey interactions; this has important consequences for population dynamics and food web structure (Brose et al. 2006, Petchey et al. 2008, 2010). A reliable evaluation and sound interpretation of the functional response parameters are therefore crucial to improve our understanding of the relationship between predators and prey and to identify important factors that influence the strength of this relationship.

Several models have been developed to capture the mechanistic basis of the functional response (reviewed by Jeschke et al. 2002), but the Holling’s type II model,

also known as the “disk equation,” remains the most popular model, probably because of its mathematical simplicity. Following Holling (1959), the number of prey eaten by the predator  $N_e$  depends on the initial number of prey  $N_0$  as

$$N_e = \frac{aN_0t}{aT_hN_0 + 1} \quad (1)$$

where  $t$  is the total experimental time,  $a$  is the search rate (searching efficiency of the predator; units area per time), and  $T_h$  is the handling time (units: time per prey). This model describes a hyperbolic curve for which the curve gradient at low prey densities is equal to  $a$ , and the asymptotic maximum under conditions of high prey densities corresponds to the reciprocal value of  $T_h$ , often called the maximum intake rate.

Because the disk equation becomes invalid when a predator removes a substantial proportion of prey that are not replaced, Rogers (1972) proposed a modification of the disk equation, known as the “random predator equation,” that accounts for prey depletion:

$$N_e = N_0 \left( 1 - e^{-a(t - T_h N_e)} \right). \quad (2)$$

Holling’s and Rogers’ models describe well the relationship between prey density and predation rate for most predators, but neither captures all the different

Manuscript received 4 December 2012; revised 12 March 2013; accepted 12 March 2013. Corresponding Editor: W. E. Snyder.

<sup>3</sup>Present address: Department of Ecosystems Biology, Faculty of Science, University of South Bohemia, 370 05 České Budějovice, Czech Republic. E-mail: asentis@jcu.cz

biological processes underlying the functional response (Caldow and Furness 2001, Jeschke et al. 2002, Van Gils and Piersma 2004). While the parameter  $a$  (search rate) can be mechanistically explained (Holling 1966, Rogers 1972, Jeschke et al. 2002), the parameter  $Th$  represents a combination of different biological processes. In the original paper (Holling 1959),  $Th$  was described as the time needed to attack, kill, and eat a prey, and thus represents the “handling time.” However, subsequent studies (see Jeschke et al. 2002 for review) have demonstrated that the parameter  $Th$  of the disc equation also includes “digestive pauses,” defined as inactive periods related to digestion (Holling 1966). Typically, a predator enters into a digestive pause when satiated and resumes searching when hungry (Mills 1982, Jeschke et al. 2002). The length of the digestive pause depends on the predator gut capacity and the time needed to digest the prey (Holling 1966, Mills 1982, Jeschke et al. 2002). Because some predators handle prey faster than they digest them and vice versa, Jeschke et al. (2002) proposed that predators are limited either by their handling capacity or by their digestive capacity. Both digestion-limited and handling-limited predators have different time allocation strategies, with the latter spending more time foraging than the former (Jeschke et al. 2002, Van Gils and Piersma 2004). Because these differences have important implications for prey defense strategies and predator hunting modes (Jeschke and Tollrian 2000, Jeschke et al. 2002), it is important to identify and quantify the different processes amalgamated in parameter  $Th$ .

Temperature strongly influences parameters of the functional response, leading to important changes in predator–prey interactions, population dynamics, and food-web connectance (Vasseur and McCann 2005, Englund et al. 2011, Vucic-Pestic et al. 2011, Sentis et al. 2012). Recently, the metabolic theory of ecology (MTE) model (Brown et al. 2004) has been used to describe and predict the effect of temperature on functional response parameters (Englund et al. 2011, Vucic-Pestic et al. 2011, Rall et al. 2012, Sentis et al. 2012). According to MTE, the majority of biological rates have the same exponential temperature dependence (Brown et al. 2004):

$$I = i_0 M^{3/4} e^{-E/kT} \quad (3)$$

where  $I$  is the individual metabolic rate,  $M$  (mg) is the body mass,  $T$  (K) is the environmental temperature,  $i_0$  is a normalization constant independent of body size and temperature,  $k$  is Boltzmann’s constant ( $8.62 \times 10^{-5}$  eV/K), and  $E$  the activation energy (eV; average activation energy for the rate-limiting enzyme-catalyzed biochemical reaction of metabolism). The slope of this relationship, corresponding to the activation energy ( $E$ ), is predicted to be 0.65 eV (Brown et al. 2004, Allen and Gillooly 2007).

Some studies have reported that the maximum intake rate ( $Th^{-1}$ ) increases exponentially with warming, as

predicted by MTE (Zamani et al. 2006, Jalali et al. 2010, Sentis et al. 2012), while two recent meta-analyses reported that this relationship is hump shaped, with a thermal optimum (Englund et al. 2011, Rall et al. 2012). For both meta-analyses, the authors concluded that high temperatures reduce metabolic reaction rates, suggesting that the MTE equation is not appropriate to predict the effect of temperature on maximum intake rate over large temperature ranges. In the present study, we hypothesized that this drawback originates from the nature of the handling time parameter ( $Th$ ) because it combines an active behavior (handling) and a physiological process (digestion) that may have different sensitivities to temperature (Chen et al. 2003, Dell et al. 2011).

Our objectives were to (1) compare estimated values of the parameter  $Th$  to direct observations of handling time, (2) determine how the observed difference is influenced by temperature, and (3) investigate the relationships between temperature and the different components of  $Th$  (see Eq. 4). Estimates of  $Th$  were obtained from a previous functional response experiment in which third-instar *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) larvae were exposed to eight densities of third-instar *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae) (5, 10, 15, 20, 30, 45, 60, and 90) at six temperatures (14°, 18°, 22°, 26°, 30°, and 34° ± 1°C [Sentis et al. 2012]). Estimates of  $Th$  values were obtained by fitting the random predator equation (Rogers 1972) to the functional response curve (see Sentis et al. 2012). In the present study, we used video cameras to directly measure *C. maculata* handling time for *M. persicae* prey across a large temperature gradient. We next compared estimates of  $Th$  with our observations of handling time and fitted the MTE equation to the different components of  $Th$ .

