

En quête d'odeur : rôle des composés organiques volatils des oeufs de punaises sur la reconnaissance d'hôtes des parasitoïdes.

Auteur : Sion, Anaïs

Promoteur(s) : Verheggen, François; 21137

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences agronomiques, à finalité spécialisée

Année académique : 2022-2023

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/18222>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

En quête d'odeur : rôle des composés
organiques volatils des œufs de punaises
sur la reconnaissance d'hôtes des
parasitoïdes

Sion Anaïs

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE
L'OBTENTION DU DIPLÔME DE BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES
AGRONOMIQUES

Année académique 2022 - 2023

Co-promoteurs :

PR. VERHEGGEN FRANÇOIS

DR. LA FORGIA DIANA

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

En quête d'odeur : rôle des composés
organiques volatils des œufs de punaises
sur la reconnaissance d'hôtes des
parasitoïdes

Sion Anaïs

TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE
L'OBTENTION DU DIPLÔME DE BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES
AGRONOMIQUES

Année académique 2022 - 2023

Co-promoteurs :

PR. VERHEGGEN FRANÇOIS

DR. LA FORGIA DIANA

Organisme d'accueil

Ce travail a été réalisé au sein du département d'entomologie de l'Agroscope de Changins.

L'Agroscope est un réseau de plusieurs centres de recherches abordant différentes thématiques liées à l'agriculture telles que l'environnement et le réchauffement climatique, la protection des ressources naturelles, l'alimentation saine et durable, les systèmes de production agroécologique, etc.

Le département entomologique de l'Agroscope de Changins a pour principaux objectifs de suivre les dynamiques des populations d'insectes, définir les seuils d'intervention, lutter contre les ravageurs (émergents ou non), surveiller les résistances aux insecticides, poser des diagnostics et conseiller.

Remerciements

Ce travail de fin d'études a pu être réalisé grâce au soutien et aux conseils de nombreuses personnes que je tiens à remercier chaleureusement.

Mes premiers remerciements vont tout d'abord à la Forgia Diana et Verheggen François, mes co-promoteurs, qui m'ont suivie et conseillée tout le long de mon TFE. Je les remercie également pour le temps qu'ils m'ont consacré par leurs corrections, mais également par leur écoute.

Ensuite, je tenais à remercier l'ensemble du service entomologique de l'Agroscope de Changins pour l'accueil reçu au sein de leur laboratoire et pour m'avoir incluse au sein de leur équipe (Steinger Thomas, Kehrlı Patrik, Hiltpold Ivan, la Forgia Diana, Linder Christian, Brabant Cécile, Breitenmoser Stève, Bussereau Floriane, Klötzli Françoise, Laurent Julie, Chablais Romain, Demal Sonia, Bolis Léa, Murer Coline, Kellenberger Stefan, Pasquier Denis).

J'adresse tout particulièrement mes remerciements à Laurent Julie et Chablais Romain pour leur aide précieuse dans la réalisation de mes expériences et leurs conseils avisés ainsi qu'à Hiltpold Ivan pour nos nombreuses discussions, la relecture de mon travail et ses conseils en statistique.

Je remercie ensuite tous ceux et celles qui m'ont aidée de près ou de loin dans la réalisation de ce travail. Je pense notamment à Cléroux Marilyn, Groux Raphaël et Pelludat Cosima.

Je remercie ma famille qui m'a soutenue tout le long de mes études. Merci à mes parents qui m'ont permis de réaliser ces cinq belles années au sein de Gembloux Agro-Bio Tech.

Je remercie Émilien, mon compagnon, qui m'a toujours encouragée dans mes choix depuis le début de mes études.

Je remercie enfin mes amis et amies avec qui j'ai partagé ma vie étudiante (Justine, Sarah, Élise, Audrey, Pierre, Léa, Carole, Théo, Nicolas, Lavena ...) mais également celles et ceux de mon logement en Suisse (Amandine, Camille, Lia, Pauline, Magali, Gaëtan, Klervie, Romane, Marine, Mallaury, Henri ...). À nos souvenirs, nos rires, nos soirées, nos discussions, nos rêves et j'en passe !

Résumé

Les Pentatomidae, faisant partie de l'ordre des hémiptères, regroupent des espèces prédatrices mais également phytophages. Ces dernières ont un impact économique important en agriculture. L'étude qui suit s'est principalement basée sur deux espèces de punaises que sont *Halyomorpha halys* et *Nezara viridula*. La première est un des ravageurs principaux des vergers et la deuxième s'attaque essentiellement aux cultures maraichères. De nombreux articles parlent du rôle des HIPVs¹ dans la reconnaissance des hôtes par les parasitoïdes mais il reste encore des lacunes concernant les OIPVs² émis par les œufs de punaises. Dans le travail qui suit, les composés présents dans les œufs de punaise ont été analysés par SPME³ tout au long de leur développement, du premier au sixième jour, afin de comprendre si les OIPVs peuvent changer au cours du temps. Chez *H. halys*, un alcane C13 a été identifié tandis que chez *N. viridula*, le même alcane qu'*H. halys*, du β -cedrène, du β -funèbrene, de l' α -cedrène et du γ -butyrolactone ont été identifiés. Par la suite, le comportement des parasitoïdes *Trissolcus japonicus* et *Trissolcus basalus* a été étudié en observant leur préférence entre des œufs de différents âges dans des tests sans choix et double choix en boîte de Petri, et double choix en olfactomètre. En parallèle, des mesures supplémentaires ont été prises concernant le taux d'émergence des nymphes, le taux de parasitisme, le sex-ratio des parasitoïdes et la mortalité des œufs. L'objectif était de comprendre si les OIPVs peuvent fournir des indices aux parasitoïdes quant à l'âge des œufs afin d'augmenter leur succès de parasitisme. Il s'est avéré que *N. viridula* a une préférence dans chacun des tests pour des œufs jeunes (1 à 3 jours) contrairement aux œufs vieux (4 à 6 jours). Alors qu'*H. halys* n'a montré qu'une faible préférence pour les œufs jeunes lors des tests en olfactomètre. Finalement, les empreintes des punaises (déjà testées auparavant dans la littérature comme signaux attractifs) ont été comparées aux œufs. Les résultats montrent que les œufs peuvent être le dernier signal dans la recherche d'hôte par les parasitoïdes.

1. HIPVs : *Herbivore-Induced Plant Volatiles*. Ils sont libérés par les feuilles, les fleurs et les fruits dans l'atmosphère ou dans le sol à partir des racines en réponse aux attaques des herbivores [120].

2. OIPVs : *Oviposition-Induced Plant Volatiles*. Le dépôt d'œufs de certains herbivores peut induire des réactions chez les plantes qui ressemblent à une réponse de type hypersensible (RH) [10].

3. La microextraction en phase solide (SPME) est une technique de préparation d'échantillons polyvalente sans solvant. Elle fonctionne sur le principe de l'adsorption/absorption et de la désorption et consiste en l'utilisation d'une fibre recouverte d'une phase extractive pour concentrer les analytes dans un échantillon.

Abstract

The Pentatomidae, part of the Hemiptera order, include both predatory and phytophagous species. The latter have a major economic impact on agriculture. The following study is based mainly on two species of stink bugs : *Halyomorpha halys* and *Nezara viridula*. The first is a major pest of orchards, while the second mainly attacks produce crops. Numerous studies demonstrate the role of HIPVs⁴ in host recognition by parasitoids, but there are still gaps concerning OIPVs⁵ emitted by stink bug eggs. In the following report, the compounds present in bedbug eggs were analyzed by SPME⁶ throughout their development, from day one to day six, in order to understand whether OIPVs can change over time. In *H. halys*, a C13 alkane was identified, while in *N. viridula*, the same alkane as *H. halys*, as well as β -cedrene, β -funebrene, α -cedrene and γ -butyrolactone were identified. The behavior of the parasitoids *Trissolcus japonicus* (Ashmead, 1904) and *Trissolcus basalis* (Wollaston, 1858) was then studied by observing their preference between eggs of different ages in no-choice and double-choice Petri dish tests, and double-choice olfactometer tests. At the same time, additional measurements were taken on larval emergence rates, parasitism rates, parasitoid sex ratio and egg mortality. The aim was to understand whether OIPVs can provide clues to parasitoids as to egg age in order to increase their parasitization success. The results are globally showing that *N. viridula* had a preference in each test for young eggs (1 to 3 days) as opposed to old eggs (4 to 6 days). Whereas *H. halys* showed only a slight preference for young eggs in olfactometer tests. Finally, bedbug footprints (previously tested in the literature as attractive signals) were compared to eggs. The results show that eggs may be the last signal in the parasitoids' search for a host.

4. HIPVs : Herbivore-Induced Plant Volatiles. They are released by leaves, flowers and fruit into the atmosphere or into the soil from roots in response to herbivore attacks [120].

5. OIPVs : Oviposition-Induced Plant Volatiles. Egg deposition by certain herbivores can induce reactions in plants that resemble a hypersensitive response (HR) [10].

6. Solid phase microextraction (SPME) is a versatile and solvent-free sample preparation technique. It works on the principle of adsorption/absorption and desorption and requires a fiber coated with an extractive phase to concentrate analytes in a sample.

Table des matières

Introduction	1
1 Usage des sémiochimiques chez les parasitoïdes	1
2 Rôle des Pentatomidae dans l'agriculture	1
3 <i>Halyomorpha halys</i>	2
3.1 Biologie et description	2
3.2 Distribution	4
3.3 Gamme d'hôtes	6
3.4 Symptômes et dégâts	6
3.5 Surveillance et méthodes de lutte existantes	7
3.5.1 Surveillance et protection	7
3.5.2 Lutte chimique	9
3.5.3 Lutte par bioinsecticides	9
3.5.4 Lutte biologique	10
3.5.5 Exploration de nouvelles méthodes de lutte	11
4 <i>Nezara viridula</i>	12
4.1 Biologie et description	12
4.2 Distribution	14
4.3 Gamme d'hôtes	15
4.4 Symptômes et dégâts	15
4.5 Surveillance et méthodes de lutte existantes	16
4.5.1 Surveillance et protection	16
4.5.2 Lutte chimique	17
4.5.3 Lutte par bioinsecticides	17
4.5.4 Lutte biologique	18
4.5.5 Exploration de nouvelles méthodes de lutte	20
Objectifs	21
Matériel et méthode	22
1 Élevage des punaises	22
2 Élevage des parasitoïdes	24
3 Collecte des composés organiques volatils (COVs)	24
4 Essais comportementaux (œufs)	25
4.1 Aucun choix en arène	26
4.2 Double choix en arène	26
4.3 Double choix en olfactomètre	26
5 Essais comportementaux (empreintes)	27
6 Analyse statistique	28
Résultats	29

1	Collecte des composés organiques volatils (COVs)	29
2	Essais comportementaux (œufs)	31
2.1	Aucun choix en arène	31
2.2	Double choix en arène	32
2.3	Sex-ratio	35
2.4	Double choix en olfactomètre	36
3	Essais comportementaux (empreintes)	36
	Discussion	38
	Conclusion	41
	Bibliographie	42
	Annexes	52

Table des figures

1	<i>Différenciation adulte mâle ou femelle sur base de l'appareil reproducteur. À droite, une femelle et à gauche, un mâle [99].</i>	3
2	<i>Œufs d'<i>Halyomorpha halys</i> prêts à éclore.</i>	3
3	<i>Cycle de développement d'<i>Halyomorpha halys</i> [108].</i>	4
4	<i>Distribution internationale d'<i>Halyomorpha halys</i> selon les modèles bioclimatiques [67].</i>	5
5	<i>a) Pêches déformées [61], b) Symptômes sur poire [108], c) Symptômes sur noisette [4].</i>	6
6	<i>Filets insect-proof utilisés pour les carpocapses et pour <i>Halyomorpha halys</i> sur des pommiers et des poiriers [3].</i>	8
7	<i>Piège à phéromones (type Fischer) fixé à la paroi d'une grange couverte de lierre [102].</i>	8
8	<i><i>Trissolcus japonicus</i> parasite les œufs d'<i>Halyomorpha halys</i> [18].</i>	10
9	<i>Cycle de développement de <i>Trissolcus japonicus</i> [115].</i>	11
10	<i><i>Nezara viridula</i>. De gauche à droite : les cinq stades nymphaux, l'adulte et le type « torquata » [123].</i>	13
11	<i>Évolution dans le temps des œufs de <i>Nezara viridula</i>.</i>	13
12	<i>Cycle de développement de <i>Nezara viridula</i> [13].</i>	14
13	<i>Distribution géographique de <i>Nezara viridula</i> [42]</i>	15
14	<i>a) Piqûres sur une tomate immature [94], b & c) Concombres déformés [94, 102], d) Piqûres sur une aubergine [94].</i>	16
15	<i><i>Trissolcus basalis</i> parasite les œufs de <i>Nezara viridula</i> [65].</i>	18
16	<i>Cycle de développement de <i>Trissolcus basalis</i> [12].</i>	19
17	<i>Schéma des objectifs principaux (adapté de [23]).</i>	21
18	<i>Cage pour les œufs (a) et les nymphes (b & c) d'<i>H. halys</i>.</i>	22
19	<i>Cage pour les adultes d'<i>H. halys</i>.</i>	23
20	<i>Cage pour les adultes de <i>N. viridula</i>.</i>	23
21	<i>Cage pour les <i>Trissolcus</i> spp.</i>	24
22	<i>Micrœxtraction en phase solide (SPME) (adapté de [23]).</i>	25
23	<i>a) Essai aucun choix avec des œufs vieux d'<i>H. halys</i>, b) essai double choix en arène avec des œufs de <i>N. viridula</i>.</i>	26
24	<i>Essai du comportement olfactif des parasitoïdes en olfactomètre.</i>	27
25	<i>a) Essai comportemental de choix entre une ooplaque jeune et des empreintes, b) Essai comportemental de choix entre un contrôle et des empreintes.</i>	28
26	<i>Boxplots montrant la surface des pics (mAU*S) de chaque composé identifié dans les œufs de <i>N. viridula</i>. Légende : plus la médiane est élevée, plus la teinte du diagramme en boxplot est foncée.</i>	30
27	<i>Boxplots montrant la surface des pics (mAU*S) de chaque composé identifié dans les œufs vieux ou jeunes de chacune des punaises.</i>	30
28	<i>Boxplots montrant le taux d'émergence des nymphes de punaises, le taux de parasitisme et le taux d'œufs stériles pour les œufs de <i>N. viridula</i> (a) et d'<i>H. halys</i> (b) dans les essais aucun choix en arène.</i>	32
29	<i>Boxplots montrant le taux d'émergence des nymphes de punaises, le taux de parasitisme et le taux d'œufs stériles pour les œufs de <i>N. viridula</i> (a) et d'<i>H. halys</i> (b) dans les essais double choix en arène.</i>	34
30	<i>Boxplots montrant le choix de <i>T. basalis</i> (a) et <i>T. japonicus</i> (b) entre des œufs jeunes ou vieux de leur hôte dans les essais double choix en arène.</i>	35

31	<i>Graphique du sex-ratio pour chaque espèce de Trissolcus en fonction de chaque expérience et de l'âge des œufs.</i>	35
32	<i>Boxplots montrant le choix de T. basalis (a) et T. japonicus (b) entre des œufs jeunes ou vieux de leur hôte dans les essais en olfactomètre.</i>	36
33	<i>Boxplots montrant le choix de T. basalis (a) et T. japonicus (b) entre un morceau de papier filtre contrôle ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d'une femelle gravide de son hôte en boîte de Petri en verre.</i>	37
34	<i>Boxplots montrant le choix de T. basalis (a) et T. japonicus (b) entre des œufs jeunes de son hôte ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d'une femelle gravide de son hôte en boîte de Petri en verre.</i>	37
35	<i>Résultats pour la collecte des composés organiques volatils grâce à la SPME. (a) Contrôle, (b) œufs jeunes d'H. halys, (c) œufs vieux d'H. halys, (d) œufs jeunes de N. viridula, (e) œufs vieux de N. viridula.</i>	64

Liste des tableaux

1	Résultats du test de Kruskal-Wallis comparant la surface des pics pour chacun des composés retrouvés dans les œufs de punaises en fonction de leur temps de développement.	29
2	Données récoltées pour les tests « aucun choix » en arène.	31
3	Données récoltées pour les tests double choix en arène.	33
4	Liste non exhaustive des plantes hôtes d' <i>Halyomorpha halys</i>	52
5	Liste non exhaustive des insecticides utilisés pour la lutte chimique contre <i>Nezara viridula</i> et <i>Halyomorpha halys</i>	55
6	Liste non exhaustive des organismes impliqués dans la lutte biologique contre <i>Halyomorpha halys</i>	58
7	Liste non exhaustive des plantes hôtes de <i>Nezara viridula</i>	60
8	Liste non exhaustive des organismes impliqués dans la lutte biologique contre <i>Nezara viridula</i>	61
9	Données des SPME pour <i>Halyomorpha halys</i> et <i>Nezara viridula</i>	63

Introduction

1 Usage des sémiochimiques chez les parasitoïdes

« Les sémiochimiques sont des marqueurs ou des signaux chimiques qui transmettent des informations entre les individus d'une même espèce (phéromones) ou d'espèces différentes (produits allélochimiques). » [7].

De nombreuses études ont cherché à comprendre l'usage de ces derniers dans le comportement de recherche d'hôte chez les parasitoïdes. L'objectif principal de ces recherches est d'améliorer la lutte biologique grâce aux agents de biocontrôle dans les cultures.

Il existe deux principales catégories de signaux dans la recherche d'hôtes par les parasitoïdes : les signaux volatils aéroportés (signaux de longues distances) et les signaux transmis par le substrat (signaux de courtes distances) [119]. Pour la première catégorie, il peut s'agir par exemple de composés volatils émis par les plantes après l'attaque d'un herbivore (HIPVs⁷) ou l'oviposition (OIPVs⁸) [29, 39]. Pour la deuxième catégorie, plusieurs composés volatils peuvent entrer en jeu tels que les traces chimiques laissées par les hôtes [30], les écailles d'ailes, la salive ou les sécrétions mandibulaires [24] qui ont un effet kairomonal⁹ sur les parasitoïdes ou encore, les déchets produits par les hôtes comme le miellat des pucerons et des cochenilles [80]. Les signaux de longues distances sont souvent utilisés comme première piste par les parasitoïdes et lorsqu'ils arrivent à proximité de l'hôte, ils précisent la localisation de celui-ci par des signaux de courtes distances [119].

Jusqu'à présent, les études menées sur les parasitoïdes hyménoptères se focalisent essentiellement sur les signaux de longues distances [27]. Dans ce travail, la question des signaux de courtes distances sera plus amplement abordée avec l'implication des composés organiques volatils contenus dans les œufs de deux espèces de Pentatomidae sur le comportement de recherche d'hôte de deux espèces de *Trissolcus*. Un sujet largement sous-étudié jusque maintenant comme mentionné par CONTI et al. (2004). De plus, une distinction dans le temps de développement des œufs sera effectuée. Deux catégories distinctes seront créées : les œufs jeunes (1 à 3 jours) et les œufs vieux (4 à 6 jours). En effet, selon la littérature actuelle, les *Trissolcus* auraient une préférence pour les œufs jeunes contrairement aux œufs vieux [125].