#### MATERIALS AND METHODS

About 4000 adult *C. maculata* were collected in October 2009 in a field at Saint-Mathieu-de-Beloeil (45°35' N, 74°45' W), Quebec, Canada, brought back to the laboratory, and reared in sealed plastic mesh boxes (946 mL). They were fed ad libitum with pollen, a liver-based artificial diet (Firlej et al. 2006), and a mixture of aphids (*M. persicae*, *Aphis glycines* Matsumura, and *Acyrtosiphon pisum* Harris) depending on their availability in laboratory cultures. Aphid colonies were established from individuals collected in greenhouses (*M. persicae* and *A. pisum*) or fields (*A. glycines*) from the Montérégie area (Quebec, Canada). *Myzus persicae*, *A. glycines*, and *A. pisum* were maintained on sweet pepper (*Capsicum annum* L. cv. Bell Boy), soybean (*Glycine max* L.), and broad bean (*Vicia faba* L.), respectively. All insects and plants were reared in growth chambers (Conviron E15; Controlled Environments, Winnipeg, Manitoba, Canada) at 24° ± 1°C, 50–60% relative humidity, 150 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> light intensity, and under a 16L:8D photoperiod.

*Measuring C. maculata handling time  
across a temperature gradient*

The experiment was conducted at six temperatures (14°, 18°, 22°, 26°, 30°, and 34° ± 1°C) and under a relative humidity of 70% ± 8%. After egg hatching, *C. maculata* larvae were reared at 24°C in Petri dishes (diameter, 100 mm; height, 15 mm) and fed ad libitum with *M. persicae* until they reached the third instar. The larvae were then isolated in Petri dishes (diameter, 40 mm; height, 12 mm) and starved for 21 h to standardize their hunger drive. At the onset of the experiment, third-instar aphids obtained from synchronous cohorts of *M. persicae* were isolated in a Petri dish (diameter, 40 mm; height, 12 mm) lined with a thin layer of agar (1.5% concentration) covered with a disk of pepper leaf (diameter, 40 mm). They were allowed to acclimatize to these conditions for 30 minutes. A single *C. maculata* larva was next introduced into the Petri dish, and its activity was recorded using an HD camera (Sony HDR-XR500; Sony, Tokyo, Japan). We viewed videotapes to directly measure handling time, defined as the time interval from the beginning of an attack of *C. maculata* on *M. persicae* to the moment when the ladybeetle finished eating, i.e., end of chewing and resumption of searching behavior (walking and head swinging). In all replicates, no attack failed and *C. maculata* never walked away before entirely consuming its prey. There were 12 replicates per temperature. During the experiments, temperature and humidity were recorded continuously using Hobo U12 units (Onset Computer Corporation, Bourne, Massachusetts, USA).

*Statistical analyses and estimation of Th components*

For each temperature tested, a Student's *t* test was performed to determine the difference between direct observations of handling time and estimates of *Th* for the same temperature range obtained from Sentis et al. (2012). Because the difference was significant for each temperature, we next estimated the value of the different components of *Th*. According to previous studies (reviewed in Jeschke et al. 2002), the parameter *Th* of the disc equation can be subdivided as follows:

$$Th = t_{att} + t_{eat} + st_{dig} \quad (4)$$

where  $t_{att}$  is the attack time per prey, defined as the time between prey detection and the end of the attack;  $t_{eat}$  is the eating time per prey, defined as the time between capture and when ingestion is complete;  $s$  is the satiation per prey, defined as the reciprocal capacity of the gut (e.g., if the gut capacity of a ladybeetle is equal to 10 aphids, then  $s = 0.1$ ); and  $t_{dig}$  is the digestion time per prey item, defined as the food transit time the gut (Jeschke et al. 2002). The sum of the first two parameters ( $t_{att}$  and  $t_{eat}$ ) corresponds to the handling time as originally defined by Holling (1959), and the third term ( $st_{dig}$ ) corresponds to the length of the digestive pause, i.e., the period between the end of a meal and resumption of searching. Following the terminology of

Jeschke et al. (2002), we define the length of the digestion pause as the corrected digestion time, i.e., digestion time corrected for gut capacity ( $st_{dig}$ ). For each temperature tested, we estimated the corrected digestion time using

$$st_{dig} = Th - t_{att} - t_{eat}. \quad (5)$$

To examine whether the temperature response to handling rate and corrected digestion rate ( $st_{dig}^{-1}$ ) deviated from the MTE model, we fitted the following quadratic model to the data (Englund et al. 2011):

$$Y = ce^{b(-1/KT)+q(-1/KT)^2} \quad (6)$$

where  $Y$  is the handling or corrected digestion rate and  $c$ ,  $b$ , and  $q$  are fitted parameters. When  $b$  and  $q$  are significant and positive and negative, respectively, the quadratic model describes a concave downward (umbrella-shaped) relationship with a thermal optimum (Englund et al. 2011). In such a case, the MTE model (Eq. 3) is not appropriate to describe the temperature response (Englund et al. 2011). When  $b$  is positive and significant and  $q$  is positive or not significant, the MTE model is appropriate to describe the temperature response. In such cases, we fitted the MTE model (Eq. 3) to estimate the slope of the temperature response (parameter  $E$ ). We used the mean weight of  $4.71 \pm 2.28$  mg (mean ± SE) for third-instar *C. maculata* obtained from Sentis et al. (2012) to parameterize the MTE equation. Data were analyzed using R software, v.2.13.1 (R Development Core Team 2011).

## RESULTS

Direct observations of handling time and estimates of *Th* both decreased with increasing temperature (Fig. 1). For each temperature tested, *Th* was significantly higher than the empirical observation, and this difference decreased with warming (Fig. 1). Using Eq. 5, we estimated the corrected digestion times as being 245.12, 85.94, 88.77, 64.04, 40.70, and 32.07 minutes for 14°, 18°, 22°, 26°, 30°, and 34°C, respectively.

The relationship between temperature and handling rate was hump shaped (Fig. 2a) and did not fit the MTE prediction, as indicated by a significant positive linear term  $b$  and a negative quadratic term  $q$  (Table 1). For the corrected digestion rate, the linear term  $b$  was significant and positive and the quadratic term was negative but not significant (Table 1). In such a case, the MTE model should be appropriate to describe the temperature relationship. However, because the quadratic term was negative, it is difficult to conclude definitively. As suggested by G. Englund (*personal communication*), we used the Akaike information criterion for small sample sizes (AIC<sub>c</sub>) to compare the quadratic model ( $R^2 = 0.92$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.02$ ) and the MTE model ( $R^2 = 0.91$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.0033$ ). AIC<sub>c</sub> values (MTE model = 7.61, quadratic model = 16.37) confirmed that the MTE model better describes the relationship between temperature and corrected diges-