2 Rôle des Pentatomidae dans l'agriculture

Les Pentatomidae, autrement appelés punaises, font partie de l'ordre des hémiptères. Plus de 4700 espèces réparties en plus de 1100 genres ont été recensées dans le monde [16, 49]. Les punaises sont majoritairement phytophages mais certaines espèces sont prédatrices [25].

Dans la nature, ces dernières jouent un rôle essentiel dans la régulation de certaines populations d'insectes ravageurs. Cependant, peu d'études ont été menées afin d'évaluer leur potentiel

7. HIPVs : *Herbivore-Induced Plant Volatiles*. Ils sont libérés par les feuilles, les fleurs et les fruits dans l'atmosphère ou dans le sol à partir des racines en réponse aux attaques des herbivores [120].

8. OIPVs : *Oviposition-Induced Plant Volatiles*. Le dépôt d'œufs de certains herbivores peut induire des réactions chez les plantes qui ressemblent à une réponse de type hypersensible (RH) [10].

9. Relatif à kairomone : toute substance produite par un individu d'une espèce qui profite au bénéficiaire d'une espèce différente, mais qui est nuisible au producteur.

comme agents de lutte biologique [49]. La principale sous-famille prédatrice est les Asopinae regroupant mondialement 357 espèces dont *Arma custos*, *Picromerus bidens*, *Brontocoris tabidus*, *Perillus bioculatus*, *Podisus maculiventris*, *Podisus nigrispinus*, etc. [33, 49, 59].

À l'heure actuelle, ce sont les punaises phytophages qui sont au cœur des préoccupations. En agriculture, elles engendrent de nombreux dégâts provoquant des pertes allant jusqu'à 90 % des récoltes. Ces punaises sont un frein majeur au développement de l'agriculture biologique mettant en péril les nouveaux plans d'action vers une protection intégrée des cultures [16]. La recrudescence des punaises, ces dernières années, est sûrement liée à la réduction progressive des insecticides, au réchauffement climatique ou à des invasions biologiques [96].

Les espèces phytophages sont retrouvées principalement dans les cultures maraichères ou fruitières. Plusieurs punaises phytophages majeures peuvent être mises en évidence : *Eurydema ornata* (Linnaeus, 1758), *Eurydema ventralis* (Kolenati, 1846), *Eurydema oleracea* (Linnaeus, 1758), *Palomena prasina* (Linnaeus, 1761), *Graphosoma italicum* (O.F. Müller, 1766), *Aelia acuminata* (Linnaeus, 1758), *Rhaphigaster nebulosa* (Poda, 1761), *Halyomorpha halys* (Stål, 1855), *Nezara viridula* (Linnaeus, 1758), *Pentatoma rufipes* (Linnaeus, 1758), *Dolycoris baccarum* (Linnaeus, 1758), *Carpocoris spp.* (Kolenati, 1846) [16, 59].

Dans la suite de ce travail, l'accent sera mis sur deux punaises phytophages que sont *H. halys* et *N. viridula*. Cette dernière sera principalement utilisée comme modèle afin de mieux comprendre *H. halys*, bien que les deux espèces diffèrent au niveau de leur origine géographique. De plus, *N. viridula* est connue comme un important ravageur depuis de nombreuses années comparé à *H. halys*, nouvellement arrivée comme espèce nuisible dans les cultures. Leur biologie, distribution, gamme d'hôtes seront abordées plus amplement ainsi que les symptômes et dégâts occasionnés et les méthodes de lutte existantes contre ces punaises.

3 *Halyomorpha halys*

3.1 Biologie et description

Halyomorpha halys (Stål, 1855) est un insecte polyphage piqueur-suceur (Hemiptera : Pentatomidae) [41].

Le cycle de développement d'*H. halys* commence par les œufs suivis de cinq stades nymphaux avant d'obtenir les adultes (cf. *Figure 3*).

Les adultes d'*H. halys* mesurent 12 à 17 mm de long et 7 à 10 mm de large. Ils ont une coloration brunâtre-jaunâtre, marbrée et tachetée de points sombres. Parfois, leur teinte vire vers le jaune ou le rouge. Le bord de l'abdomen de la face dorsale est caractérisé par une succession de bandes claires et foncées. Il n'existe pas d'épine sous l'abdomen. Cette espèce est reconnaissable grâce aux deux lignes blanc pâle situées sur ses antennes ainsi que par l'absence de bordure dentelée au niveau du pronotum¹⁰. Des taches brunes sont aussi présentes sur les deux membranes alaires antérieures [55, 84, 99]. Pour différencier les adultes mâles ou femelles, le critère morphologique principal se base sur l'appareil reproducteur (cf. *Figure 1*). Les mâles ont deux sortes de crochets visibles au niveau de cet appareil, appelés des « paramères » résultant d'une apophyse des plaques génitales. Tandis que les femelles n'en possèdent pas [99].

10. Partie supérieure du prothorax des insectes.

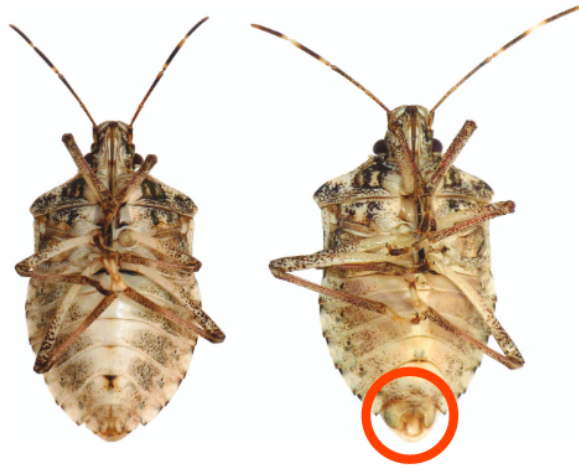


FIGURE 1 – Différenciation adulte mâle ou femelle sur base de l'appareil reproducteur. À droite, une femelle et à gauche, un mâle [99].

La morphologie des nymphes varie au cours du temps. À l'éclosion, elles sont orangées tachetées de noir et de rouge, et mesurent 2,4 mm. Le deuxième stade nymphal (L2) se caractérise par une tête rectangulaire avec une paire d'épines devant les yeux. Les antennes comptabilisent quatre segments avec une tache blanche. Les côtés du thorax sont munis d'une série d'épines sur la longueur et les pattes sont généralement foncées parsemées de taches blanches. Les stades nymphaux suivants (L3 à L5) mesurent entre 5,5 et 12 mm. Les nymphes sont plus foncées que les précédentes et les antennes ressemblent à celles des adultes [55, 84, 99].

Les œufs d'*H. halys* sont en forme de cylindres arrondis et de couleur blanchâtres avec de petites épines situées autour de l'opercule. Leur diamètre fait environ 1,3 mm sur 1,6 mm de longueur. Lorsque les œufs sont prêts à éclore, un triangle noir apparaît à la surface (cf. *Figure 2*) [55, 75, 84, 99].

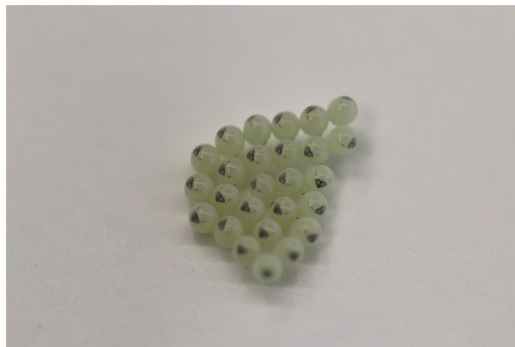


FIGURE 2 – Œufs d'*Halyomorpha halys* prêts à éclore.

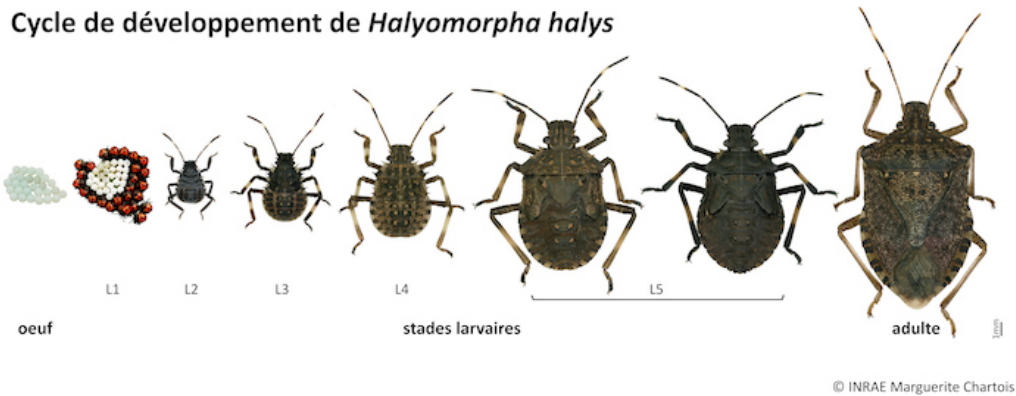


FIGURE 3 – Cycle de développement d'*Halyomorpha halys* [108].

En Europe et aux USA, cette punaise marbrée peut effectuer une à deux générations par an. En Chine, les générations se succèdent, quant à elles, jusqu'à quatre fois par an ou plus. Le cycle commence par la ponte des œufs à la surface inférieure des feuilles de l'hôte entre juin et août. Ces pontes regroupent en moyenne trente œufs et une femelle peut en pondre en moyenne 100 au cours de sa vie. Aux USA et au Japon, en laboratoire, la capacité de ponte s'élève de 200 à 480 œufs. Ces derniers éclosent après trois à six jours (trois jours à 30 °C, six jours à 25 °C) donnant ainsi le premier stade nymphal (L1) qui reste à proximité des œufs vides. La L1 est immobile et se nourrit des coquilles d'œufs, acquérant un endosymbionte¹¹ (*Pantœa carbekii*) indispensable à sa survie. Ensuite, la L2 émerge 3 à 5 jours plus tard, se disperse et s'alimente en piquant les végétaux grâce à un rostre. Les différents stades nymphaux se relaient progressivement avec la L3 qui émerge 12-13 jours après l'éclosion des œufs, la L4, 19-20 jours et la L5, 26-27 jours, pour finalement atteindre le stade adulte. Néanmoins, il se peut que les nouveaux adultes ne soient pas directement matures sexuellement et la reproduction a donc lieu l'année suivante, lors du printemps et de l'été. De novembre à janvier, ils effectuent alors une diapause dans des abris secs tels que des écorces d'arbres morts, des crevasses de bâtiments, des véhicules ou encore à l'intérieur des maisons [61, 99]. La longévité moyenne des adultes se situe entre 301 et 365 jours. Après diapause, ils redeviennent actifs au printemps et commencent l'oviposition qui dure de juin à septembre avec un pic au mois de juillet. Il est aussi important de noter que les adultes d'*H. halys* deviennent inactifs en-dessous de 9 °C et que chaque augmentation de 1 °C au-dessus de 4 °C lors de la diapause augmente de 13,5 % la survie de ces derniers [73].

H. halys doit accumuler 538 degrés jour (DJ) pour effectuer son développement complet d'œuf à adulte avec une échelle de température allant de 14,14 °C à 35 °C. Par exemple, si la température est de 30 °C (l'optimum), il lui faudra 32 à 35 jours pour l'ensemble de son développement [75]. Cependant, quand les températures sont plus basses et se situent entre 15,9 et 19,9 °C, le cycle complet demande 60 à 107 jours [4].

3.2 Distribution

Cette punaise dite marbrée ou encore diabolique est originaire d'Asie orientale. Elle a ensuite été détectée aux États-Unis en 1996 en Pennsylvanie, et pour la première fois en Europe en 2004 en Suisse (avec le recensement de seulement quelques individus) [61, 105]. Pour la Suisse, sa présence fut aussi déclarée en 2007 avec une population bien établie, pour le Liechtenstein

11. Les endosymbiontes sont des organismes qui forment une relation symbiotique avec une autre cellule ou un autre organisme. Certains endosymbiontes se trouvent à l'intérieur des cellules (intracellulaires), tandis que d'autres se fixent à la surface des cellules (extracellulaires). Les relations symbiotiques sont des relations dans lesquelles les deux parties sont gagnantes.

en 2009, pour la Grèce en 2011, pour l'Allemagne en 2012, pour la France et l'Italie en 2013 et pour l'Autriche, en 2015 [53, 61].

Les principaux vecteurs de dispersion de cette espèce semblent être l'avion et la voiture [112]. Une autre étude a également démontré que cette punaise diabolique pouvait se retrouver aussi dans des cargaisons, des caisses d'emballage, des aéronefs, des machines, des véhicules et des bagages personnels [53]. En outre, l'ANSES a réalisé une ARP (Analyse de Risque Phytosanitaire) sur *H. halys* dans laquelle le transport sur des produits frais (plants, branches, fleurs coupées, etc.) ou de fruits d'hôtes a été considéré comme un vecteur d'entrée potentiel. Cependant, le risque d'entrée est considéré comme faible à modéré [4].

Sa dispersion est cependant limitée, même si elle est capable de couvrir de longues distances. Les adultes d'*H. halys* volent sur des trajets de moins de cinq kilomètres [105]. La distance moyenne de vol est de deux kilomètres par jour avec une vitesse moyenne de vol de 3 m/s [75, 99]. La L1 et la L2 sont peu mobiles mais les stades nymphaux suivants montrent une capacité de dispersion plus élevée en laboratoire, grim pant de 6 à 8 mètres en quinze minutes. Sur le terrain, elles peuvent parcourir 1,3 à 2,6 mètres en trente minutes [72].

Le plus gros risque est que cette punaise marbrée s'étende de plus en plus au niveau international. Les modélisations bioclimatiques (cf. *Figure 4*) sont basées sur les données actuelles de distribution en Asie, aux USA et en Europe. Les aires ayant les conditions les plus favorables à son implantation sont les pays méditerranéens d'Europe ainsi que ceux situés plus vers le nord, les pays méditerranéens du Moyen-Orient, le nord de l'Algérie, des pays d'Afrique comme le nord de l'Angola, la République du Congo, le Gabon, la Guinée équatoriale et le Cameroun, la côte ouest des USA, l'est de l'Amérique du Nord, des pays d'Amérique du Sud comme l'Uruguay, le sud du Brésil, le centre du Chili et l'Argentine, des parties de la Nouvelle Zélande et de l'Afrique Australe, et enfin, des parties du sud de l'Australie. Finalement, tous les continents sont touchés [53, 75]. Le réchauffement climatique ainsi que l'augmentation du commerce international accentueraient également ce phénomène de dispersion en faveur de cette punaise diabolique [53].

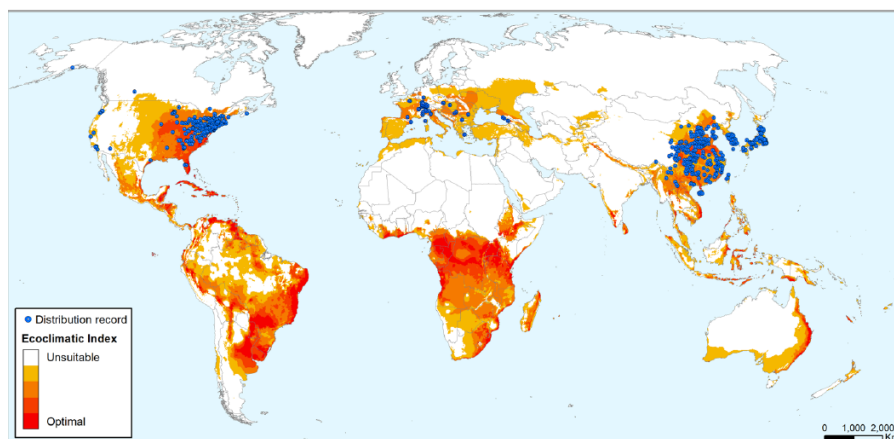


FIGURE 4 – *Distribution internationale d'Halyomorpha halys selon les modèles bioclimatiques [67].*

Des modèles bioclimatiques sont aussi mis au point pour certains pays en particulier. Par exemple, la Suisse a validé un modèle nommé CLIMEX. Celui-ci a réussi à démontrer qu'en seulement 15 ans (de 2004 à 2019), *H. halys* a réussi à coloniser toutes les zones favorables à son développement, ce qui limite son aire de répartition. Néanmoins, les scientifiques suisses ont simulé différents scénarios possibles en fonction des changements climatiques. Il est remarqué

que cet insecte pourrait à l'avenir s'étendre plus en altitude, et qu'il y aurait potentiellement des augmentations du nombre de générations par an. Cela accroîtrait considérablement les dommages sur les cultures en Suisse [107].

3.3 Gamme d'hôtes

H. halys est un important ravageur des grandes cultures, mais également de certains arbres et légumineuses. En effet, son spectre d'hôtes s'étend à plus de 200 espèces dans le monde (cf. *Table 4* en annexe) [105]. Selon l'EPPO (*the European and Mediterranean Plant Protection Organization*), ses hôtes majeurs sont *Actinidia chinensis* et *deliciosa* (les kiwis), *Corylus avellana* (le noisetier), *Glycine max* (le soja jaune), *Prunus avium* (le mérisier), *Prunus domestica* (le prunier), *Prunus persica* (le pêcher), *Pyrus communis* (le poirier commun) et *Zea mays* (le maïs) [36]. Cet insecte a tendance à s'attaquer aux fleurs et fruits à maturité mais aussi à d'autres organes des végétaux. Cette caractéristique est d'autant plus néfaste car les adultes changent alors fréquemment d'hôtes. Cette punaise a ainsi un pouvoir de colonisation rapide et assez élevé [61, 105].

3.4 Symptômes et dégâts

En ce qui concerne les symptômes (cf. *Figure 5*) que provoque *H. halys* sur ses plantes hôtes, les tissus atteints montrent des taches de succion. Ces zones flétrissent, peuvent se déformer et des bosses apparaissent à la surface. Des suintements sont parfois visibles et la pulpe du fruit brunit dans certains cas. Les piqûres peuvent aussi altérer le goût des fruits et légumes. Les feuilles deviennent flétries, brunes et se déchirent. Néanmoins, l'ensemble de ces symptômes est difficilement attribuable à cette punaise marbrée car des dégâts similaires sont occasionnés par d'autres ravageurs. De plus, les symptômes diffèrent selon les plantes hôtes. Par exemple, les poivrons et les tomates présentent des tâches blanchâtres à la surface tandis que les bettes développent des verrues autour de la piqûre [61, 105].

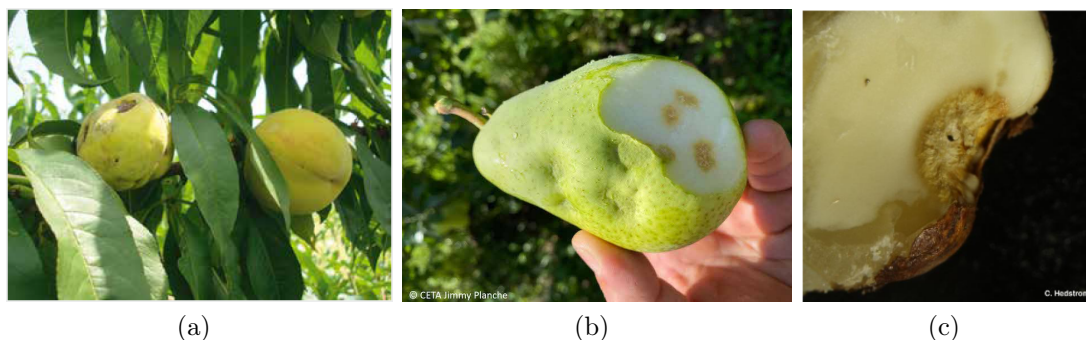


FIGURE 5 – a) Pêches déformées [61], b) Symptômes sur poire [108], c) Symptômes sur noisette [4].