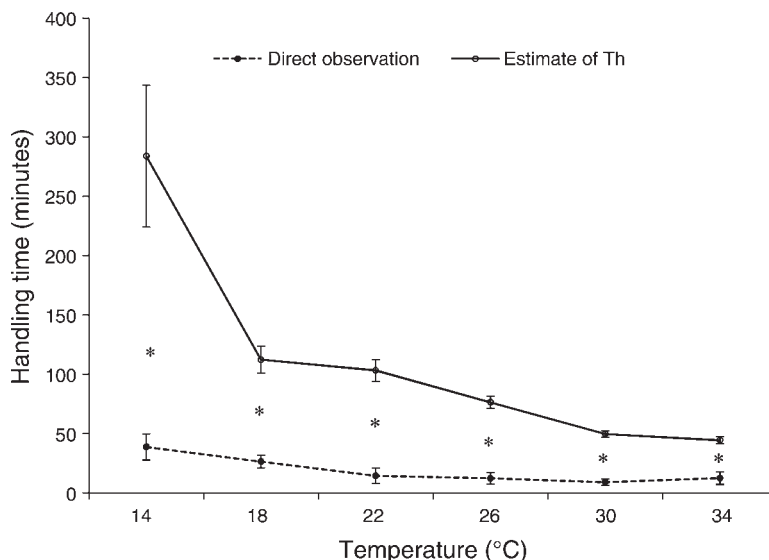


FIG. 1. Empirical observations of handling time and estimates of the handling time parameter (Th; mean  $\pm$  SE) for *Coleomegilla maculata* larvae preying on *Myzus persicae* at six temperatures. For each temperature treatment, an asterisk indicates a significant difference between Th and the direct observation of handling time ( $P < 0.05$ ).

tion rate. As predicted by MTE, the corrected digestion rate increased with warming (Fig. 2b), and the slope of this relationship is  $0.69 \pm 0.11$  (mean  $\pm$  SE).

#### DISCUSSION

Several studies have used the MTE equation to quantify the effect of temperature on functional response parameters and predict consequences for population dynamics and community structure (Petchey et al. 2010, Rall et al. 2010, 2012, Englund et al. 2011, Brose et al. 2012). However, our understanding of the different processes included in the parameter Th (i.e., handling time) and how they vary with temperature remains limited. When comparing estimates of Th to values obtained from direct observations of handling time across a temperature gradient, we found that estimated Th values were systematically higher, indicating that Th includes additional behaviors or processes not described in Holling's original definition. Furthermore, for each temperature tested, observed handling times were always lower than the difference between Th and observed values of handling time, suggesting that predation rate is not limited by the time available for handling prey, as is often assumed.

For each temperature tested, we estimated a corrected digestion time, which corresponds to the length of the digestive pause (Mills 1982, Jeschke et al. 2002). The corrected digestion time is directly proportional to the digestion time and thus represents a reliable estimate of the latter (Jeschke et al. 2002). Because of the difficulty of analyzing gut content, especially for small arthropods, very few quantitative data are available for gut capacity and digestion time of insects. However, PCR-based gut content analysis in ladybeetles revealed that

prey DNA detection time, an indirect measure of digestion time, varied from 1 to 19 h depending on the predator species and prey species and size (Hoogenboom and Heimpel 2001, McMillan et al. 2007, Gagnon et al. 2011). Our estimates of the corrected digestion

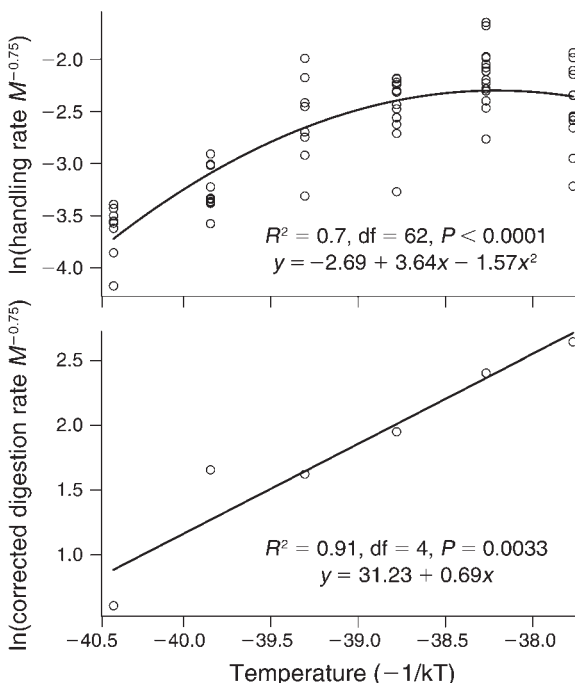


FIG. 2. The relationships between (A) handling and (B) corrected digestion rates and inverse temperature ( $T$ , Kelvin) scaled with the Boltzmann constant ( $k$ ) for *Coleomegilla maculata* larvae preying on *Myzus persicae*.  $M$  represents the mean mass of third-instar *C. maculata* (4.71 mg).



TABLE 1. Parameter values (mean  $\pm$  SE and  $P$  value) for the temperature dependence of handling and corrected digestion rates for *Coleomegilla maculata* larvae preying on *Myzus persicae* estimated from the quadratic model (Eq. 6).

Parameter	Handling rate		Corrected digestion rate	
	Mean $\pm$ SE	$P$	Mean $\pm$ SE	$P$
$c$	$-2.69 \pm 0.04$	$<0.0001$	$2.98 \pm 0.10$	$<0.0001$
$b$	$3.64 \pm 0.33$	$<0.0001$	$1.53 \pm 0.25$	0.009
$q$	$-1.57 \pm 0.33$	$<0.0001$	$-0.21 \pm 0.25$	0.47

time vary from 0.5 to 4 h at 34° and 14°C, respectively, and fit within the range of values reported for coccinellids. This supports the idea that the digestion process contributes to explaining the differences between estimated  $T_h$  and observed handling time. Furthermore, other non-predatory activities, such as interactions between predators (e.g., interference competition), reproductive activities (e.g., mating, oviposition), and developmental processes (e.g., molting), can also reduce the time available for predation. However, to minimize the confounding effect of non-predatory activities, third-instar coccinellid larvae were isolated to prevent intraspecific interactions and age-standardized to avoid molting during our experiment. Thus digestion is likely the main process accounting for differences between  $T_h$  and the observed handling time.

Handling time is often identified as the limiting factor for predation rate because the reciprocal value of  $T_h$  corresponds to the maximum feeding rate at high prey densities. However, handling time values for *C. maculata* were always lower than the length of the digestive pause (i.e., corrected digestion time), suggesting that digestion is the main limiting factor of predation rate in this system. This result may not be an exception, since most predators handle prey faster than they digest them (Jeschke et al. 2002). Predators have evolved different life history and predation strategies depending on the factors that limit predation rate: handling-limited predators spend almost all of their time foraging whereas digestion-limited predators spend a large part of their time budget resting when satiated and digesting (Jeschke et al. 2002). These differences may have important implications for predator and prey life history traits, such as prey defense strategies or predator digestive capacity (Jeschke and Tollrian 2000, Jeschke et al. 2002). Because the parameter  $T_h$  combines digestion and handling processes, it is not possible to determine which process limits predation rate when using the disk equation. Therefore, parameters of the disk equation, especially  $T_h$ , should be interpreted cautiously because they may lead to erroneous conclusions about the ecology of predators and the factors governing predator-prey interactions (Jeschke et al. 2002).