Cette punaise diabolique cause de nombreux dégâts impliquant d'énormes baisses de rendement. Effectivement, l'avortement des bourgeons floraux et la chute des jeunes fruits sont des conséquences irréversibles. Les pertes à la récolte sont aussi importantes étant donné que les fruits et légumes sont en grande majorité non commercialisables après avoir subi une attaque par *H. halys*. En outre, plus spécifiquement pour la vigne, lors des récoltes des grappes de raisins, il se peut que certaines de ces punaises soient broyées pendant la vinification. Ceci peut impliquer la perte de certaines bouteilles de vin produites dont l'arôme est altéré par les substances émises par les punaises marbrées lors du broyage. Des nuisances domestiques surviennent également lorsque les punaises diaboliques ont élu domicile dans les habitations

pendant leur période de diapause à l'automne [61, 105]. Par exemple, 26 205 adultes avaient été relevés en janvier et juin 2011 dans une ferme du Maryland [53]. Ces dernières dégagent des odeurs souvent perçues comme nauséabondes résultant de produits chimiques de défense lorsqu'elles se sentent menacées. Il s'agit d'un mélange de tridécane, de 5-éthyl-2(5H)-furanone et de (E)-2-décel, de leurs glandes olfactives [121].

Il faut noter aussi qu'*H. halys* est un potentiel vecteur de certaines maladies. Via son rostre, lorsque cet insecte pique un de ses hôtes, une transmission de bactéries ou de levures phytopathogènes (ex. *Eremothecium coryli*) peut s'effectuer. En Asie, cette punaise est responsable de la maladie des balais de sorcière (PaWB) sur les Paulownia, arbres utilisés comme bois destinés à l'exportation. Elle est aussi impliquée dans la transmission de maladies cryptogamiques comme l'anthracnose causant la pourriture des fruits [4].

Les dommages économiques qu'*H. halys* entraîne sont plus importants entre juillet et octobre pour les espèces univoltines (avec une génération par an) et de mai-juin à octobre pour les espèces bivoltines (avec deux générations par an) [61].

3.5 Surveillance et méthodes de lutte existantes

De nombreuses méthodes de lutte et de surveillance contre *H. halys* ont vu le jour ces dernières années. De plus amples explications sur chacune d'entre elles sont abordées dans la suite de ce travail.

3.5.1 Surveillance et protection

Pour estimer la taille des populations qui émergeront après diapause et ainsi suivre leur évolution, des pièges passifs peuvent être créés. Ces pièges imitent les structures dans lesquelles pourraient se retrouver les adultes d'*H. halys* lors de leur diapause [73].

L'utilisation de filets dits *insect-proof* ou d'exclusion (cf. *Figure 6*) sont des moyens efficaces afin d'éviter des invasions de punaises marbrées et d'ainsi anticiper de nombreux dégâts. Cependant, disposer et fermer à temps l'ensemble de ces filets sur les cultures est un vrai challenge étant donné qu'*H. halys* est présent une grande partie de l'année. En outre, s'il s'avère que certains filets sont troués ou laissent paraître des ouvertures, ces punaises trouvent vite le moyen d'y entrer. La création d'un microclimat par l'introduction de ces filets peut également engendrer des zones potentielles à risque fongique. Quant à la dimension des mailles des filets, elle dépend exclusivement de l'utilisation qui en sera faite. Si ce sont les adultes qui sont visés majoritairement, alors la dimension recommandée sera de 4 x 2,5 mm tandis que si ce sont les stades nymphaux, la dimension diffère (ex. pour la L3, les mailles font 2,2 x 2,2 mm) [20, 21, 75].



FIGURE 6 – Filets insect-proof utilisés pour les carpocapses et pour *Halyomorpha halys* sur des pommiers et des poiriers [3].

Des pièges pyramidaux à phéromones peuvent être placés (cf. *Figure 7*). Il s’agit principalement de pièges utilisant la phéromone d’agrégation d’*H. halys*. Cette phéromone est un mélange de (3S,6S,7R,10S)-10,11-époxy-1-bisabolén-3-ol et du (3R,6S,7R,10S)-10,11-époxy-1-bisabolén-3-ol (des stéréoisomères) qui reste actif toute la durée de la saison. Il existe aussi le (2E,4E,6Z)-décatriénoate de méthyle qui peut être disposé dans les pièges, mais ce dernier ne permet d’attirer *H. halys* qu’en fin de saison. Une combinaison de ce composé et de la phéromone d’agrégation est également possible avec une efficacité semblable tout au long de la saison. Ces pièges pyramidaux sont déposés soit directement au sol ou fixés aux branches. Ces pièges sont d’une moindre efficacité de par l’utilisation d’une phéromone d’agrégation comparée à d’autres espèces pour lesquelles on utilise une phéromone sexuelle. En effet, les punaises n’entrent pas souvent à l’intérieur des pièges, mais restent à proximité de ces derniers. De plus, l’effet d’attraction entraîne parfois des dégâts plus importants aux alentours des pièges. C’est dans ces situations-là, qu’il est recommandé de disposer ceux-ci à distance de la culture à protéger, par exemple au niveau des bordures de la parcelle [71, 75].



FIGURE 7 – Piège à phéromones (type Fischer) fixé à la paroi d’une grange couverte de lierre [102].

L’échantillonnage par frappage ou battage consiste à taper sur les hôtes d’*H. halys* afin de faire tomber les individus qui auraient élu domicile dans ces derniers. Les punaises perturbées se retrouvent ainsi sur un drap disposé au sol, autour des hôtes, et peuvent ainsi être comptées, donnant des informations sur les densités de population entre les espèces végétales et leur évolution dans le temps. Cette méthode s’effectue au début de la saison après la période de diapause [99].

Des pièges à lumière noire permettent de suivre l'activité d'*H. halys*. Ils peuvent être positionnés du début du printemps jusqu'en septembre. Lorsque les adultes cherchent leur refuge pour la diapause, les pièges à lumière noire sont toutefois d'une moindre efficacité [75, 89].

Grâce à toutes ces méthodes, les pics principaux d'apparition de cette punaise diabolique peuvent être repérés, ce qui facilite la gestion des populations d'*H. halys* au cours de l'année par différentes méthodes de lutte [61, 73].

3.5.2 Lutte chimique

La lutte chimique est la plus communément utilisée dans la gestion d'*H. halys*. Cet insecte est présent une grande partie de l'année, s'étalant tout le long de la saison de végétation. Une couverture chimique est donc d'application pendant l'ensemble de la période de sensibilité de cette punaise [4].

LEE et al. (2013) et KUHAR et KAMMINGA (2017) ont synthétisé les principales études qui ont été effectuées quant à l'efficacité d'insecticides à usages commerciaux et domestiques. Les matières actives ayant démontré une efficacité entre 90 et 100% sont répertoriées à la *Table 5* en annexe. Toutefois, la majorité de celles-ci ne sont plus actuellement autorisées par l'Europe [95] ce qui limite fortement le recours aux insecticides.

De plus, *H. halys* a un comportement d'évasion lorsqu'elle est dérangée, ce qui entraîne instantanément sa chute. Les insecticides ont donc une moindre efficacité, ce qui a amené à la réalisation de certaines études afin d'améliorer les outils de gestion par lutte chimique. Plusieurs alternatives en sont ressorties telles que le fait de pulvériser les insecticides au sol une fois que les punaises sont tombées, de cibler en priorité les adultes ayant hivernés et qui sont moins réactifs ou encore de pulvériser les insecticides dans les habitats boisés adjacents aux terres cultivées [73].

Les insecticides entraînent également des résistances et ont un impact sur les auxiliaires étant donné leur large spectre d'action. En outre, une recrudescence de ravageurs secondaires peut être observée [52, 99]. L'utilisation des insecticides est une méthode limitée qui peut avoir de lourdes conséquences sur la santé humaine par la voie des produits de consommation [105]. C'est dans cette optique que de nouvelles méthodes de lutte sont ainsi déployées afin de limiter la propagation d'*H. halys*.

3.5.3 Lutte par bioinsecticides

Des bioinsecticides contre *H. halys* ont aussi été étudiés par LEE, SHORT et al. (2014). Ces derniers étaient basés sur des composés bactériens (ex. *Burkholderia sp.* et *Chromobacterium subtsugae*) et leur efficacité après une semaine d'exposition s'élevait à 80 % [74].

En agriculture biologique, des produits sont autorisés sur le marché comme le spinosad ou l'azadirachtine qui atteignent des taux d'efficacité jusqu'à 70 %. Toutefois, ils n'offrent que des effets limités avec une récupération ultérieure rapide. Seuls les stades nymphaux sont impactés, ce qui ne paraît pas suffisant comme lutte contre *H. halys* à ce jour. En outre, un problème similaire aux insecticides synthétiques intervient : le comportement de chute de cette punaise, comme expliqué précédemment (cf. *Section 3.5.2, page 9*) [68, 74].

3.5.4 Lutte biologique

La lutte biologique grâce à des parasitoïdes oophages est en cours de recherche avec notamment une espèce nommée *Anastatus bifasciatus* (Hymenoptera : Eupelmidae). Les familles des Scelionidae (ex. *T. japonicus*, *T. basalis* et *T. mitsukurii*) et des Encyrtidae (ex. *Oaencyrtus telenomicida*) sont aussi reconnues comme des prédateurs de cette punaise marbrée [73, 91]. Selon SAGUEZ (2019) : « *Le parasitisme des œufs d’H. halys est variable selon les régions, variant de 25 à 70 % de la mortalité des œufs* ».

D’autres organismes peuvent entrer en jeu dans la lutte contre *H. halys*. Par exemple, en Géorgie, des adultes d’*H. halys* ont été retrouvés morts à la suite d’une attaque fongique. Des échantillons ont été prélevés et il en est ressorti trois isolats de *Beauveria bassiana* et un de *Isaria fumosorosea*. De là, un mycoinsecticide nommé Bover-Ge basé sur *B. bassiana* a été testé et atteint des taux d’efficacité entre 72,0 et 90,5 %. La recherche sur des nématodes est également d’actualité. La même étude géorgienne a testé les espèces suivantes : *Heterorhabditis bacteriophora* et *Steinernema borjomiensis*. Leurs taux d’efficacité sont respectivement de 33 à 47 % et de 13 à 33 % [17].

Une liste non exhaustive des organismes impliqués dans la lutte biologique contre *H. halys* se trouve à la *Table 6* en annexe.

Trissolcus japonicus

Trissolcus japonicus (Ashmead, 1904) (Hymenoptera : Scelionidae) autrement surnommé “guêpe samouraï” est le seul parasitoïde spécialiste impliqué dans la lutte contre *H. halys* (cf. *Figure 8*). Il est le plus prometteur comme agent de lutte biologique atteignant des niveaux élevés de parasitisme en Chine. Cet insecte a la capacité de parasiter environ 70 % des œufs d’*H. halys* [15, 43, 124].



FIGURE 8 – *Trissolcus japonicus* parasite les œufs d’*Halyomorpha halys* [18].

Cette guêpe mesure entre 1 et 2 mm et son cycle de développement est illustré en *Figure 9*. Comme *H. halys*, *T. japonicus* effectue une diapause sous forme d’adulte lors de la période hivernale. En sortie de diapause, les adultes se mettent en recherche des œufs d’*H. halys* afin de les parasiter par oviposition [15]. Une femelle *T. japonicus* pond environ 42 œufs et a une préférence pour des jeunes œufs d’*H. halys* n’ayant qu’un à trois jours d’ancienneté. Chaque œuf de *T. japonicus* est déposé dans un œuf d’*H. halys*. La larve de cette guêpe se nourrit de la totalité de l’hôte avant d’éclorre, empêchant ainsi le développement des nymphes d’*H. halys*. Lorsque les larves de *T. japonicus* sortent des œufs, il s’agit d’abord de l’émergence des mâles en premier lieu et les femelles suivent par la suite. Les mâles attendent toujours les femelles afin de s’accoupler. Le sexe ratio est de 5,5 femelles pour 1 mâle [124, 125].

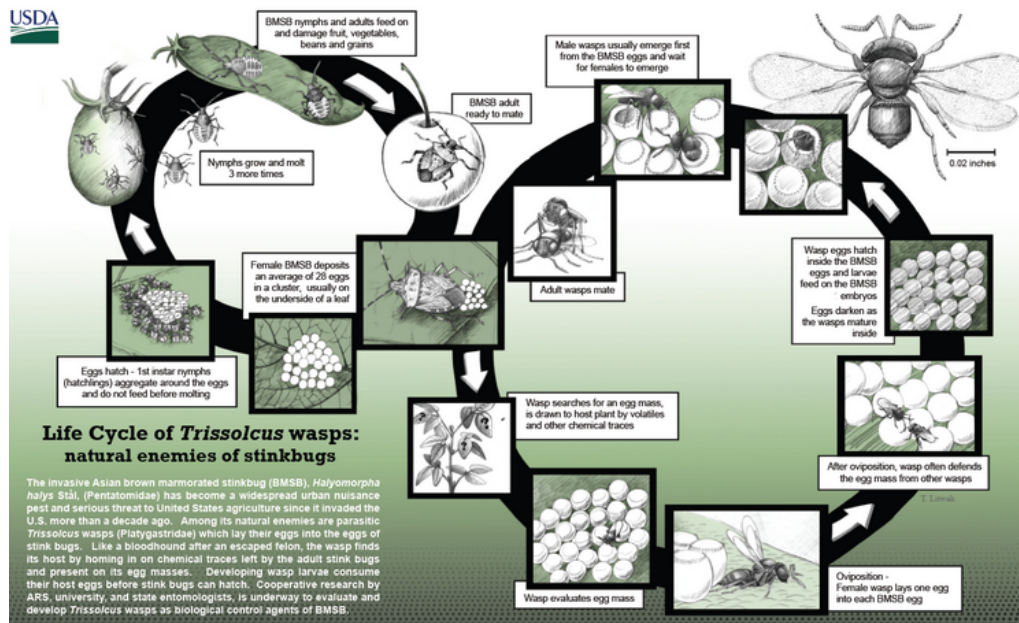


FIGURE 9 – Cycle de développement de *Trissolcus japonicus* [115].

Le cycle de développement de *T. japonicus* est rapide et s'effectue en 10,5 à 7,3 jours à des températures s'élevant de 25 à 30 °C respectivement. Sa gamme de températures se situe entre 12 et 34 °C dont l'optimum est de 30 °C. Cependant, cette guêpe a la capacité de résister à des basses températures allant jusqu'à -18 °C [15, 124, 125]. « Le nombre de degrés-jour nécessaires à l'achèvement du développement est de 132,5 DJ, ce qui suggère que *T. japonicus* pourrait potentiellement avoir jusqu'à 10 générations par an dans le sud de la Chine » [125].

En ce qui concerne sa distribution actuelle, elle n'est pas encore claire. En effet, cette guêpe est originaire d'Asie, mais a été retrouvée aux USA, au Canada ainsi qu'en Europe à divers endroits. L'hypothèse principale serait que *T. japonicus* serait arrivé en même temps qu'*H. halys* par des activités humaines [15, 106, 110]. Plusieurs demandes d'autorisation pour relâcher ce parasitoïde exotique dans la nature ont été soumises et doivent être acceptées par les agences réglementaires [54, 100]. Les demandes faites par l'Italie et la Suisse (pour le canton alémanique) ont été d'ailleurs acceptées et mises en application. Conjointement, des populations de *T. japonicus* ont été identifiées en 2017 en Suisse et en 2018 en Italie [91].

3.5.5 Exploration de nouvelles méthodes de lutte

Des recherches pour des stratégies « *attract and kill* », pour des techniques basées sur des insectes stériles ou encore de piégeage massif par des plantes de service sont en cours d'expérimentation [87, 109].

Des études sur la possibilité de supprimer le symbiote primaire situé au niveau de l'intestin d'*H. halys* prennent de plus en plus d'ampleur dans la recherche scientifique. Effectivement, la symbiose obligatoire avec des bactéries est retrouvée chez de nombreuses espèces d'insectes. La principale fonction du symbiote est d'améliorer le régime alimentaire souvent restreint de ces espèces. Chez *H. halys*, il s'agit du symbiote appelé *Pantoea carbekii* qui serait transmis verticalement aux œufs lors de l'oviposition des femelles, par les sécrétions contenant des bactéries symbiotiques. Ces dernières sont ensuite ingérées par les nouveau-nés. De nouvelles stratégies de

lutttes innovantes proposent la suppression de symbiote par stérilisation des ooplaques¹² ou encore par l'application d'engrais à base d'oligo-éléments présentant une activité antimicrobienne [47, 48, 91]. Les études sur le sujet ont déjà montré des résultats concluants. La stérilisation de la surface des œufs d'*H. halys* induit des retards dans le développement de la L1, le taux de mortalité de la L2 est plus élevé et les adultes restants ont des périodes de pré-oviposition plus longues et un taux d'oviposition plus faible. L'ensemble de ces conséquences permettrait de diminuer drastiquement les populations d'*H. halys* [48].

Finalement, la lutte contre *H. halys*, dans les années à venir, sera sûrement une combinaison de plusieurs moyens afin de protéger les cultures de manière durable [61, 105].

4 *Nezara viridula*

4.1 Biologie et description

Nezara viridula (Linnaeus, 1758) est un insecte piqueur-suceur (Hemiptera : Pentatomidae) [42]. Cette punaise, communément appelée punaise verte, porte d'autres noms tels que punaise verte à front jaune, du Sud, ponctuée ou encore, puante [35]. Il s'agit d'un important ravageur des grandes cultures et des cultures maraîchères. Les cultures fruitières peuvent aussi être attaquées, mais dans une moindre mesure [94].

Les adultes de *N. viridula* (cf. *Figure 10*) mesurent de 12 à 16 mm de long, 80 mm de large et leurs corps prennent la forme d'un bouclier. Leur teinte diffère en fonction des saisons passant d'une couleur vert pomme au printemps et en été, à une couleur brun violacé en automne lors de leur hibernation. Une ligne de trois à cinq points blancs est visible sur la partie supérieure du scutellum¹³, là où il rejoint le pronotum. Les deux points situés aux extrémités sont parfois noirs. Les adultes sont pourvus de deux paires d'ailes dont les hémélytres sont épais et sclérifiés et la membrane alaire¹⁴ inférieure est transparente [38, 50, 94]. Des variantes morphologiques existent au sein des adultes, par exemple la présence d'une marge blanche sur la partie antérieure du pronotum et de la tête. Ces adultes sont alors appelés « torquata » (cf. *Figure 10*) [38, 94]. Pour différencier les adultes mâles et les adultes femelles, le critère morphologique est similaire à celui d'*H. halys* (cf. *Section 3.1, page 2*).

Il existe cinq stades nymphaux pour *N. viridula* présentés en *Figure 10*. La morphologie des nymphes varie au cours du temps. À l'éclosion, elles sont rouge foncé à noir et mesurent à peine 1 mm. Jusqu'au troisième stade nymphal (L3), leur couleur est encore très foncée mais des taches blanches apparaissent progressivement, laissant ensuite place à une teinte jaune-vert au quatrième stade nymphal (L4). Le dernier stade (L5) se rapproche du vert pomme des adultes avec quelques taches rouges et blanches et les nymphes mesurent environ 10 mm. Au début, les nymphes sont aptères¹⁵ mais les coussinets alaires sont visibles chez la L5 [38, 50, 94].

12. Ponte de certains insectes dont les œufs sont regroupés parfois en nids d'abeilles ou en disque, généralement sur plusieurs niveaux et parfois agglutinés avec un mucus de protection.

13. Le scutellum est une partie du thorax des insectes, situé à la jonction des élytres.

14. Relatif aux ailes.

15. Sans ailes.



FIGURE 10 – *Nezara viridula*. De gauche à droite : les cinq stades nymphaux, l'adulte et le type « torquata » [123].

Les œufs de *N. viridula* sont pondus par les adultes en forme de nid d'abeille appelé des ooplaques. Ces dernières regroupent en moyenne une soixantaine d'œufs collés étroitement ensemble sans qu'il y ait d'espaces entre eux. Le nombre d'œufs varie généralement entre 30 et 130 par ooplaque [64, 116]. Plus les individus prennent de l'âge, plus le nombre d'œufs diminue au cours du temps (SION, observation personnelle). Ils mesurent 1 mm de hauteur et sont en forme de tonneau avec les extrémités aplaties et une couronne d'épines. Au cours de leur développement, leur teinte évolue du blanc cassé, au jaune foncé, au rose et enfin, à l'orange vif (cf. *Figure 11*). Lorsque les œufs sont prêts à éclore, un triangle rouge apparaît à la surface [38, 64, 114]. Ils sont généralement déposés à la surface inférieure des feuilles ou sous les structures fructifères et pour les plantes herbacées, ils sont préférentiellement localisés sur les parties supérieures [94].

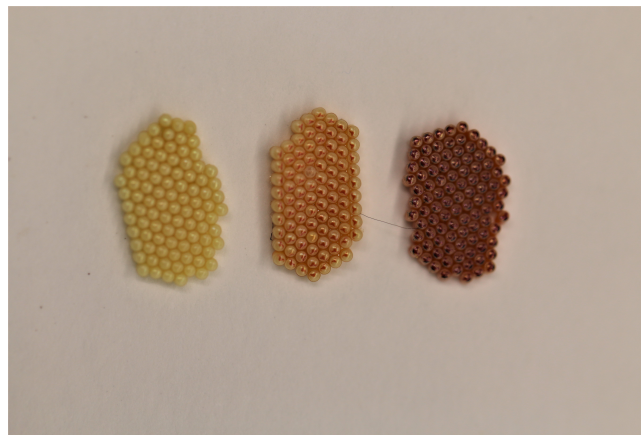


FIGURE 11 – Évolution dans le temps des œufs de *Nezara viridula*.

N. viridula est une espèce multivoltine¹⁶ dans les régions plus chaudes atteignant parfois plus de quatre générations par an, mais elle peut être également univoltine¹⁷ dans les régions plus froides [94, 114]. Un pic principal est visible en septembre mais *N. viridula* peut être aperçue de mars à novembre. Son cycle de développement (cf. *Figure 12*) varie en fonction de la température ; 23 jours à 30 °C, 34 à 25 °C et 58 à 20 °C. Son optimum de température est de 30 °C [2, 38, 94].

16. Le cycle de vie comporte plusieurs générations par an.

17. Le cycle de vie comporte une génération par an.

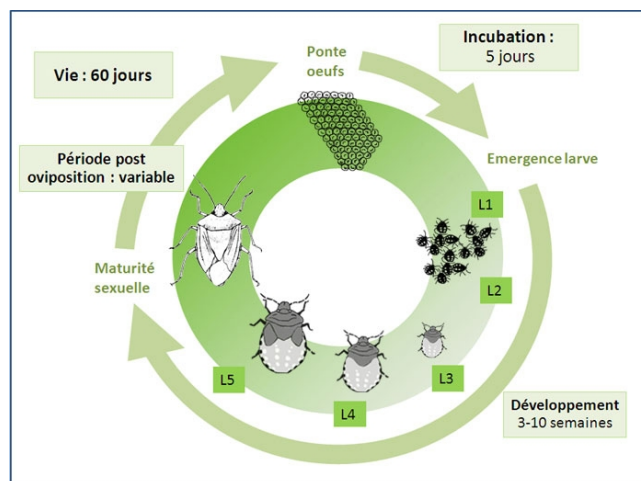


FIGURE 12 – Cycle de développement de *Nezara viridula* [13].

Les adultes commencent leur diapause en automne et elle s'étendra jusqu'en avril ou plus rarement en février. Cette étape s'effectue dans des lieux relativement chauds comme la litière de feuilles, sous l'écorce des arbres, des zones à proximité d'habitation ou des abris protégés du froid [94]. Au printemps, les premiers individus sortent et commencent à s'alimenter pendant la nuit [104]. Ils pondent leurs œufs sur leurs hôtes et ces derniers éclosent cinq jours après en été, ou émergeront après deux-trois semaines au printemps et en automne [19]. Le premier stade nymphal (L1) reste groupé près de la ponte, sans se nourrir pendant 24 à 48 h. C'est seulement au stade deux (L2) que les nymphes commencent à se disperser afin de se nourrir. La L2 et la L3 continuent leur développement en restant majoritairement regroupées, ce qui peut être assimilé à un comportement de défense contre de possibles attaques externes. Tandis que la L4 et la L5 sont plus indépendantes et ressemblent de plus en plus aux adultes. Le régime alimentaire de la L2 à la L5 est similaire à celui des adultes [38, 94]. L'ensemble du développement nymphal est relatif à la qualité nutritionnelle et aux températures. Les différents stades nymphaux se succèdent approximativement comme suit à 25 °C et 70 %HR¹⁸ : œufs (6 jours), L1 (3 jours), L2 (10 jours), L3 (7 jours), L4 (10 jours), L5 (13 jours) [57]. Des études ont démontré qu'à 30 °C, le cycle dure environ 28 jours tandis qu'il s'étend jusqu'à huit semaines à une température de 20 °C. L'entrée en diapause des adultes est régie en fonction de la longueur du jour ainsi que de la température à laquelle est déjà sensible la L5 [114].

4.2 Distribution

N. viridula est cosmopolite (cf. *Figure 13*). Cette espèce est connue pour ses dégâts dans le monde entier. Elle est originaire de l'Afrique de l'Est, plus précisément d'Éthiopie et du pourtour méditerranéen [94]. Elle a cependant colonisé toutes les régions tropicales, subtropicales et tempérées chaudes d'Eurasie, d'Afrique, d'Australie et des Amériques, approximativement entre les latitudes 45°N et 45°S [38]. Elle continue à étendre progressivement son aire de répartition par dissémination naturelle. Cette expansion est en partie due au réchauffement climatique mais aussi aux activités humaines [1].

18. HR = Humidité Relative. Mesure de la vapeur d'eau dans l'air.

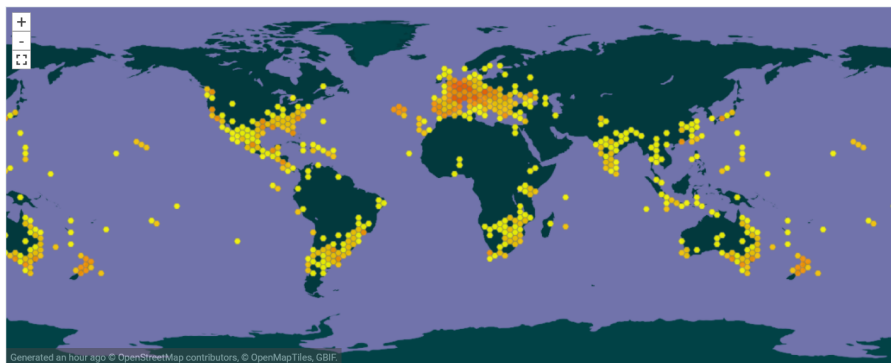


FIGURE 13 – *Distribution géographique de Nezara viridula* [42]

En ce qui concerne la dispersion de *N. viridula*, elle s’effectue principalement par les adultes ayant la capacité de voler [38]. Des études ont montré que certains individus avaient parcouru des centaines de kilomètres en vol prolongé [1, 51, 56]. Au Japon, les femelles voleraient jusqu’à un kilomètre par jour entre les sites d’alimentation et les lieux de ponte [62]. Les nymphes sont également mobiles, mais uniquement à partir de la L2 [64].

4.3 Gamme d’hôtes

N. viridula est une espèce très polyphage. Néanmoins, malgré ce statut, plusieurs sources de la littérature mettent en évidence que la majorité des plantes répertoriées ne sont pas en tant que telles des plantes hôtes. En effet, nombreuses sont celles où *N. viridula* ne fait que se nourrir par nécessité et ne se reproduit pas [38, 117]. “La polyphagie semble donc être une adaptation assez spécifique pour soutenir les adultes pendant les périodes où les hôtes reproducteurs ne sont pas disponibles” [118]. En outre, les relations d’hôte de *N. viridula* varient énormément en fonction de la localisation. Même au sein d’une zone similaire, différentes populations de cette espèce peuvent montrer des variations quant à leur diète [92].

N. viridula a une gamme d’hôtes regroupant de nombreuses familles différentes telles que les Fabaceae, les Brassicaceae, les Poaceae, les Solanaceae, les Cucurbitaceae, les Malvaceae, etc. Il s’agit principalement de légumineuses comme les concombres, les aubergines, les tomates, les fraises, les poivrons, les haricots et les radis. Mais aussi des grandes cultures telles que le soja, le riz et le maïs [5, 94]. Une liste non exhaustive des plantes hôtes majeures se trouve à la *Table 7* en annexe.

4.4 Symptômes et dégâts

L’ensemble des stades de *N. viridula* peut infliger des dégâts aux cultures, la L1 étant la seule exception étant donné qu’elle se nourrit des coquilles d’œufs pour acquérir son endosymbionte. C’est l’insertion du stylet et l’injection d’enzymes digestives qui engendrent les symptômes observables sur les cultures [94]. Toute la plante peut être attaquée que cela soit les tiges, les boutons floraux, les gousses, les fruits ou encore les graines. Toutefois, *N. viridula* a pour préférence les jeunes pousses et les fruits en développement. Les symptômes provoqués par *N. viridula* (cf. *Figure 14*) diffèrent selon les espèces hôtes [38, 94]. Par la succion, cette punaise retarde la croissance des fruits immatures engendrant une chute prématurée de ceux-ci ou ce qui peut être appelé le « *catfacing* » des pêches, des tomates, des concombres, etc. Les piqûres forment des taches ponctiformes dures brunâtre-noirâtre. Les pousses attaquées flétrissent et s’atrophient tandis que les boutons floraux se dessèchent [13, 38]. Par exemple, après une attaque par *N. viridula*, les macadamias et les noix de pécan subissent des dégâts sur l’amande.

Cette dernière se voit infliger des lésions localisées à la surface et le taux de germination est moindre. Pour le riz, le remplissage n'est pas optimal, et pour les tomates elles sont souvent plus légères. Le goût des légumes et des fruits est altéré, réduisant ainsi les ventes. De par l'ensemble des symptômes, les récoltes des cultures sont difficilement commercialisables, ce qui impacte fortement les agriculteurs [19]. Les répercussions économiques peuvent être très importantes [94].

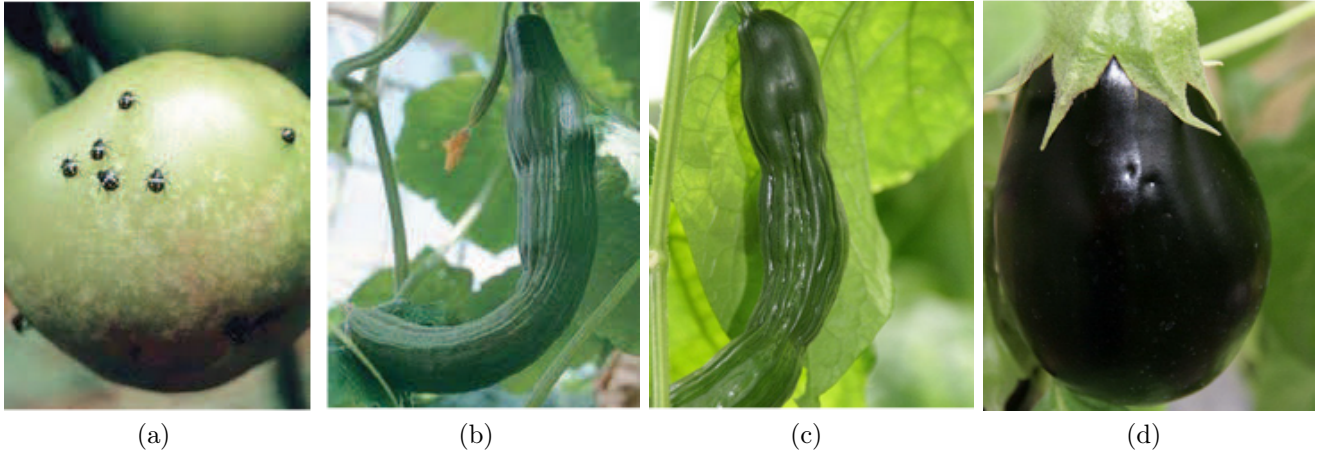


FIGURE 14 – a) Piqûres sur une tomate immature [94], b & c) Concombres déformés [94, 102], d) Piqûres sur une aubergine [94].

De plus, *N. viridula* entraîne des infections fongiques et bactériennes comme *Nematospora coryli* en Afrique qui provoque des pourritures internes chez le coton et les haricots. D'autres *Nematospora* spp. sont transmissibles aux cultures de soja, tomates, agrumes, etc. [19].

Le statut d'organisme de quarantaine n'est pas reconnu pour *N. viridula* étant donné qu'il s'agit actuellement d'une espèce cosmopolite. Dans ce cadre, aucune précaution spéciale de quarantaine n'est prise par les autorités gouvernementales en Europe [19].

4.5 Surveillance et méthodes de lutte existantes

De nombreuses méthodes de lutte et de surveillance contre *N. viridula* ont vu le jour ces dernières années. De plus amples explications sur chacune d'entre elles sont abordées dans la suite de ce rapport.

4.5.1 Surveillance et protection

La pause de filets *insect-proof* comme pour *H. halys* est une méthode de lutte assez efficace, mais a tout de même des désavantages comme une mauvaise aération et le fait que ces derniers font office de barrière aux auxiliaires naturels [38, 94]. Les détails techniques de ces filets ont déjà été mentionnés auparavant (cf. *Section 3.5.1, page 7*).

Contrairement à *H. halys*, les pièges pyramidaux à phéromones sont beaucoup moins efficaces pour surveiller les populations de *N. viridula*. L'emplacement de pièges est très important afin d'augmenter le nombre de captures. L'interface entre deux cultures serait le plus propice [38]. La phéromone d'agrégation utilisée pour les pièges est un mélange d'époxydes trans- et cis-(Z)-alpha-bisabolène 3 :1. Plus la dose de cette phéromone est élevée, plus l'attraction de *N. viridula* sera forte [113].

Les pièges lumineux peuvent être de mise pour évaluer le développement reproductif et donc l'évolution du nombre d'individus au sein des populations selon les saisons [34]. Dans une étude menée au Texas, chaque piège lumineux était équipé d'une ampoule fluorescente de 40 W située entre quatre déflecteurs et au-dessus d'un entonnoir. En moyenne, deux pièges lumineux par hectare sont disposés. Le relevé des insectes était journalier [60].

D'autres pratiques de monitoring sont retrouvées dans la littérature telles que le contrôle sanitaire des plantes mises en culture, le désherbage des serres et des abords et finalement, la suppression manuelle des nymphes et des adultes de *N. viridula*. Certes, cette dernière technique est coûteuse en main d'œuvre, mais est très efficace [38, 94].

Plusieurs méthodes d'échantillonnage sont fiables pour évaluer l'abondance de *N. viridula* comme le filet de balayage, la toile de fond, le seau de battage et les comptages visuels [38].

4.5.2 Lutte chimique

La lutte chimique est la stratégie de lutte la plus utilisée actuellement contre *N. viridula*. Dommageable pour un bon nombre d'agents de lutte biologique et d'auxiliaires, elle montre des résultats plus élevés pour la gestion des populations de *N. viridula* [38, 94].

L'application des insecticides est très efficace lorsqu'ils sont pulvérisés au bon moment. Par exemple, si les adultes et les nymphes des derniers stades sont visés, alors il est préconisé de répandre les insecticides jusqu'à la mi-journée tant que les individus se reposent à l'extérieur du couvert végétal [19].

Aucun insecticide sélectif pour *N. viridula* n'est disponible sur le marché ce qui amène à acheter des insecticides à large spectre comme les organophosphates, les pyréthriinoïdes ou ces dernières années, les néonicotinoïdes. Certaines études ont listé les insecticides utilisés au cours de ces années dans la lutte contre les punaises ravageuses. Ils sont similaires à ceux déjà cités auparavant pour *H. halys* situés à la *Table 5* en annexe.

4.5.3 Lutte par bioinsecticides

La lutte par bioinsecticides concerne l'utilisation des champignons entomopathogènes¹⁹ comme *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin (Hypocreales : Clavicipitaceae) et *B. bassiana* (Balsamo) Vuillemin (Hypocreales : Cordycipitaceae), pulvérisés sur les cultures. Il s'agit d'une infection par contact lorsque cette punaise pique et suce son hôte. Le délai avant la mortalité de *N. viridula* après cette pulvérisation est déterminant. Des recherches brésiliennes ont démontré qu'il fallait environ 14 jours pour que les adultes décèdent après avoir été en contact avec *M. anisopliae*. Pour que ces mycopesticides soient efficaces, des formulations huileuses doivent être créées, augmentant ainsi leur efficacité [64].

L'extrait de graines de neem intervient aussi dans la lutte contre *N. viridula* avec ce qui est appelé l'azadirachtine. Ce composé dérivé de la plante semble avoir un impact sur l'alimentation de la punaise, ce qui réduirait les populations de *N. viridula* [103]. Cependant, IVBIJARO et BOLAJI (1990) mettent en évidence que cette azadirachtine n'est pas aussi efficace que les insecticides de synthèse.

19. Les champignons entomopathogènes sont des micro-organismes qui infectent spécifiquement et souvent tuent les insectes et autres arthropodes.

4.5.4 Lutte biologique

La lutte biologique grâce à des parasitoïdes oophages, des prédateurs ou encore des agents pathogènes, est en cours de recherche. Les deux parasitoïdes les plus exploités dans le monde scientifique sont *Trissolcus basalis* Wollaston (Hymenoptera : Scelionidae) et *Trichopoda pennipes* Fabricius (Diptera : Tachinidae). Toutefois, d'autres familles sont aussi citées dans la littérature comme étant des parasitoïdes mineurs. Par exemple, les Eupelmidae du genre *Anastatus*, les Encyrtidae du genre *Ooencyrtus* ou encore les Scelionidae du genre *Telenomus* [19, 38, 64, 94, 114].