As predicted by MTE and reported in previous studies (Chen et al. 2003, Dell et al. 2011), we observed an exponential increase in the corrected digestion rate with temperature (Fig. 2). Moreover, the estimated activation

energy ( $0.69 \pm 0.11$  eV) was very close to the MTE prediction (0.65 eV; Allen and Gillooly 2007). In contrast to MTE, the relationship between handling rate and temperature was hump shaped (Fig. 2), indicating that handling activity was reduced at extreme temperatures; this has been reported in other studies (Englund et al. 2011, Rall et al. 2012). We postulate that the parameter  $T_h$  is confusing because it includes two processes that have different responses to temperature. Its sensitivity to temperature then depends on the relative importance of digestion and handling processes. In line with our results, a recent meta-analysis by Dell et al. (2011) revealed that internal processes such as digestion rate have lower thermal sensitivities than positive somatic traits such as foraging or handling rates. Moreover, active behaviors, such as hunting, occur in narrower thermal windows than physiological processes (Chen et al. 2003, Dell et al. 2011, Huey and Kingsolver 2011). Altogether, this suggests that the MTE model will fit digestion-limited predators well because  $T_h$  is mainly driven by digestion time. This would not be the case for handling-limited predators because  $T_h$  is mainly driven by the handling capacity of predators, which, in contrast to MTE prediction, decreases at high temperatures (Fig. 2). This may explain why some studies observed an exponential increase of the maximum feeding rate ( $T_h^{-1}$ ) with warming while Englund et al. (2011) reported that this relationship is hump shaped with an optimal value. We conclude that handling and digestion should be treated as two different features in future studies to improve our understanding of the relationship between temperature and important features of predator-prey interactions such as handling and digestion.

Because the parameter  $T_h$  limits predation rate at high prey densities, it greatly influences predator-prey interaction strengths and has consequences for population dynamics, community structure, and food-web stability (McCann et al. 1998, Rall et al. 2008, 2010). For instance, Petchey et al. (2010) demonstrated that the relative thermal sensitivity of attack rate and  $T_h$  determine whether warming increases or decreases connectance. Our study reveals the need to identify the basic components of species' interactions and to investigate how warming might affect these key mechanisms in order to gain knowledge on how communities might respond to climate change. Our results suggest that the effects of global warming on trophic interac-

tions not only depend on the foraging capacity of predators but also on their digestive capacity. This highlights the need to link physiological and behavioral models in future studies.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank J. Doyon, C. Beaudoin, and M. Bélanger-Morin for technical assistance, J. M. Jeschke and G. Englund for very helpful advice on models and statistics, L. Devine for English revision, and two anonymous reviewers for helpful comments. This work was supported by OURANOS and the Fonds vert of the Québec Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. The Evolution et Diversité Biologique laboratory is part of the Laboratory of Excellence (LABEX) TULIP (ANR-10-LABX-41).

#### LITERATURE CITED

- Allen, A. P., and J. F. Gillooly. 2007. The mechanistic basis of the metabolic theory of ecology. *Oikos* 116:1073–1077.
- Brose, U., J. A. Dunne, J. M. Montoya, O. L. Petchey, F. D. Schneider, and U. Jacob. 2012. Climate change in size-structured ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367:2903–2912.
- Brose, U., R. J. Williams, and N. D. Martinez. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9:1228–1236.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Caldow, R. W. G., and R. W. Furness. 2001. Does Holling's disc equation explain the functional response of a kleptoparasite? *Journal of Animal Ecology* 70:650–662.
- Chen, X. J., X. F. Xu, and X. Ji. 2003. Influence of body temperature on food assimilation and locomotor performance in white-striped grass lizards, *Takydromus wolteri* (Lacertidae). *Journal of Thermal Biology* 28:385–391.
- Dell, A. I., S. Pawar, and V. M. Savage. 2011. Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108:10591–10596.
- Englund, G., G. Ohlund, C. L. Hein, and S. Diehl. 2011. Temperature dependence of the functional response. *Ecology Letters* 14:914–921.
- Firlej, A., G. Chouinard, and D. Coderre. 2006. A meridic diet for the rearing of *Hyaliodes vitripennis* (Hemiptera: Miridae), a predator of mites in apple orchards. *Biocontrol Science and Technology* 16:743–751.
- Gagnon, A. E., J. Doyon, G. E. Heimpel, and J. Brodeur. 2011. Prey DNA detection success following digestion by intraguild predators: influence of prey and predator species. *Molecular Ecology Resources* 11:1022–1032.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91:385–398.
- Holling, C. S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 98:5–86.
- Hoogendoorn, M., and G. E. Heimpel. 2001. PCR-based gut content analysis of insect predators: using ribosomal ITS-1 fragments from prey to estimate predation frequency. *Molecular Ecology* 10:2059–2067.
- Huey, R. B., and J. G. Kingsolver. 2011. Variation in universal temperature dependence of biological rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108:10377–10378.
- Jalali, M. A., L. Tirry, and P. De Clercq. 2010. Effect of temperature on the functional response of *Adalia bipunctata* to *Myzus persicae*. *BioControl* 55:261–269.
- Jeschke, J. M., M. Kopp, and R. Tollrian. 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72:95–112.
- Jeschke, J. M., and R. Tollrian. 2000. Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia* 123:391–396.
- McCann, K. S., A. Hastings, and G. R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395:794–798.
- McMillan, S., A. K. Kuusk, A. Cassel-Lundhagen, and B. Ekbon. 2007. The influence of time and temperature on molecular gut content analysis: *Adalia bipunctata* fed with *Rhopalosiphum padi*. *Insect Science* 14:353–358.
- Mills, N. J. 1982. Satiation and the functional response: a test of a new model. *Ecological Entomology* 7:305–315.
- Petchey, O. L., A. P. Beckerman, J. O. Riede, and P. H. Warren. 2008. Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105:4191–4196.
- Petchey, O. L., U. Brose, and B. C. Rall. 2010. Predicting the effects of temperature on food web connectance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2081–2091.
- R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [www.r-project.org](http://www.r-project.org)
- Rall, B. C., U. Brose, M. Hartvig, G. Kalinkat, F. Schwarzmüller, O. Vucic-Pestic, and O. L. Petchey. 2012. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367:2923–2934.
- Rall, B. C., C. Guill, and U. Brose. 2008. Food web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117:202–213.
- Rall, B. C., O. Vucic-Pestic, R. B. Ehnes, M. Emmerson, and U. Brose. 2010. Temperature, predator-prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology* 16:2145–2157.
- Rogers, D. 1972. Random search and insect population models. *Journal of Animal Ecology* 41:369–383.
- Sentis, A., J. L. Hemptinne, and J. Brodeur. 2012. Using functional response modeling to investigate the effect of temperature on predator feeding rate and energetic efficiency. *Oecologia* 169:1117–1125.
- Van Gils, J. A., and T. Piersma. 2004. Digestively constrained predators evade the cost of interference competition. *Journal of Animal Ecology* 73:386–398.
- Vasseur, D. A., and K. S. McCann. 2005. A mechanistic approach for modeling temperature-dependent consumer-resource dynamics. *American Naturalist* 166:184–198.
- Vucic-Pestic, O., R. B. Ehnes, B. C. Rall, and U. Brose. 2011. Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Global Change Biology* 17:1301–1310.
- Zamani, A. A., A. A. Talebi, Y. Fathipour, and V. Baniameri. 2006. Temperature-dependent functional response of two aphid parasitoids, *Aphidius colemani* and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphidiidae), on the cotton aphid. *Journal of Pest Science* 79:183–188.