Pour les prédateurs, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera : Myrmicinae) est souvent mentionné comme régulateur des populations de *N. viridula*. D'autres familles interviennent dans la lutte contre *N. viridula* dont les Geocoridae, les Formicidae, les Tettigoniidae, les Nabidae, etc. [19, 114].

Les agents pathogènes inscrits dans la lutte biologique, eux, sont majoritairement des champignons comme *Bacillus thuringiensis kurstaki* Bulla et al. (Bacillales : Bacillaceae) ou *B. bassiana* [19].

CABI (2021) a établi une liste non exhaustive des organismes impliqués dans la lutte biologique contre *N. viridula*, qui se trouve à la *Table 8* en annexe.

Trissolcus basalis

Trissolcus basalis (Wollaston, 1858) (Hymenoptera : Scelionidae) est un parasitoïde généraliste ou spécialiste, selon la littérature, impliqué dans la lutte contre *N. viridula* (cf. *Figure 15*). D'origine africaine, comme *N. viridula*, il est devenu cosmopolite au fil des années et est donc actuellement présent sur l'ensemble des continents. En Europe, plusieurs signalements de cette espèce ont déjà eu lieu, notamment en France, en Allemagne, au Portugal, en Italie, à Chypre, en Belgique, au Monténégro et en Hongrie [5, 11, 43, 86]. En ce qui concerne son efficacité, plusieurs tests ont été menés. En 1986 et 1992, en Italie, la première année d'essai a mis en évidence un taux de 20 % tandis que la seconde année, il s'élevait à 50 %. Au Brésil, dans les années 90, des expérimentations ont eu lieu dans des champs de soja dont le taux de parasitisme atteignait 64 % [5]. L'efficacité a tendance à largement différer en fonction des pays car au sud des États-Unis, ce parasitoïde n'a pas réussi à limiter l'impact de *N. viridula* sur les champs de soja alors qu'en Californie, le taux de parasitisme était d'environ 80 % [31].

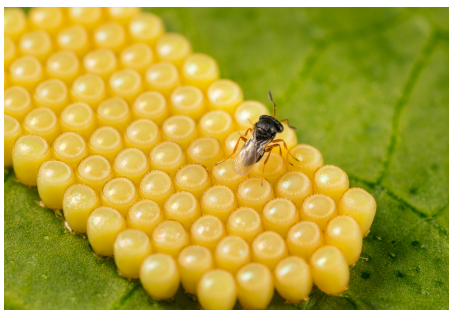


FIGURE 15 – *Trissolcus basalis* parasite les œufs de *Nezara viridula* [65].

Cette guêpe mesure entre 1 et 2 mm et son cycle de développement se décline comme l'illustre la *Figure 16*. Comme *N. viridula*, *T. basalis* effectue une diapause sous forme d'adulte lors de la période hivernale. En sortie de diapause, les adultes se mettent en recherche des

œufs de *N. viridula* afin de les parasiter par oviposition. Une femelle *T. basalis* pond entre 230 et 300 œufs au cours de sa vie, et a une préférence pour les jeunes œufs de *N. viridula* n'ayant qu'un à trois jours d'ancienneté. Chaque œuf de *T. basalis* est déposé dans un œuf de *N. viridula*. La larve de cette guêpe se nourrit de la totalité de l'hôte avant d'éclore, empêchant ainsi le développement des nymphes de *N. viridula*. Lorsque les néonates de *T. basalis* sortent des œufs, il s'agit d'abord de l'émergence des mâles suivie des femelles. Les mâles attendent toujours les femelles afin de s'accoupler. Le sexe ratio est de 5 femelles pour 1 mâle. Les adultes vivent environ deux semaines. Le cycle complet prend une dizaine de jours à une température optimale de 27 °C ou presque le double (23 jours) à des températures comme 22 °C. *T. basalis* est actif entre 15 et 32 °C [22, 31].

Cette espèce aurait un avantage par rapport à *T. japonicus* car elle ne serait pas sensible à de l'hyperparasitisme [31], mais cette information diffère selon les sources scientifiques. En effet, en Australie, deux espèces d'*Acroclisoides* (Hymenoptera : Pteromalidae) auraient été repérées parasitant des œufs de *N. viridula* déjà parasités par *T. basalis* [26].

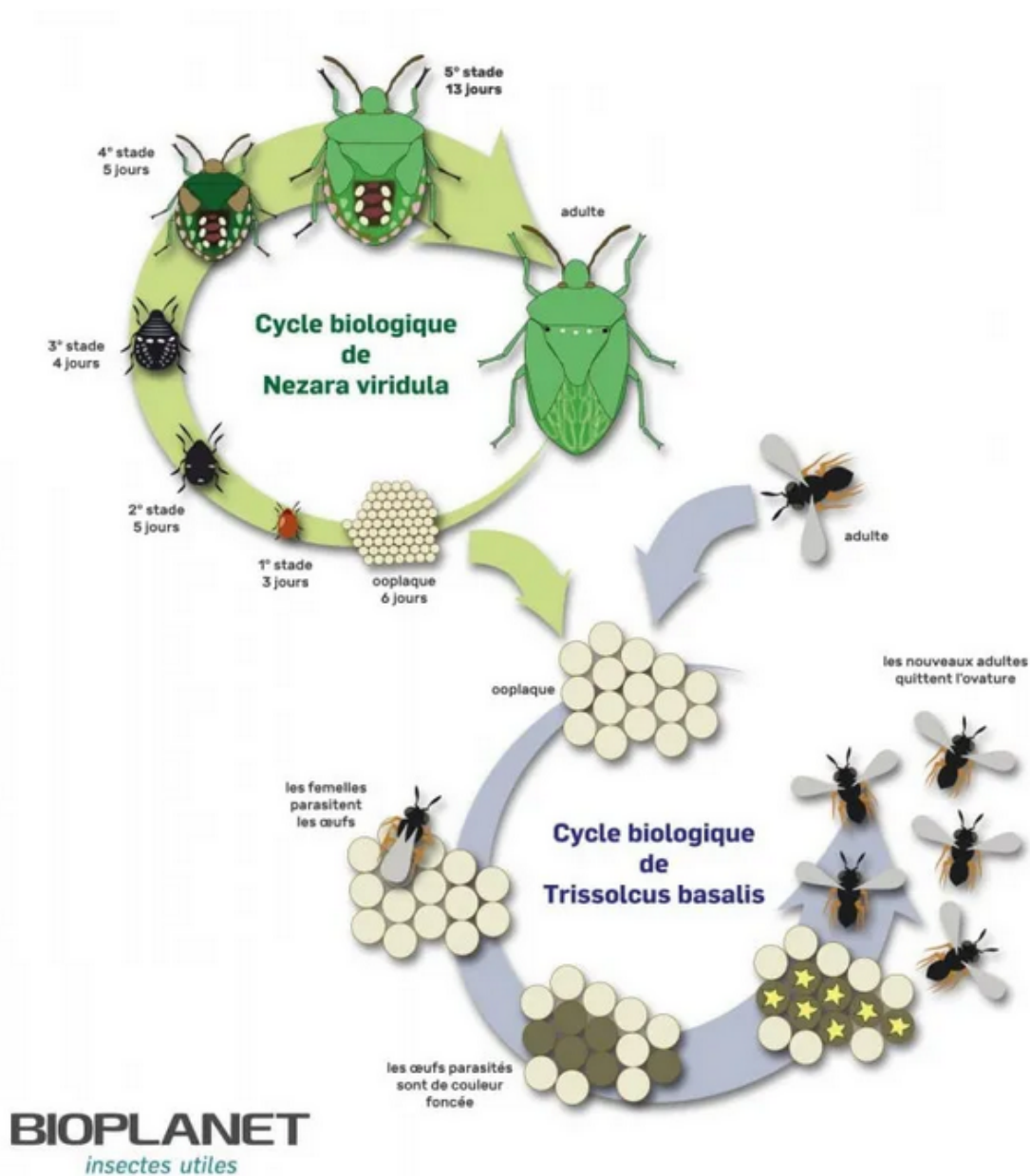


FIGURE 16 – Cycle de développement de *Trissolcus basalis* [12].

4.5.5 Exploration de nouvelles méthodes de lutte

Des recherches sur l'utilisation de plantes pièges sont en cours afin de réduire l'impact de *N. viridula* dans les cultures. Pour l'instant, les résultats concernant l'instauration de cultures plus attractives pour *N. viridula* sont encourageants. Les études menées sont principalement basées sur l'insertion de plantes intercalaires attractives à maturité plus précoce dans les champs de soja. Par exemple, *Sesbania rostrata* (Fabales : Fabaceae) a été testé en Indonésie pour le soja [19]. Toutefois, il y a nécessité de bien contrôler la culture piège pour éviter toute propagation à la culture principale ou adjacente. L'inconvénient, à ce moment-là, est souvent le recours à des insecticides sur ces plantes pièges pour minimiser le risque de dispersion [64].

De nouvelles variétés de soja résistant à *N. viridula* sont également en évaluation, notamment au Brésil [78].

KNIGHT et GURR (2007) mentionnent aussi la possibilité de relâcher des insectes stériles en hiver ou au printemps pouvant créer des populations moins aptes au niveau reproductif.

Comme développé dans la *Section 3.5.5 (page 11)*, des études sur la possibilité de supprimer le symbiote primaire situé au niveau de l'intestin des Pentatomidae prennent de plus en plus d'ampleur dans la recherche scientifique. Le symbiote obligatoire de *N. viridula* fait partie de la famille des Enterobacteriaceae et du genre *Pantoea* comme celui de *H. halys* mais le nom de l'espèce n'est pas connu. Les implications de ce dernier ne sont pas claires et remettent donc en considération l'obligation d'acquisition de ce symbiote. Le sujet est fortement débattu car des études hawaïennes émettent des conclusions soutenant que le taux élevé de mortalité des individus et le retardement de la croissance des nymphes après suppression du symbiote, observés chez *H. halys*, n'auraient pas lieu pour *N. viridula*. Tandis que pour des populations japonaises de *N. viridula*, la suppression du symbiote aurait entraîné des retards de croissance, des modifications phénotypiques²⁰ et une forte mortalité chez les individus [48]. De plus, GEERINCK et al. (2022) mentionne la présence d'un symbiote supplémentaire nommé *Sodalis* retrouvé chez *N. viridula*.

20. Relatif au phénotype : ensemble des traits observables d'un organisme.

Objectifs et hypothèses

Ce rapport a pour objectif principal de mettre en évidence la présence de composés sémi-chimiques²¹, émis par les œufs de *N. viridula* et d'*H. halys*, qui auraient une implication dans la recherche d'hôtes des parasitoïdes. Il se divise en trois objectifs (cf. *Figure 17*) :

1. **Objectif 1** : collection, identification et quantification de possibles composés organiques volatils (COVs) contenus dans les œufs d'*H. halys* et de *N. viridula*.

Hypothèse 1 : les œufs de chacune de ces espèces de punaises émettent des COVs qui varient en fonction du temps de développement.

2. **Objectif 2** : attraction de ces parasitoïdes vis-à-vis des œufs d'*H. halys* et de *N. viridula*.

Hypothèse 2 : *T. japonicus* et *T. basalıs* sont plus attirés par des œufs jeunes (1 à 3 jours) que par des œufs vieux (4 à 6 jours).

Hypothèse 3 : l'émission de COVs guide le choix des parasitoïdes, permettant à ceux-ci de distinguer les œufs jeunes (1 à 3 jours) des œufs vieux (4 à 6 jours).

3. **Objectif 3** : mise en évidence du dernier signal à courte distance dans la recherche d'hôtes de ces parasitoïdes.

Hypothèse 4 : *T. japonicus* et *T. basalıs* suivent l'odeur des œufs comme dernier signal à courte distance dans la recherche de leurs hôtes.

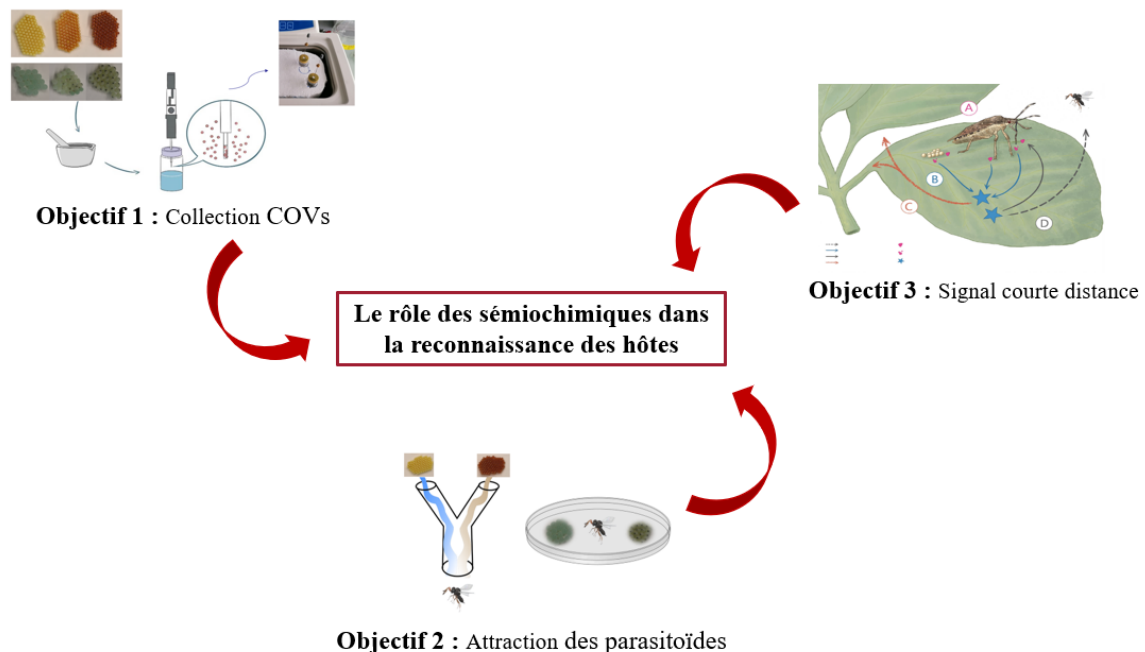


FIGURE 17 – Schéma des objectifs principaux (adapté de [23]).

21. Les substances sémi-chimiques sont des substances chimiques produites par des organismes tels que les plantes et les animaux, qui provoquent une réaction physiologique ou comportementale chez les individus de la même espèce ou d'une autre.

Matériel et méthode

1 Élevage des punaises

Les deux espèces de punaises utilisées lors des expérimentations sont respectivement *H. halys* (Stål, 1855) et *N. viridula* (Linnaeus, 1758). Les colonies de *N. viridula* proviennent de l'Université de Pérouse en Italie et celles d'*H. halys* de différents sites du canton de Vaud en Suisse (Morges, Genève et Nyon). *H. halys* a été capturée sur des pommiers. Les œufs, les cinq stades nymphaux ainsi que les adultes de chaque espèce sont issus d'élevages gérés au sein du laboratoire d'entomologie et nématologie de l'Agroscope à Changins depuis avril 2022. Chacune des deux espèces est élevée séparément.

En ce qui concerne les œufs, ils sont disposés dans une boîte en plastique de dimensions 19,5 x 13,5 x 5 cm munie d'un trou d'aération sur le couvercle. Au fond de cette boîte est disposé un papier Buvard ainsi qu'un abreuvoir sur lequel sont déposés les œufs. L'abreuvoir est rempli avec 35 ml d'eau courante et est muni d'un tampon au centre. La boîte est refermée non seulement par un couvercle, mais également par un tulle placé juste avant ce dernier (cf. *Figure 18*). Les œufs sont préservés en chambre climatique à 20 ± 1 °C, 70 % d'humidité relative (HR) et avec une photopériode²² de 16 : 8 h (J : N²³). Une fois par semaine, cinq boîtes sont nouvellement créées pour chaque espèce afin de garantir la continuité de l'élevage.

Pour les stades nymphaux, le dispositif est le même, à l'exception que de la nourriture est rajoutée. En effet, une coupelle d'un mélange de graines de tournesol pelées et de cacahuètes hachées, pour l'apport de protéines indispensables à la reproduction des insectes, de la marque Vita-Balance²⁴ ainsi qu'un haricot COCO de la marque MIGROS²⁵ sont placés dans la boîte (cf. *Figure 18*). Les nymphes sont préservées en chambre climatique à 22 ± 1 °C, 65 % d'HR et avec une photopériode de 17 : 7 h (J : N).

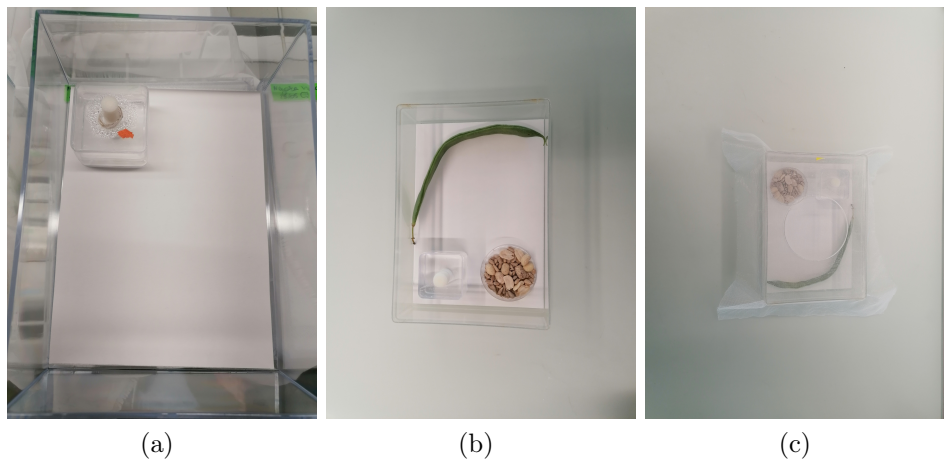


FIGURE 18 – Cage pour les œufs (a) et les nymphes (b & c) d'*H. halys*.

Les adultes d'*H. halys* sont élevés pareillement, mais dans une boîte en plastique de dimension 32,5 x 21,5 x 9 cm munie de deux trous d'aération sur le couvercle. Un papier Buvard y est

22. La photopériode correspond à la période de la journée pendant laquelle un organisme est exposé à la lumière.

23. J : N = Jour : Nuit.

24. Numéro d'article : 61 890 et 37 723 sur le site de LANDI.

25. Gamme Fresca, producteur : Kamps Sperziebonen, origine : Maroc, GGN : 4056186834348.

placé ainsi que deux abreuvoirs, trois à quatre haricots et deux portions de mélange de graines. De plus, trois tissus noirs pliés en éventail sont disposés dans le fond de la boîte favorisant la ponte des œufs à l'intérieur de ceux-ci. Le tout est également refermé par un tulle et un couvercle (cf. *Figure 19*). Trente adultes mâles et trente adultes femelles sont introduits dans chaque boîte. Ils sont préservés en chambre climatique à 24 ± 1 °C, 65 % d'HR et avec une photopériode de 16 : 8 h (J : N).

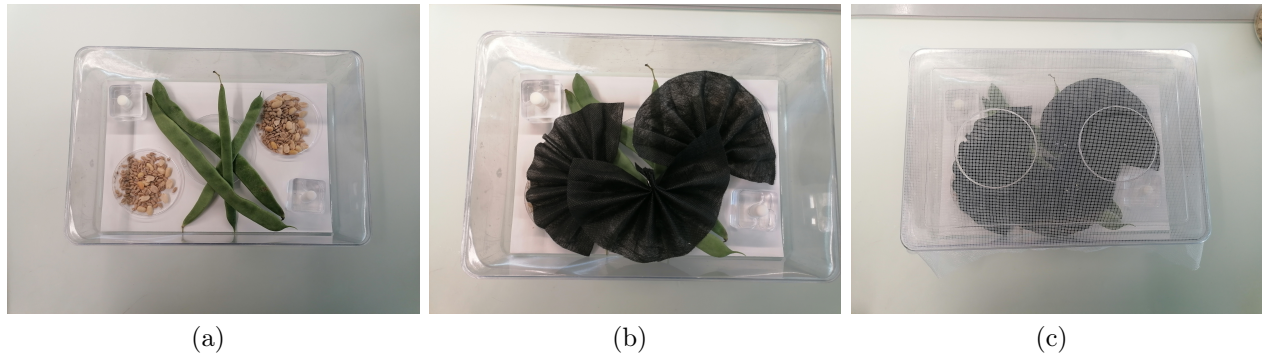


FIGURE 19 – Cage pour les adultes d'*H. halys*.

Les adultes de *N. viridula* quant à eux sont élevés dans de plus grandes cages de dimensions 61 x 33 x 41 cm. Ce dispositif est préféré à celui d'*H. halys* car *N. viridula* préfère de plus grands espaces où elle peut facilement voler. Trois papiers Buvards sont placés au fond ainsi que quatre abreuvoirs, trois à quatre haricots et deux portions de mélange de graines. De plus, quatre tissus pliés en éventail sont disposés dans la boîte favorisant la ponte des œufs à l'intérieur des tissus (cf. *Figure 20*). Soixante adultes mâles et soixante adultes femelles sont introduits dans chaque cage. Ils sont préservés en chambre climatique à 24 ± 1 °C, 65 % d'HR et avec une photopériode de 16 : 8 h (J : N).

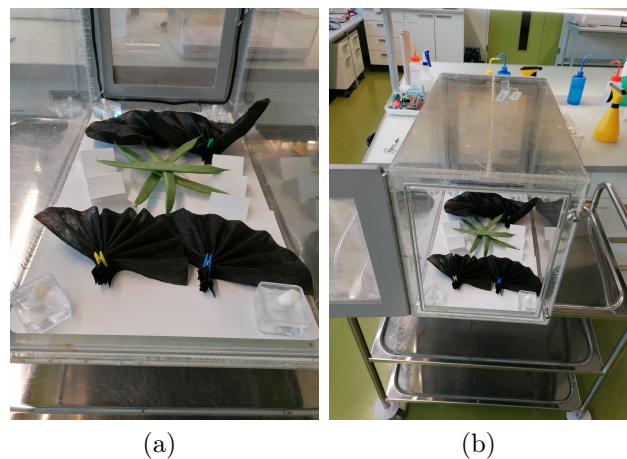


FIGURE 20 – Cage pour les adultes de *N. viridula*.

Les boîtes d'élevage sont nettoyées et réapprovisionnées en nourriture et en eau trois fois par semaine. Les individus morts au sein des boîtes ainsi que les mues sont récupérés à l'aide d'un aspirateur. Les déchets engendrés par ce nettoyage (haricots séchés, mélange de graines pourri, mues, individus morts, etc.) sont conditionnés 24 h à -20 °C, et ensuite jetés au compost.

L'ensemble des ooplaques sont récoltées chaque jour de la semaine. Le nombre de pontes et la date de prélèvement sont marqués sur les boîtes des adultes. Ceci permet d'obtenir un suivi

régulier des élevages et de définir si les individus deviennent trop vieux avec une décroissance du nombre de pontes. Si tel est le cas, de nouvelles boîtes ou cages d'élevage pour les adultes sont préparées afin de remplacer les anciennes.

Une fois par semaine, le sexage des adultes mâles et femelles est réalisé afin de compléter les boîtes dont il manque des individus et d'en créer de nouvelles si nécessaire. Le sexage s'effectue sur base des différences morphologiques déjà mentionnées auparavant (cf. *Section 3.1, page 2*). La consanguinité de l'élevage est régulée en mélangeant les individus issus de différentes pontes.

2 Élevage des parasitoïdes

Les deux espèces de parasitoïdes utilisées lors des expérimentations sont respectivement *T. japonicus* (Ashmead, 1904) et *T. basalis* (Wollaston, 1858). Ces espèces ont été achetées au stade œufs via Andermatt en Suisse. *T. japonicus* est élevée depuis le 27 janvier 2023 et *T. basalis* depuis le 13 avril 2023. L'élevage de ces dernières s'effectue dans des cages de dimensions 61 x 33 x 41 cm munies de trous d'aération, dans lesquelles sont déposés quatre abreuvoirs (identiques à ceux des punaises), et trois papiers Buvard enduits de miel et saupoudrés de pollen. De plus, un support pour accrocher des bandelettes de pontes est disposé au centre de la cage facilitant le parasitisme par les *Trissolcus spp.* (cf. *Figure 21*). Ces parasitoïdes sont préservés en chambre climatique à 24 ± 1 °C, 70 % d'HR et avec une photopériode de 16 : 8 h (J : N).



FIGURE 21 – Cage pour les *Trissolcus spp.*

3 Collecte des composés organiques volatils (COVs)

Hypothèse 1 : les œufs de chacune de ces espèces de punaises émettent des COVs qui varient en fonction du temps de développement.

La collecte des COVs s'est effectuée à l'aide d'une SPME²⁶ (microextraction en phase solide) (cf. *Figure 22*).

Les œufs jeunes (1 à 3 jours) ou vieux (4 à 6 jours) ont été immergés dans l'azote liquide et immédiatement cryobroyés en poudre à l'aide d'un pilon, d'un mortier et de gants cryogéniques. L'ensemble des ustensiles a également été immergé dans l'azote liquide afin de ne pas réchauffer

26. La microextraction en phase solide (SPME) est une technique de préparation d'échantillons polyvalente sans solvant. Elle fonctionne sur le principe de l'adsorption/absorption et de la désorption et consiste en l'utilisation d'une fibre recouverte d'une phase extractive pour concentrer les analytes dans un échantillon.

l'échantillon qui, le cas échéant, pourrait entraîner la libération des COVs. La poudre a été recueillie à l'aide d'une spatule dans un flacon en verre (20 ml, Gerstel, Allemagne) scellé par un bouchon muni d'un joint et placé partiellement dans un bain-marie maintenu à 30 ± 1 °C pendant 3 h afin de faciliter la libération des COVs. Six répétitions pour chaque espèce de punaises (1 à 6 jours de développement des œufs) ont été effectuées, ainsi que deux échantillons de contrôle, constitués d'un flacon en verre vide. Les COVs ont été prélevés dans l'espace de tête du flacon en verre à l'aide d'une SPME (Supelco+, Bellefonte, PA, USA) équipée d'une fibre DVB/CAR/PDMS de 50/30- μm préalablement conditionnée à 250 °C pendant 1 h avant l'utilisation.

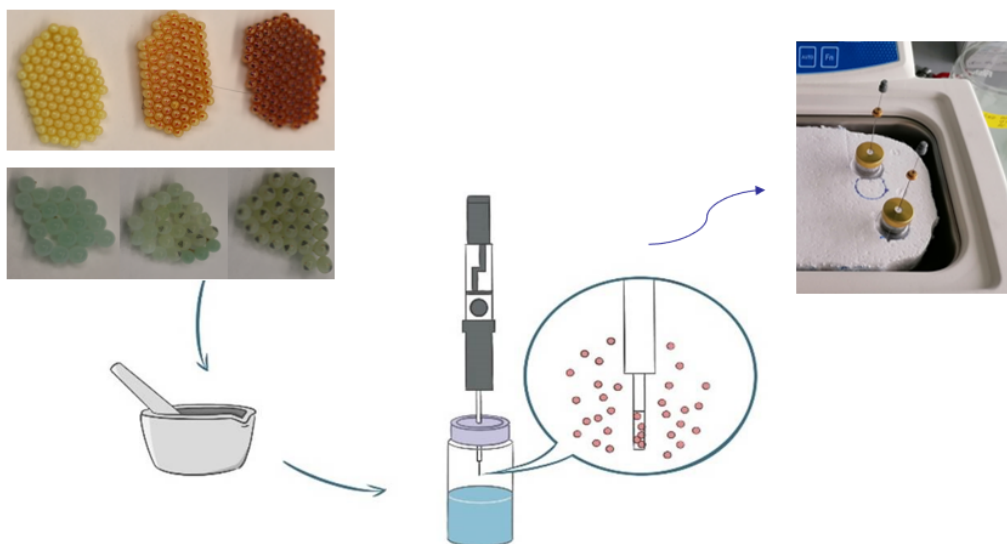


FIGURE 22 – *Microextraction en phase solide (SPME)* (adapté de [23]).

La fibre SPME a été désorbée dans l'injecteur d'un chromatographe en phase gazeuse (Agilent Technologies 7890A, Santa Clara, CA, USA) couplé à un spectromètre de masse (Agilent Technologies, modèle 6890n GC System/5973, Santa Clara, CA, USA). Les COVs ont été séparés sur une colonne apolaire (HP-5MS, 30 m de long, 0,25 mm de diamètre intérieur) en utilisant de l'hélium comme gaz vecteur à un débit de $1,5 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$. Après insertion de la fibre, la température de la colonne a été maintenue à 50 °C pendant 3 min, puis augmentée à 180 °C à $5 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$, avant une dernière rampe à $8 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$ pour atteindre 250 °C, qui a été maintenue pendant 3 min. L'identification a été réalisée en comparant les spectres de masse enregistrés (EI à 70 eV, plage de masse balayée 35-350 amu) avec ceux de la bibliothèque NIST14.L et en injectant des étalons purs, lorsqu'ils étaient disponibles.

Le calcul de l'indice de rétention de Kovats des composés a été calculé grâce à l'injection d'alcane linéaires (C10-C16). Le calcul semi-quantitatif de la quantité de butyrolactone retrouvé dans les échantillons s'est réalisé sur base de l'injection du standard dilué dans de l'hexane.

4 Essais comportementaux (œufs)

Hypothèse 2 : *T. japonicus* et *T. basalis* sont plus attirés par des œufs jeunes (1 à 3 jours) que par des œufs vieux (4 à 6 jours).

Pour les essais comportementaux en boîte de Petri (arène), le protocole a été adapté de l'article de MELE et al. (2021). Trois modalités ont été testées sur base de l'âge des ooplaques pour les deux espèces de punaises : a et b) le parasitoïde n'a aucun choix pour l'âge (soit œufs

jeunes de 1 à 3 jours soit vieux de 4 à 6 jours) et c) le parasitoïde a le choix entre soit des œufs jeunes soit des œufs vieux.

4.1 Aucun choix en arène

Des femelles *T. japonicus* et *T. basalis* accouplées ont été sélectionnées, et placées une par une au centre de boîtes de Petri de 60 x 15 mm. Préventivement, soit une ooplaque jeune, soit une ooplaque vieille a été disposée dans chaque arène (cf. *Figure 23a*). Le comportement du parasitoïde a été contrôlé après 15', 1 h et 24 h. Après 24 h, les femelles ont été retirées des arènes et écartées des autres tests. Par la suite, pour chaque ooplaque, le nombre de nymphes de punaises émergées, le nombre d'œufs stériles, le taux de parasitisme ainsi que le sex-ratio des parasitoïdes émergés ont été comptabilisés. Dans cet essai, 40 répliques pour des ooplaques jeunes et 40 répliques pour des ooplaques vieilles ont été réalisés à 26 °C et 40 %HR.

4.2 Double choix en arène

Pour l'essai à double choix (cf. *Figure 23b*), le protocole est identique à celui ci-dessus à l'exception qu'une ooplaque jeune et une ooplaque vieille sont disposées de part et d'autre de l'arène. Pour cet essai, 40 répliques ont été effectués à 26 °C et 40 %HR.

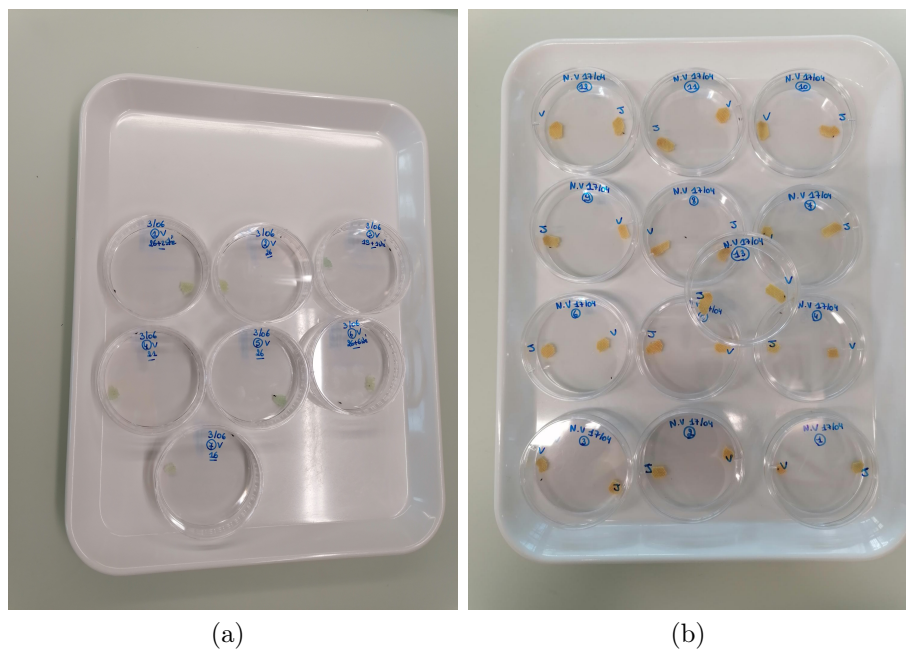


FIGURE 23 – a) Essai aucun choix avec des œufs vieux d'*H. halys*, b) essai double choix en arène avec des œufs de *N. viridula*.

4.3 Double choix en olfactomètre

Hypothèse 3 : l'émission de COVs guide le choix des parasitoïdes, permettant à ceux-ci de distinguer les œufs jeunes (1 à 3 jours) des œufs vieux (4 à 6 jours).

Le comportement olfactif de *T. japonicus* et *T. basalis* a été testé dans des olfactomètres en Y (tige : 100 mm ; bras : 100 mm avec un angle de 30° entre les bras ; diamètre interne : 20 mm ; diamètre externe : 22 mm, en borosilicate) (cf. *Figure 32*). L'inclinaison de l'olfactomètre est de 40° et est basée sur des expérimentations préliminaires et la littérature indiquant que les parasitoïdes ne réagissent pas lorsque ce dernier est placé horizontalement [8] [83]. Dans

un des bras de l'olfactomètre, une ooplaque jeune a été placée et dans l'autre, une ooplaque vieille. Les deux bras étaient fixés à une pompe à vide qui crée un débit d'air de 0,25 l/min dans tout l'olfactomètre. Le choix du parasitoïde a été contrôlé après 15', 30' et 1 h. Après 1 h, les femelles ont été retirées des olfactomètres et écartées des autres tests. Pour cet essai, 40 réplicas ont été effectués à température ambiante. Les olfactomètres ont été nettoyés après chaque répétition avec de l'acétone et du pentane, puis séchés au four à 200 °C pendant deux heures.

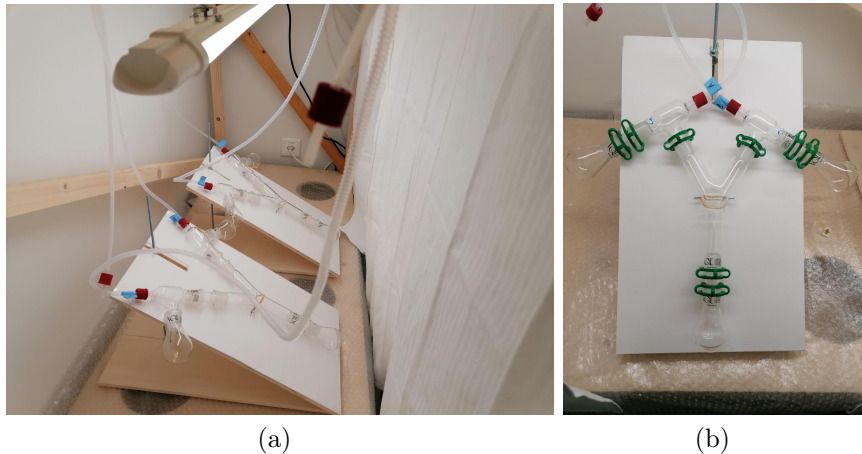


FIGURE 24 – Essai du comportement olfactif des parasitoïdes en olfactomètre.

5 Essais comportementaux (empreintes)

Hypothèse 4 : *T. japonicus* et *T. basalis* suivent l'odeur des œufs comme dernier signal à courte distance dans la recherche de leurs hôtes.

Pour ces essais, le protocole a été adapté sur base de l'article de CONTI et al. (2004). Préventivement, des femelles gravides²⁷ d'*H. halys* et de *N. viridula* ont été déposées dans une boîte de Petri en verre de 60 x 15 mm contenant un morceau de papier filtre de 50 mm afin qu'elles puissent marcher dessus pendant 1 h. Deux modalités ont été testées : a) le parasitoïde a le choix entre les empreintes laissées sur un morceau de papier filtre par une femelle gravide et un morceau de papier filtre contrôle et b) le parasitoïde a le choix entre une ooplaque jeune (1 à 3 jours) et les empreintes laissées sur un morceau de papier filtre par une femelle gravide. Des femelles *T. japonicus* et *T. basalis* accouplées, ont été sélectionnées et placées une par une au centre de boîtes de Petri en verre de 120 x 20 mm. Soit une ooplaque jeune soit un morceau de papier filtre contrôle plié en deux a été disposé préalablement d'un côté de chaque arène et de l'autre côté, un morceau de papier filtre plié en deux imprégné des empreintes d'une femelle gravide (cf. Figure 25). Le comportement du parasitoïde a été contrôlé après 15', 30' et 1 h. Après 1 h, les femelles ont été retirées des arènes et écartées des autres tests. Pour cet essai, 40 réplicas ont été effectués à température ambiante. Les boîtes de Petri ont été nettoyées après chaque répétition avec de l'acétone et du pentane, puis séchées au four à 200 °C pendant deux heures.