## Annexe A – Espèces herbivores

**Tableau A-1.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Aphis pomi*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,19	1,6	0,0	28,5	-	-
Lamb	0,19	0,0	8,0	35,0	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,18	-25,0	0,0	28,6	38,2	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,18	0,0	0,0	30,3	45,0	0,0

**Tableau A-2.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Aphis gossypii*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,27	6,2	0,0	31,9	-	-
Lamb	0,27	5,8	8,0	35,0	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,27	-19,0	0,0	34,6	43,6	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,25	0,0	0,0	32,5	45,0	0,0

**Tableau A-3.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Bemisia argentifolii*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,061	11,1	0,0	30,0	-	-
Lamb	0,063	9,7	8,0	33,9	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,063	3,3	0,0	33,7	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,064	0,0	0,0	33,9	44,6	0,0

**Tableau A-4.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Diaprepes abbreviatus*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,18	12,1	0,0	30,1	-	-
Lamb	0,19	12,0	8,0	31,9	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,19	7,9	0,0	33,6	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,18	0,0	0,0	31,3	39,1	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,18	13,5 <sup>a</sup>	11,5 <sup>a</sup>	24,1	31,0 <sup>a</sup>	99,9 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement obtenus de la littérature et les % $D_{Max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau A-5.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Drosophila melanogaster*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,11	12,5	0,0	26,6	-	-
Lamb	0,12	11,0	8,0	30,6	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,12	-10,9	0,0	29,3	35,9	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,12	0,0	0,0	29,8	37,5	0,0

**Tableau A-6.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Gonipterus scutellatus*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,018	6,7	0,0	24,8	-	-
Lamb	0,019	5,0	8,0	30,1	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,020	0,5	0,0	31,4	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,020	0,0	0,0	31,5	45,0	0,0

**Tableau A-7.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Heliothis virescens*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
<b>2 segments linéaires</b>	0,045	14,1	0,0	31,1	-	-
<b>Lamb</b>	0,043	13,9	8,0	32,1	-	-
<b>Yan &amp; Hunt (<math>T_L</math> estimée)</b>	0,045	-21,1	0,0	32,3	38,4	0,0
<b>Yan &amp; Hunt (<math>T_L=0</math>)</b>	0,047	0,0	0,0	31,9	38,2	0,0
<b>Yan &amp; Hunt (<math>T_L=0</math>) limitée à <math>T_{Inf}</math> et <math>T_{Sup}</math></b>	0,047	16,2 <sup>a</sup>	11,1 <sup>a</sup>	24,1	37,0 <sup>a</sup>	40,3 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement obtenus de la littérature et les % $D_{Max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau A-8.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Listronotus oregonensis*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
<b>2 segments linéaires</b>	0,037	8,5	0,0	28,6	-	-
<b>Lamb</b>	0,037	7,7	8,0	31,8	-	-
<b>Yan &amp; Hunt (<math>T_L</math> estimée)</b>	0,037	3,1	0,0	32,3	45,0	0,0
<b>Yan &amp; Hunt (<math>T_L=0</math>)</b>	0,037	0,0	0,0	31,8	43,1	0,0
<b>Yan &amp; Hunt (<math>T_L=0</math>) limitée à <math>T_{Inf}</math></b>	0,037	10,0 <sup>a</sup>	7,3 <sup>a</sup>	25,6	43,1	0,0

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  est estimée à partir des taux de développement déterminés en laboratoire et le % $D_{Max}$  est estimé à cette température.

**Tableau A-9.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées à l'herbivore *Musca domestica*.

<b>Approche</b>	<b>D<sub>Max</sub></b> <b>(jr<sup>-1</sup>)</b>	<b>T<sub>L</sub></b> <b>(°C)</b>	<b>% D<sub>Max</sub></b> <b>à T<sub>Inf</sub></b>	<b>T<sub>Dmax</sub></b> <b>(°C)</b>	<b>T<sub>U</sub></b> <b>(°C)</b>	<b>% D<sub>Max</sub></b> <b>à T<sub>Sup</sub></b>
<b>2 segments linéaires</b>	0,11	13,0	0,0	33,1	-	-
<b>Lamb</b>	0,11	10,5	8,0	36,0	-	-
<b>Yan &amp; Hunt (T<sub>L</sub> estimée)</b>	0,12	-25,0	0,0	35,6	43,6	0,0
<b>Yan &amp; Hunt (T<sub>L</sub>= 0)</b>	0,11	0,0	0,0	35,0	44,4	0,0
<b>Yan &amp; Hunt (T<sub>L</sub>= 0) limitée à T<sub>Sup</sub></b>	0,11	0,0	0,0	35,0	39,5 <sup>a</sup>	81,7 <sup>a</sup>

<sup>a</sup> T<sub>Sup</sub> est estimée à partir des taux de développement obtenus de la littérature et le %D<sub>Max</sub> est estimé à cette température.

## Annexe B – Espèces parasitoïdes

**Tableau B-1.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Anaphes nitens*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,077	5,1	0,0	29,1	-	-
Lamb	0,074	4,0	8,0	30,4	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,079	-8,0	0,0	32,4	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,074	0,0	0,0	31,0	45,0	0,0

**Tableau B-2.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Aphidius colemani*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,095	6,3	0,0	24,1	-	-
Lamb	0,099	6,5	8,0	26,2	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,102	-3,7	0,0	26,5	35,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,102	0,0	0,0	26,2	35,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,102	7,5 <sup>a</sup>	7,4 <sup>a</sup>	26,2	32,5 <sup>a</sup>	54,6 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement obtenus de la littérature et les % $D_{Max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau B-3.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Aphidius matricariae*.