27. En gestation.

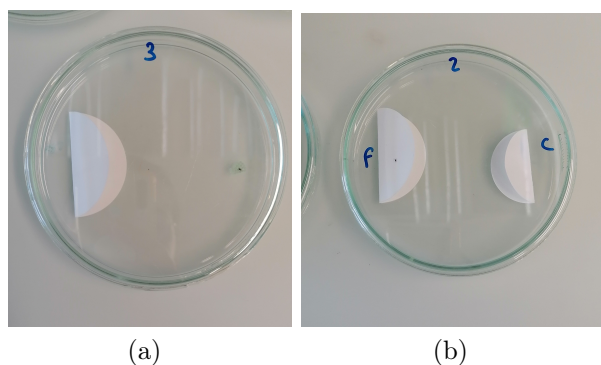


FIGURE 25 – a) *Essai comportemental de choix entre une ooplaque jeune et des empreintes*, b) *Essai comportemental de choix entre un contrôle et des empreintes*.

6 Analyse statistique

L'analyse de la surface des pics des COVs entre les œufs vieux et les œufs jeunes de chaque espèce de punaises s'est effectuée à l'aide d'ANOVA unidirectionnelles sur rangs via le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0,05$). En cas de significativité, les ANOVA ont été suivies de comparaisons par paire avec des tests de comparaisons multiples de Tukey et des tests Pairwise de Wilcoxon.

Pour l'ensemble des tests comportementaux, les choix effectués par les parasitoïdes dans le temps entre œufs jeunes ou œufs vieux ont été évalués. Séparément pour chaque espèce de parasitoïde, les moyennes ont ensuite été comparées entre les traitements à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution de probabilité binomiale et une fonction de lien logit, suivi d'un test post hoc de Bonferroni par paire ($p \leq 0,05$). Pour la distribution de probabilité binomiale, les conditions de succès ou échec ont été considérées comme la présence du parasitoïde sur la ponte (œufs jeunes ou œufs vieux) ou l'absence du parasitoïde sur la ponte (œufs jeunes ou œufs vieux).

De plus, pour les essais comportementaux en boîtes de Petri (cf. *Section 4, page 25*), le taux d'émergence de nymphes de punaises, le taux d'émergence de parasitoïdes ainsi que le taux d'œufs stériles ont été évalués pour chaque espèce de parasitoïdes et pour chaque modalité des œufs (jeunes ou vieux). Séparément pour chaque espèce de parasitoïde, les moyennes ont ensuite été comparées entre les traitements à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution de probabilité binomiale et une fonction de lien logit, suivi d'un test post hoc de Bonferroni par paire ($p \leq 0,05$). Pour la distribution de probabilité binomiale, les conditions de succès ou d'échec ont été respectivement considérées comme les œufs jeunes ou les œufs vieux.

Résultats

1 Collecte des composés organiques volatils (COVs)

L'identification des COVs a montré la présence d'un alcane C13 (moyenne du RI²⁸ = 1 102,9) chez les œufs des deux espèces de punaises. Pour les œufs de *N. viridula*, de l'alpha-cedrane (moyenne du RI = 1 271,0), du béta-funebrène (moyenne du RI = 1 346,5), du béta-cedrane (moyenne du RI = 1 372,5) et du butyrolactone (RI = 1 401,0) ont été identifiés (cf. *Figure 35* en annexe). En ce qui concerne le butyrolactone, LA FORGIA Diana (observations non publiées) a aussi relevé sa présence chez *H. halys*.

Lorsque la surface des pics de chacun des composés est analysée entre les œufs vieux ou jeunes, les résultats ne montrent pas de différence significative en fonction du temps de développement des œufs (cf. *Table 1* et *Figure 27*).

TABLE 1 – Résultats du test de Kruskal-Wallis comparant la surface des pics pour chacun des composés retrouvés dans les œufs de punaises en fonction de leur temps de développement.

Composé	Espèce	p-valeur
Alcane	<i>H. halys</i>	0,5127
Alcane	<i>N. viridula</i>	0,7963
Alpha-cedrane	<i>N. viridula</i>	0,6579
Béta-cedrane	<i>N. viridula</i>	1
Béta-funebrène	<i>N. viridula</i>	0,8273
Butyrolactone	<i>N. viridula</i>	0,3173

Tandis que l'analyse de la surface des pics de chaque composé des œufs de *N. viridula* montre une différence hautement significative pour le test de Kruskal-Wallis (p-valeur = 0,003356). Le test de comparaisons multiples de Tukey met en évidence deux groupes différents au niveau de la surface des pics. Premièrement, les pics de butyrolactone et de béta-funebrène sont plus grands dans l'échantillon (catégorie a) et deuxièmement, les pics d'alcane C13, d'alpha-cedrane et de béta-cedrane sont plus petits (catégorie b) (cf. *Figure 26*). Les tests Pairwise de Wilcoxon soulignent une différence significative du béta-funebrène par rapport à l'alcane C13 (p-valeur = 0,0167), et hautement significative du béta-funebrène par rapport au béta-cedrane et à l'alpha-cedrane (p-valeur = 0,0025).

Le résultat du calcul semi-quantitatif de la quantité de butyrolactone retrouvé dans l'échantillon d'œufs jeunes de *N. viridula* est de 10,15 ng/g de tissus frais (ion moléculaire = 86) ou de 18,69 ng/g de tissus frais (pic de base = 42).

Un tableau reprenant les données récoltées pour les SPME se trouve à la *Table 9* en annexe.

28. RI = *Retention Index*. En chromatographie en phase gazeuse, l'indice de rétention de Kovats est utilisé pour convertir les temps de rétention en constantes indépendantes du système. L'indice de rétention d'un composé chimique est le temps de rétention interpolé entre les n-alcane adjacents.

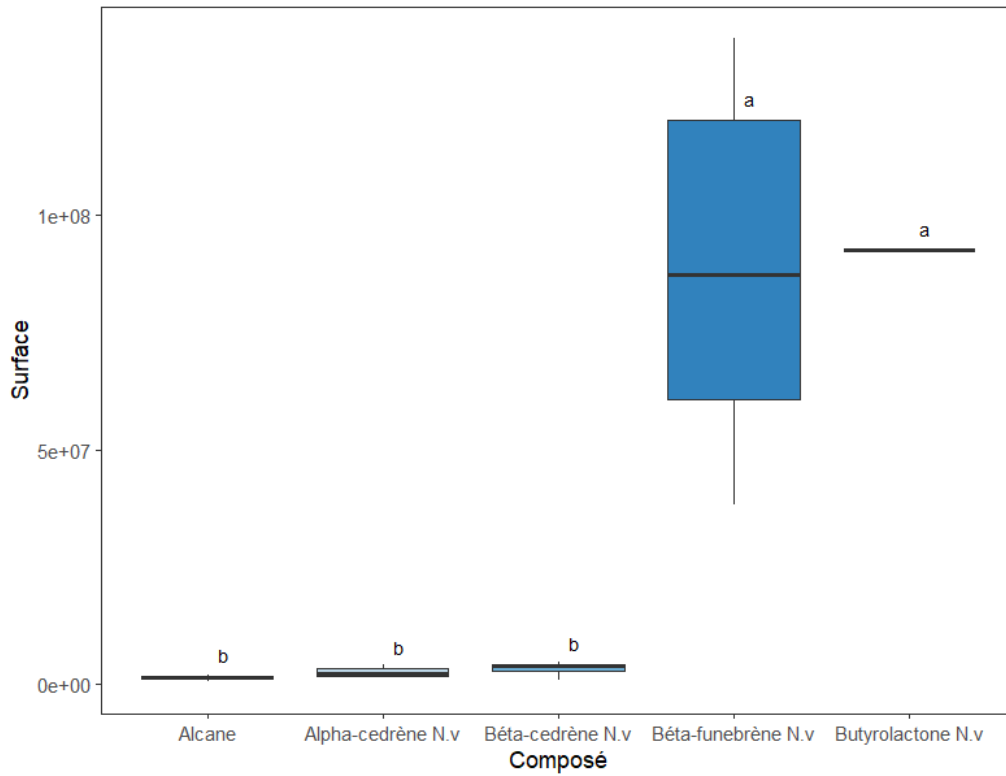


FIGURE 26 – Boxplots montrant la surface des pics (mAU*S) de chaque composé identifié dans les œufs de *N. viridula*. Légende : plus la médiane est élevée, plus la teinte du diagramme en boxplot est foncée.

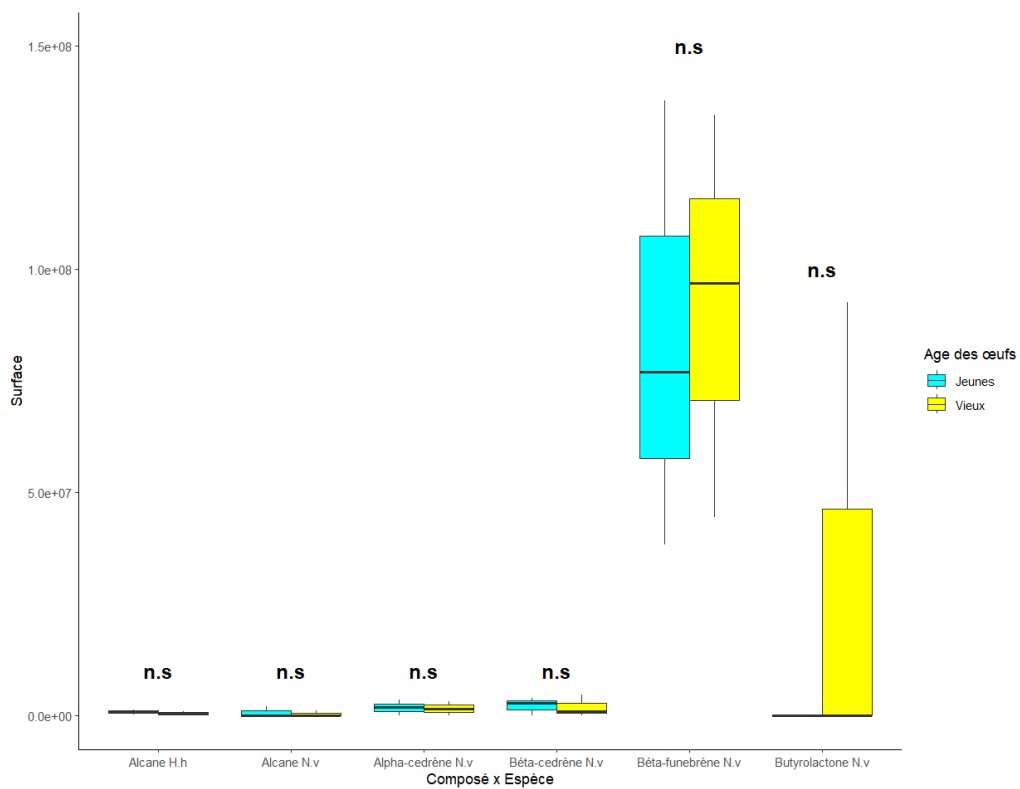


FIGURE 27 – Boxplots montrant la surface des pics (mAU*S) de chaque composé identifié dans les œufs vieux ou jeunes de chacune des punaises.

2 Essais comportementaux (œufs)

2.1 Aucun choix en arène

Les données récoltées lors des tests « aucun choix » en arène sont disponibles ci-dessous dans la *Table 2*.

TABLE 2 – Données récoltées pour les tests « aucun choix » en arène.

	<i>H. halys</i>		<i>N. viridula</i>	
	Œufs jeunes	Œufs vieux	Œufs jeunes	Œufs vieux
Nombre total d'œufs utilisés	948	967	2 803	3 305
Nombre total de nymphes émergées	89	89	1 001	1 484
Nombre total de parasitoïdes émergés	707	687	1 418	1 307
Sexe-ratio des parasitoïdes (femelle :mâle)	7,22 : 1	10,08 : 1	10,08 : 1	7,77 : 1
Nombre total d'œufs stériles	152	191	384	514

Pour les œufs jeunes de *N. viridula*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 30,71 %, le taux de parasitisme s'élève à 56,41 % et le taux d'œufs stériles correspond à 12,88 %. Pour les œufs vieux de *N. viridula*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 43,79 %, le taux de parasitisme s'élève à 40,72 % et le taux d'œufs stériles correspond à 15,49 % (cf. *Figure 28a*).

Les résultats du GLM (aucun choix en arène) pour les œufs de *N. viridula* montrent une différence très hautement significative pour le taux d'émergence des nymphes de punaises (p-valeur = $3,52^{-13}$) et pour le taux de parasitisme (p-valeur < 2^{-16}). Le taux d'œufs stériles montre une différence significative avec une p-valeur de 0,0417 (cf. *Figure 28a*).

Pour les œufs jeunes d'*H. halys*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 8,81 %, le taux de parasitisme s'élève à 75,82 % et le taux d'œufs stériles correspond à 15,37 %. Pour les œufs vieux d'*H. halys*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 8,91 %, le taux de parasitisme s'élève à 72,13 % et le taux d'œufs stériles correspond à 18,96 % (cf. *Figure 28b*).

Les résultats du GLM (aucun choix en arène) pour les œufs d'*H. halys* montre une différence non significative pour le taux d'émergence des nymphes de punaises (p-valeur = 0,889) et pour le taux de parasitisme (p-valeur = 0,0825). Le taux d'œufs stériles montre une différence significative avec une p-valeur de 0,0341 (cf. *Figure 28b*).

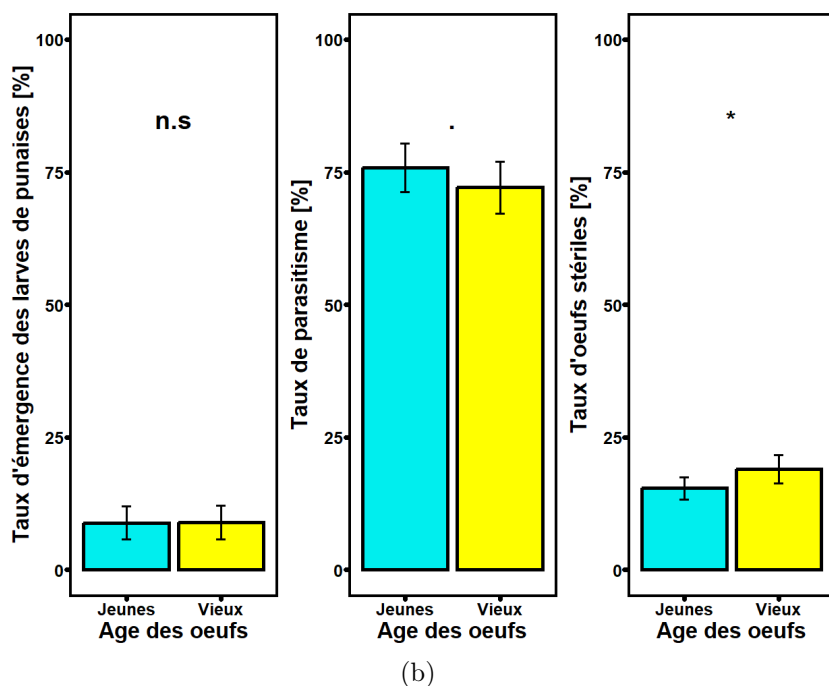
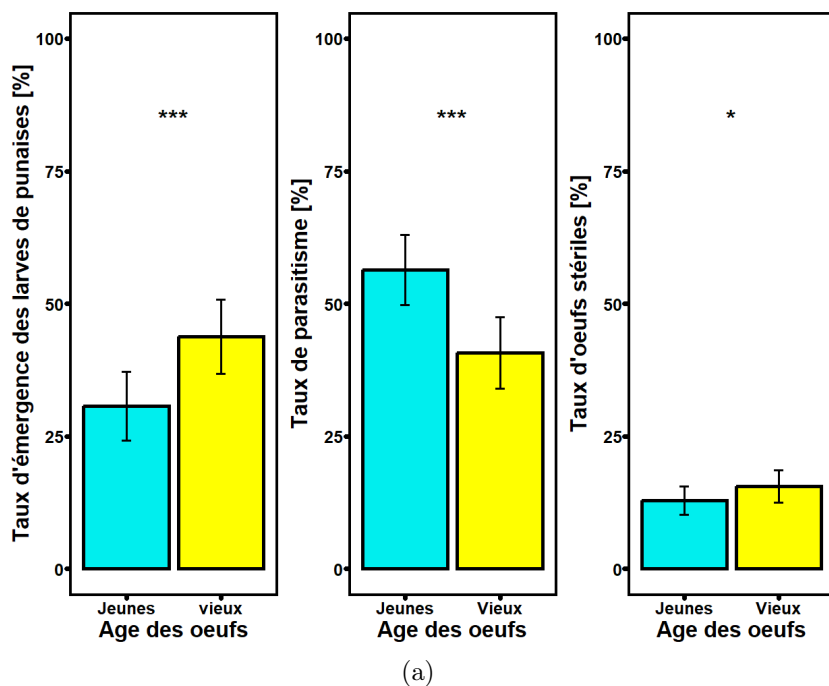


FIGURE 28 – Boxplots montrant le taux d'émergence des nymphes de punaises, le taux de parasitisme et le taux d'œufs stériles pour les œufs de *N. viridula* (a) et d'*H. halys* (b) dans les essais aucun choix en arène.

2.2 Double choix en arène

Les données récoltées lors du test double choix en arène sont disponibles ci-dessous dans la Table 3.

TABLE 3 – Données récoltées pour les tests double choix en arène.

	<i>H. halys</i>		<i>N. viridula</i>	
	Œufs jeunes	Œufs vieux	Œufs jeunes	Œufs vieux
Nombre total d'œufs utilisés	955	978	3 249	3 241
Nombre total de nymphes émergées	335	383	1 378	1 586
Nombre total de parasitoïdes émergés	303	293	1 219	960
Sexe-ratio des parasitoïdes (femelle :mâle)	5,73 : 1	3,13 : 1	7,58 : 1	5,67 : 1
Nombre total d'œufs stériles	317	302	652	695

Pour les œufs jeunes de *N. viridula*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 38,14 %, le taux de parasitisme s'élève à 41,26 % et le taux d'œufs stériles correspond à 20,6 %. Pour les œufs vieux de *N. viridula*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 49,72 %, le taux de parasitisme s'élève à 28,93 % et le taux d'œufs stériles correspond à 21,35 % (cf. *Figure 30a*).

Les résultats du GLM (double choix en arène) pour les œufs de *N. viridula* montrent une différence très hautement significative pour le taux d'émergence des nymphes de punaises (p-valeur = $1,36^{-7}$) et pour le taux de parasitisme (p-valeur = $1,75^{-11}$). Le taux d'œufs stériles montre une différence non significative avec une p-valeur de 0,172 (cf. *Figure 29a*). En ce qui concerne le choix de *T. basalis* entre des œufs jeunes ou vieux de son hôte, les résultats montrent une différence non significative (p-valeur = 0,07) (cf. *Figure 30a*).

Pour les œufs jeunes d'*H. halys*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 35,38 %, le taux de parasitisme s'élève à 32,53 % et le taux d'œufs stériles correspond à 32,09 %. Pour les œufs vieux d'*H. halys*, le taux d'émergence des nymphes de punaises est de 40,25 %, le taux de parasitisme s'élève à 29,32 % et le taux d'œufs stériles correspond à 30,44 % (cf. *Figure 30b*).

Les résultats du GLM (double choix en arène) pour les œufs d'*H. halys* montrent une différence non significative pour le taux d'émergence des nymphes de punaises (p-valeur = 0,0633), pour le taux de parasitisme (p-valeur = 0,4) et pour le taux d'œufs stériles (p-valeur = 0,276) (cf. *Figure 29b*). En ce qui concerne le choix de *T. japonicus* entre des œufs jeunes ou vieux de son hôte, les résultats montrent une différence non significative (p-valeur = 0,792) (cf. *Figure 30b*).