Approche	$D_{Max}$ (jr <sup>-1</sup> )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,083	7,3	0,0	22,3	-	-
Lamb	0,089	6,5	8,0	26,2	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,092	-2,2	0,0	26,4	35,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,092	0,0	0,0	26,3	35,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,092	7,5 <sup>a</sup>	7,4 <sup>a</sup>	26,3	32,5 <sup>a</sup>	54,8 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement obtenus de la littérature et les % $D_{Max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau B-4.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Eretmocerus furuhashii*.

Approche	$D_{Max}$ (jr <sup>-1</sup> )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,084	12,6	0,0	30,4	-	-
Lamb	0,079	11,8	8,0	31,6	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,082	-23,5	0,0	32,0	39,2	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,081	0,0	0,0	31,8	40,2	0,0

**Tableau B-5.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Fidiobia dominica*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,12	10,4	0,0	22,1	-	-
Lamb	0,12	15,1	8,0	21,6	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,12	14,6	0,0	21,1	27,6	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,12	0,0	0,0	22,8	26,9	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ ) limitée à $T_{Inf}$ et $T_{Sup}$	0,12	9,0 <sup>a</sup>	2,5 <sup>a</sup>	22,8	28,0 <sup>a</sup>	0,0 <sup>a</sup>

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  et  $T_{Sup}$  sont estimées à partir des taux de développement obtenus de la littérature et les % $D_{Max}$  sont estimés à ces températures.

**Tableau B-6.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Leptopilina boulardi*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ ( $^{\circ}C$ )	$T_U$ ( $^{\circ}C$ )	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,054	14,9	0,0	25,1	-	-
Lamb	0,053	14,2	8,0	26,4	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,056	15,5	0,0	30,2	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,054	0,0	0,0	26,1	30,5	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ ) limitée à $T_{Inf}$	0,054	17,0 <sup>a</sup>	23,5 <sup>a</sup>	26,1	30,5	0,0

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  est estimée à partir des taux de développement obtenus de la littérature et le % $D_{Max}$  est estimé à cette température.



**Tableau B-7.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Muscidifurax raptor*.

Approche	$D_{Max}$ (jr <sup>-1</sup> )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,072	11,3	0,0	30,6	-	-
Lamb	0,067	12,9	8,0	29,6	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,070	-25,0	0,0	31,0	37,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,071	0,0	0,0	30,4	37,4	0,0

**Tableau B-8.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Quadrastichus haitiensis*.

Approche	$D_{Max}$ (jr <sup>-1</sup> )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,074	15,7	0,0	29,1	-	-
Lamb	0,077	15,9	8,0	31,2	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,078	8,7	0,0	31,2	37,9	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,080	0,0	0,0	31,2	36,8	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ ) limitée à $T_{Inf}$	0,080	17,5 <sup>a</sup>	14,1 <sup>a</sup>	31,2	36,8	0,0

<sup>a</sup>  $T_{Inf}$  est estimée à partir des taux de développement obtenus de la littérature et le % $D_{Max}$  est estimé à cette température.

**Tableau B-9.** Résultats des analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Spalangia cameroni*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,049	12,9	0,0	29,3	-	-
Lamb	0,050	8,6	8,0	31,8	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,050	6,7	0,0	32,1	41,3	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,051	0,0	0,0	32,1	40,2	0,0

**Tableau B-10.** Résultats d'analyses de régressions non-linéaires appliquées au parasitoïde *Trichogramma pretiosum*.

Approche	$D_{Max}$ ( $jr^{-1}$ )	$T_L$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Inf}$	$T_{Dmax}$ (°C)	$T_U$ (°C)	% $D_{Max}$ à $T_{Sup}$
2 segments linéaires	0,14	10,9	0,0	31,6	-	-
Lamb	0,14	9,5	8,0	34,8	-	-
Yan & Hunt ( $T_L$ estimée)	0,14	-1,4	0,0	34,3	45,0	0,0
Yan & Hunt ( $T_L = 0$ )	0,14	0,0	0,0	34,1	44,9	0,0

# Impact des changements climatiques sur le synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels: Conséquences sur la lutte biologique en milieu agricole au Québec

## Base de données sur les réponses thermiques des ravageurs et de leurs ennemis naturels



*Les coûts relatifs à cette étude ont été assumés par Ouranos grâce au Fonds vert dans le cadre de la mise en œuvre du Plan d'action 2006-2012 sur les changements climatiques du gouvernement du Québec.*



Les organismes partenaires du projet sont:

Agriculture et Agro-Alimentaire Canada  
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec  
Université Laval  
Université de Montréal

# Base de données des réponses thermiques des insectes et acariens ravageurs et bénéfiques en milieu agricole

*Conrad Cloutier, Université Laval*

*Annabelle Firlej, Université de Montréal*

*Joffrey Moiroux, Université de Montréal*

*Guy Boivin, Agriculture et Agroalimentaire Canada*

*Gaétan Bourgois, Agriculture et Agroalimentaire Canada*

*Jacques Brodeur, Université de Montréal\**

*\*Courriel : [jacques.brodeur@umontreal.ca](mailto:jacques.brodeur@umontreal.ca)*

## **Résumé**

Dans le cadre du projet intitulé *'Impact des changements climatiques sur le synchronisme entre les ravageurs et leurs ennemis naturels : conséquences sur la lutte biologique en milieu agricole au Québec'*, une base de données a été créée décrivant les réponses aux températures de 240 espèces d'insectes et acariens ravageurs et de leurs ennemis naturels. Cet outil permet d'identifier, s'il y a lieu, des patrons de réponses aux changements climatiques qui sont propres aux insectes appartenant à différents niveaux trophiques, groupes taxonomiques, groupes fonctionnels, ou associations spécifiques. Le présent document explicatif décrit la nature de la banque de données, identifie les espèces inscrites et énumère les variables pour la lecture et l'utilisation de cette base de données accessible aux étudiants, professionnels du milieu agronomique et scientifiques des institutions publiques ou privées.

## 1/ Description de la base de données

---

La base de donnée en format Excel comprend les valeurs des paramètres thermiques des insectes et acariens ravageurs des cultures agricoles et de leurs ennemis naturels. Cette base inclut des espèces d'intérêt agronomiques de distribution mondiale. Elle a été créée en juillet 2011 et mise à jour jusqu'en mai 2013.

La base de donnée comprend un total de 240 espèces d'insectes et acariens phytophages, prédateurs ou parasitoïdes. Les recherches bibliographiques ont été réalisées grâce aux bases de données bibliographiques en ligne sur Internet à l'aide de mots-clés. Les bases utilisées étaient : Scopus d'Elsevier et Web of Knowledge<sup>SM</sup> de Thomson Reuters. Les articles référencés dans la base de données Excel sont conservés en format PDF dans un dossier électronique et les citations sont indexées dans une bibliothèque du logiciel Endnote.

Pour être intégrés dans la base de donnée, les articles publiés devaient tester l'effet d'au minimum quatre températures différentes sur les espèces d'insectes et acariens.

La base de données sera verrouillée en écriture afin de préserver son intégrité et d'éviter que des études qui ne rencontrent pas les critères de base n'y soient ajoutées.

## 2/Liste des espèces répertoriées

---

Voici un tableau dressant la liste non-exhaustive des espèces présentes dans la base de données Access (en date du début mars 2013).

Espèces	Groupe fonctionnel	Ordre
<i>Acalymma vittatum</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Acrolepiopsis assectella</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Adalia bipunctata</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Adelges piceae</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Adonia variegata</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Agriotes sputator</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Agriotes sordidus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Agrotis ipsilon</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Agrotis orthogonia</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Aleyrodes proletella</i>	Phytophage	Homoptera

<i>Amblyseius cucumeris</i>	Prédateur	Acari
<i>Amblyseius fallacis</i>	Prédateur	Acari
<i>Anagrus atomus</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Anaphes flavines</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Anaphes nitens</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Anaphes victus</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Anasa tristis</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Anastatus biprorulli</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Anthonomus signatus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Apanteles ornigis</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Aphelinus asychis</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Aphidecta obliterated</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Aphidius colemani</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Aphidius ervi</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Aphidius matricariae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Aphidius Rhopalosiphi</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Aphis glycines</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Aphis gossypii</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Aphis nasturnii</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Aphis pomi</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Apolygus lucorum</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Argyrotaenia velutinana</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Aulacorthum solani</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Bemisia argentifolii</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Bemisia tabacci</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Bessa parallela</i>	Parasitoïde	Diptera
<i>Bracon vulgaris</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Campoletis chlorideae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Carcinops pumilio</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Carpophilus marginellus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Cephus cinctus</i>	Phytophage	Hymenoptera
<i>Cerotoma arcuatus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Cerotoma trifurcata</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Chaetophtalmus dorsalis</i>	Parasitoïde	Diptera
<i>Choristoneura fumiferana</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Choristoneura rosaceana</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Chrysopa carnea</i>	Prédateur	Neuroptera
<i>Chrysopa oculata</i>	Prédateur	Neuroptera
<i>Chrysopa phyllochroma</i>	Prédateur	Neuroptera
<i>Chrysopa nipponensis</i>	Prédateur	Neuroptera
<i>Chrysoteuchia topiaria</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Clavipalpus ursinus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Clitostethus arcuatus</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Coccinella septempunctata</i>	Prédateur	Coleoptera

<i>Coccinella transversoguttata</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Coccinella trifasciata</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Coleomegilla maculata</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Conotrachelus nenuphar</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Contarinia nasturtii</i>	Phytophage	Diptera
<i>Croesia curvalana</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Cydia molesta</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Cydia pomonella</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Daktulosphaira vitifoliae</i>	Phytophage	Homoptera
<i>Delia platura</i>	Phytophage	Diptera
<i>Delia radicum</i>	Phytophage	Diptera
<i>Diabrotica barberi</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Diabrotica undecimpunctata howa</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Diabrotica speciosa</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Diaeretiella rapae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Diaprepes abbreviatus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Diatraea grandiosella</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Dinoderus minutus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Drosophila melanogaster</i>	Phytophage	Diptera
<i>Drosophila simulans</i>	Phytophage	Diptera
<i>Edovum puttleri</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Empoasca fabae</i>	Phytophage	Homoptera
<i>Encarsia formosa</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Entomoscelis americana</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Eotetranychus carpini</i>	Phytophage	Acari
<i>Ephedrus californicus</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Eretmocerus furuhashii</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Euseius finlandicus</i>	Prédateur	Acari
<i>Fidiobia dominica</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Frankiniella occidentalis</i>	Phytophage	Thysanoptera
<i>Glischrochilus quadrisignatus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Glyptapanteles muesebecki</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Gonipterus scutellatus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Gonatocerus morgani</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Grapholita molesta</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Graminella nigrifons</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Haeckeliania sperata</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Halyomorpha halys</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Harmonia axyridis</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Helicoverpa zea</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Heliothis virescens</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Hippodamia convergens</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Hippodamia parenthesis</i>	Prédateur	Coleoptera



<i>Hydraecia immanis</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Hydraecia micacea</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Hypera postica</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Hyposoter exiguae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Hypothenemus hampei</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Iphiseius degenerans</i>	Prédateur	Acari
<i>Kampimodromus aberrans</i>	Prédateur	Acari
<i>Lathromeris ovicida</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Leptopilina bouvardi</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Listronotus oregonensis</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Lygus lineolaris</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Lymantria dispar</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Macrocentrus iridiscens</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Mallada desjardinsi</i>	Prédateur	Neuroptera
<i>Mamestra configurata</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Melanoplus bivitattus</i>	Phytophage	Orthoptera
<i>Melanoplus sanguinipes</i>	Phytophage	Orthoptera
<i>Metopolophium dirhodum</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Musca domestica</i>	Detritivore	Diptera
<i>Muscidifurax raptor</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Muscidifurax zaraptor</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Myopharus doryphorae</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Myzus persicae</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Nasonovia ribisnigri</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Neoseiulus baraki</i>	Prédateur	Acari
<i>Neoseiulus californicus</i>	Prédateur	Acari
<i>Nephus bisignatus</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Nephus includens</i>	Prédateur	Coleoptera
<i>Nesidiocoris tenuis</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Nysius huttoni</i>	Phytophage	Hemiptera
<i>Oecanthus fultoni</i>	Phytophage	Orthoptera
<i>Olygonychus ununguis</i>	Phytophage	Acari
<i>Oomyzus sokolowskii</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Orius insidiosus</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Orius laevigatus</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Orius tristicolor</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Orthosia hibisci</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Ostrinia nubilalis</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Otiorhynchus ovatus</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Otiorhynchus sulcatus</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Panonychus ulmi</i>	Phytophage	Acari

<i>Peridroma margaritosa</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Peridroma saucia</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Perilitus brevicolis</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Perilitus coccinellae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Phthorimaea operculella</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Phyllonorycter blancardella</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Phyllotreta cruciferae</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Phytonemus pallidus</i>	Phytophage	Acari
<i>Picromerus bidens</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Plutella xylostella</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Podisus maculiventris</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Podisus sagitta</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Popillia japonica</i>	Phytophage	Coleoptera
<i>Propylea undecimpunctata</i>	Prédateur	Ceoleoptera
<i>Praon volucre</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Pristhesancus plagipennis</i>	Prédateur	Hemiptera
<i>Psila rosae</i>	Phytophage	Diptera
<i>Quadrastichus haitiensis</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Rhagoletis mendax</i>	Phytophage	Diptera
<i>Rhopalosiphum maidis</i>	Phytophage	Homoptera
<i>Rhopalosiphum padi</i>	Phytophage	Homoptera
<i>Rhopobota naevana</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Scolothrips longicornis</i>	Prédateur	Thysanoptera
<i>Scymnus sinuanodulus</i>	Prédateur	Ceoleoptera
<i>Sericothrips staphylinus</i>	Phytophage	Thysanoptera
<i>Sitobion avenae</i>	Phytophage	Homoptera
<i>Spalangia cameroni</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Spalangia endius</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Spalangia endius</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Spodoptera frugiperda</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Stethorus punctatus</i>	Prédateur	Ceoleoptera
<i>Tela anartoides</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Tetranychus ludeni</i>	Phytophage	Acari
<i>Tetranychus mcdanielli</i>	Phytophage	Acari
<i>Tetranychus urticae</i>	Phytophage	Acari
<i>Thrips palmi</i>	Phytophage	Thysanoptera
<i>Thrips tabaci</i>	Phytophage	Thysanoptera
<i>Trichogramma acacioi</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma atopovirilla</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma abournieri</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma buesi</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma chilonis</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma evanescens</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma exiguum</i>	Parasitoïde	Hymenoptera

<i>Trichogramma lasallei</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma mwanzai</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma ostriniae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma pretiosum</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogramma rojasi</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogrammatoidae annulata</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichogrammatoidae bactrae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trichoplusia ni</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Trissolcus brochymenae</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Trissolcus oenone</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Tryphaena pronuba</i>	Phytophage	Lepidoptera
<i>Typhlodromus montdorensis</i>	Prédateur	Acari
<i>Typhlodromus pyri</i>	Prédateur	Acari
<i>Urolepis rufipes</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Venturia canescens</i>	Parasitoïde	Hymenoptera
<i>Zaprionus indianus</i>	Phytophage	Diptera
<i>Zonosemata electa</i>	Phytophage	Diptera
<i>Zygogramma bicolorata</i>	Phytophage	Coleoptera

### 3/Liste des paramètres répertoriés

---

Pour chaque espèce présente dans une feuille du fichier Excel, nous avons répertorié les informations concernant la source (article scientifique) et les paramètres publiés sur l'espèce ciblée. Ainsi pour chaque feuille « espèce », nous avons une série de colonnes contenant les informations ci-dessous :

- \* L'identifiant de l'article par un chiffre (id)
- \* Le nom des auteurs (Author)
- \* L'année de publication de l'article (Year)
- \* Le nom du journal, le volume et les pages de l'article (Journal)
- \* Une partie du titre de l'article (Title)
- \* Le pays dans lequel les expériences ont été faites (Country)
- \* L'ordre de l'espèce (Order)
- \* La famille de l'espèce (Family)
- \* Le genre de l'espèce (Genus)
- \* Le nom de l'espèce (Species)
- \* Le type d'insecte : phytophage, prédateur ou parasitoïde (Nontarget\_functional\_group)
- \* Le type de variable dépendante (Response\_variable\_abbrev)
- \* Le type de variable indépendante (Response\_variable\_detailed)
- \* L'hôte utilisé : plante, insecte ou diète artificielle (Host)
- \* Des commentaires sur la provenance d'une souche ou le sexe (Comment)

- \* La température en degrés Celsius (Temperature °C), suivi de l'erreur expérimentale ("± SD")
- \* L'humidité relative utilisée (Relative humidity), suivi de l'erreur expérimentale ("± SD")
- \* La photopériode utilisée (Photoperiod)
- \* L'intervalle d'observation (observation interval)
- \* Le pourcentage de mortalité des immatures (Mortality\_immatures (%))
- \* Le pourcentage de mortalité des œufs (Mortality\_egg (%))
- \* Le pourcentage d'éclosion des œufs (Hatchability (%))
- \* Le pourcentage de survie des immatures (Survival immature (egg-adult) %)
- \* La consommation journalière moyenne (Daily consumption)
- \* Le temps de développement des œufs en jours (Egg developmental time (Days)), suivi de l'erreur standard (Erreur type de la moyenne: S.E.)
- \* Le temps de développement de la larve et de la pré-pupe (Egg-pupa developmental time (Days)), suivi de l'erreur standard (S.E.)
- \* Le temps de développement de la pupa (Pupa developmental time (Days)), suivi par l'erreur standard (S.E.)
- \* Le temps de développement total (Total developmental time of male and female (Days)), suivi par l'erreur standard (S.E.)
- \* La durée en jours avant le premier dépôt de progénitures (Preoviposition period (days)), suivi de l'erreur standard (S.E.)
- \* Le taux de reproduction net  $R_0$  (Net reproductive rate  $R_0$ ), suivi de l'erreur standard (S.E.)
- \* Le taux intrinsèque d'accroissement  $R_m$  en jours<sup>-1</sup> (Intrinsic rate of increase  $r_m$  (Days<sup>-1</sup>)), suivi de l'erreur standard<sup>m</sup> (S.E.)
- \* Le nombre de proies tuées dans le cas d'un prédateur (Number of prey killed)
- \* Le taux de développement à l'émergence des mâles et femelles en jours<sup>-1</sup> (Developmental rate of adults M+F (Days<sup>-1</sup>))
- \* Le ratio de femelles (Sex ratio female)
- \* Le modèle de régression utilisé pour représenter le taux de développement total en fonction de la température (Model)
- \* L'équation de régression (Equation of total developmental rate)
- \* La constante thermique en degrés jours (thermal constant K (°D), suivi par l'erreur standard (S.E.)
- \* La température seuil inférieure (lower developmental threshold  $T_0$  (°C)), suivi par l'erreur standard (S.E.)
- \* La température optimale de développement ( $T_{opt}$  (°C))
- \* La température maximale de développement ( $T_{max}$  (°C))
- \* Les dernières colonnes sont les différents paramètres des équations de régression des modèles utilisés par les auteurs avec leur erreur standard ( $r^2$ ,  $\rho$ ,  $\Delta$ ,  $\lambda$ , a, m, b y)