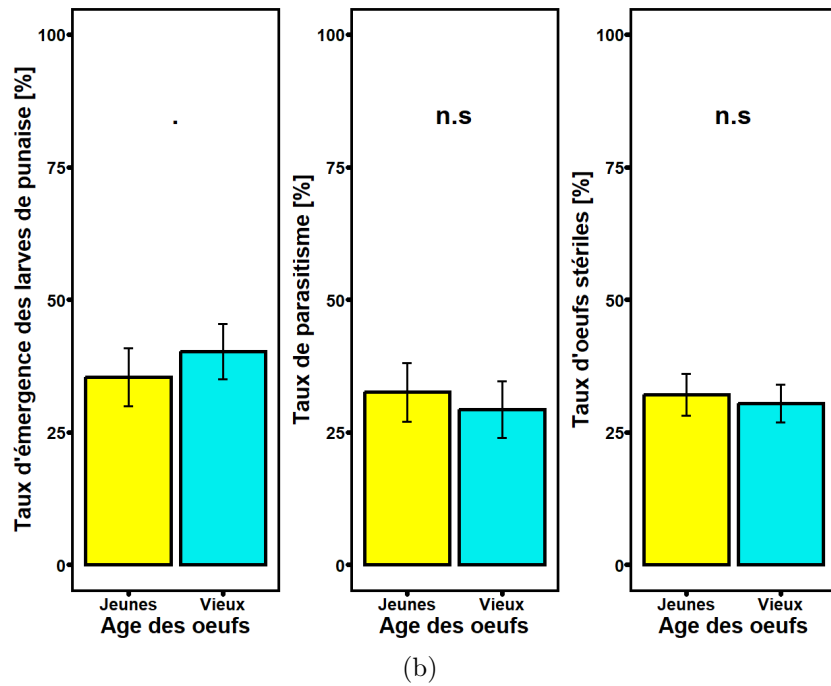
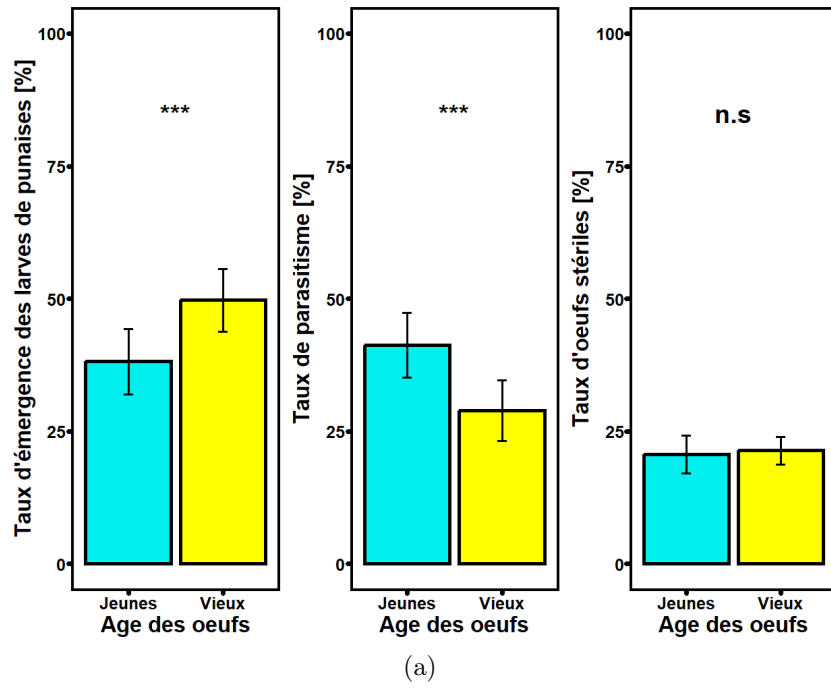


FIGURE 29 – Boxplots montrant le taux d'émergence des nymphes de punaises, le taux de parasitisme et le taux d'œufs stériles pour les œufs de *N. viridula* (a) et d'*H. halys* (b) dans les essais double choix en arène.

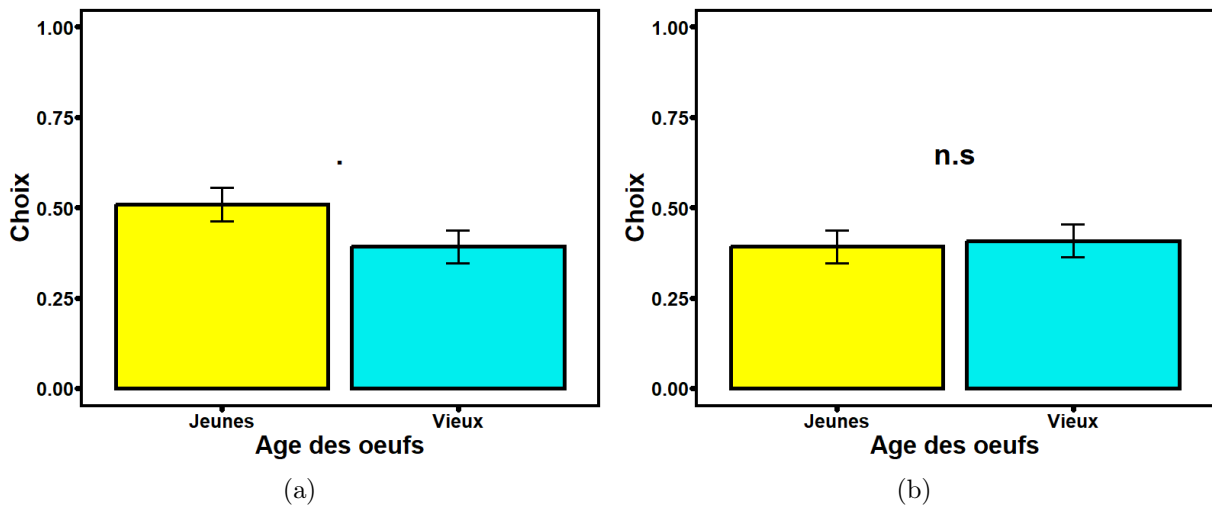


FIGURE 30 – Boxplots montrant le choix de *T. basalis* (a) et *T. japonicus* (b) entre des œufs jeunes ou vieux de leur hôte dans les essais double choix en arène.

2.3 Sex-ratio

Les résultats représentant le sex-ratio pour chaque espèce de *Trissolcus* en fonction de chaque expérience et de l'âge des œufs sont regroupés dans la *Figure 31* ci-dessous.

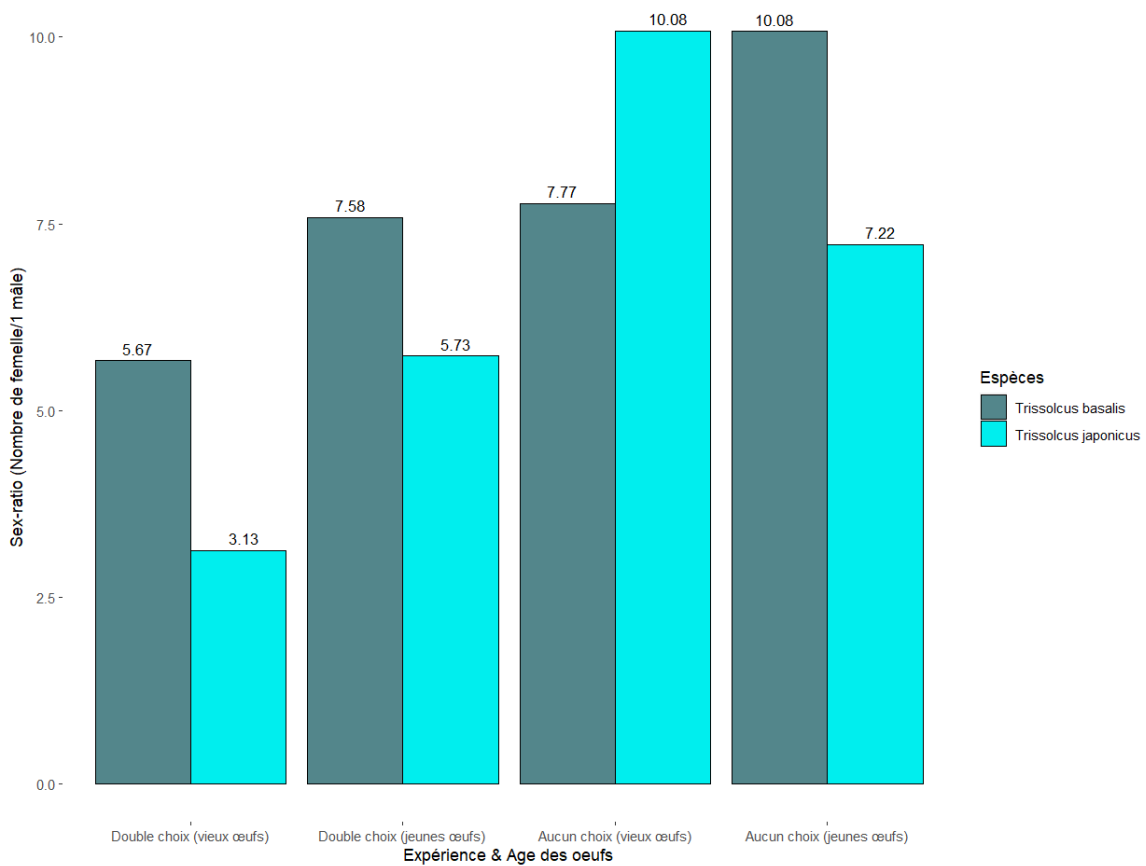


FIGURE 31 – Graphique du sex-ratio pour chaque espèce de *Trissolcus* en fonction de chaque expérience et de l'âge des œufs.

2.4 Double choix en olfactomètre

Les résultats du GLM (double choix en olfactomètre), pour le choix de *T. basalis* entre des œufs jeunes ou vieux de son hôte, montrent une différence très hautement significative orientée vers une préférence pour les œufs jeunes ($p\text{-valeur} = 6,95^{-4}$) (cf. *Figure 32a*).

Les résultats du GLM (double choix en olfactomètre), pour le choix de *T. japonicus* entre des œufs jeunes ou vieux de son hôte, montrent une différence non significative ($p\text{-valeur} = 0,0531$) (cf. *Figure 32b*).

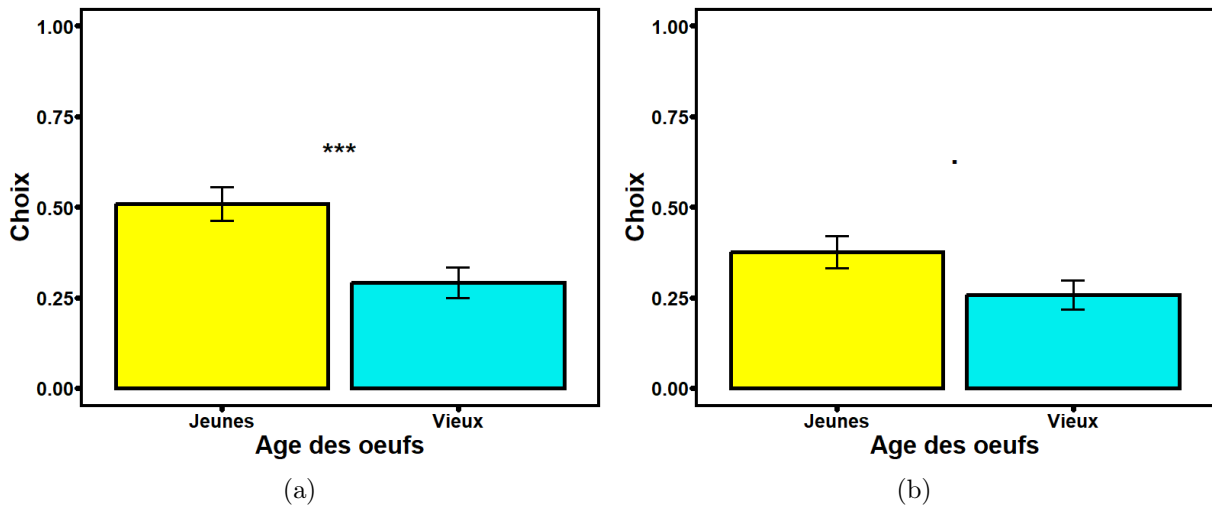


FIGURE 32 – Boxplots montrant le choix de *T. basalis* (a) et *T. japonicus* (b) entre des œufs jeunes ou vieux de leur hôte dans les essais en olfactomètre.

3 Essais comportementaux (empreintes)

Les résultats du GLM (double choix en boîte de Petri en verre), pour le choix de *T. basalis* entre un morceau de papier filtre contrôle ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d'une femelle gravide de son hôte, montrent une différence très hautement significative orientée vers une préférence pour les empreintes ($p\text{-valeur} = 5,79^{-4}$) (cf. *Figure 33a*).

Les résultats du GLM (double choix en boîte de Petri en verre), pour le choix de *T. japonicus* entre un morceau de papier filtre contrôle ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d'une femelle gravide de son hôte, montrent une différence non significative ($p\text{-valeur} = 0,266$) (cf. *Figure 33b*).

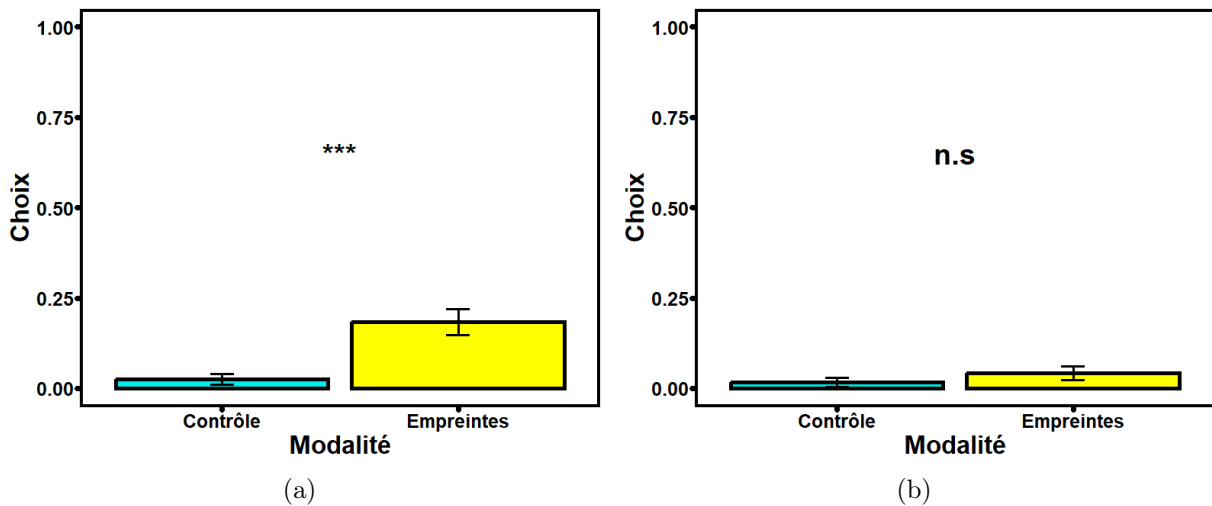


FIGURE 33 – Boxplots montrant le choix de *T. basalis* (a) et *T. japonicus* (b) entre un morceau de papier filtre contrôlé ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d’une femelle gravide de son hôte en boîte de Petri en verre.

Les résultats du GLM (double choix en boîte de Petri en verre), pour le choix de *T. basalis* entre des œufs jeunes de son hôte ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d’une femelle gravide de son hôte, montrent une différence très hautement significative orientée vers une préférence pour les œufs jeunes ($p\text{-valeur} = 6,56^{-10}$) (cf. Figure 33a).

Les résultats du GLM (double choix en boîte de Petri en verre), pour le choix de *T. japonicus* entre des œufs jeunes de son hôte ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d’une femelle gravide de son hôte, montrent une différence très hautement significative orientée vers une préférence pour les œufs jeunes ($p\text{-valeur} = 5,03^{-12}$) (cf. Figure 33b).

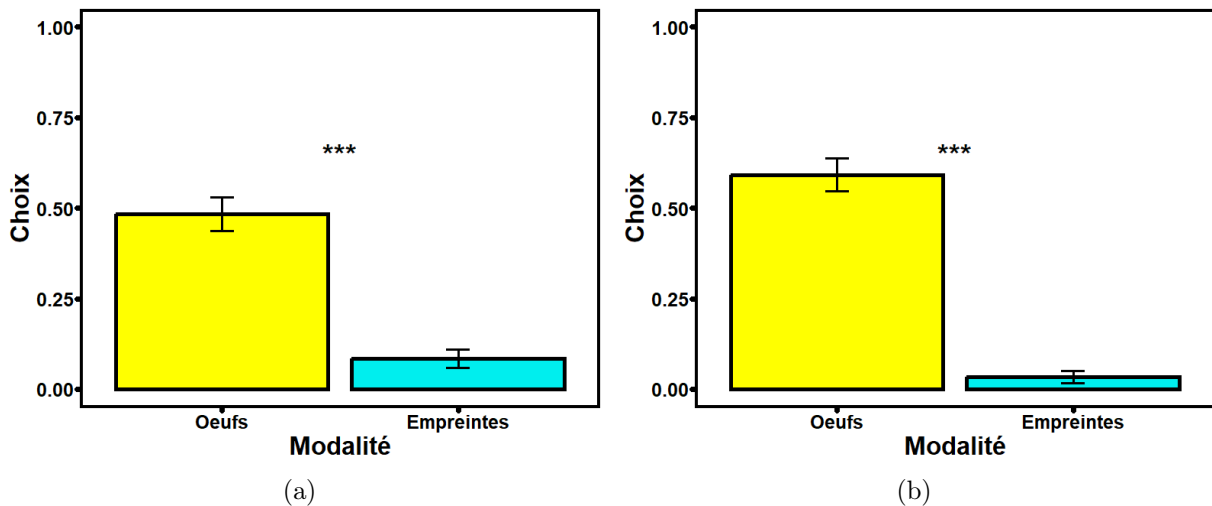


FIGURE 34 – Boxplots montrant le choix de *T. basalis* (a) et *T. japonicus* (b) entre des œufs jeunes de son hôte ou un morceau de papier filtre avec les empreintes d’une femelle gravide de son hôte en boîte de Petri en verre.

Discussion

Les Pentatomidae dégagent de nombreux composés volatils notamment lorsqu'elles sont dérangées. Il s'agit principalement de petites molécules telles que des (E)-2-alcénals à chaîne courte considérés comme allomones, des 4-oxo(E)-2-alcénals (C6,C8,C10), des n-tridécanes et des hydrocarbures linéaires (C11-C13). La majorité de ces composés sont retrouvés dans les glandes métathoraciques ou abdominales des punaises adultes ou des nymphes. Ils sont présents non seulement comme des phéromones d'alarme mais également comme des substances allélochimiques²⁹ ayant des propriétés de défense contre les ennemis naturels (ex. anti-microbiennes ou anti-fongiques) [77, 121]. Jusqu'à présent, le volet chimique de la composition des œufs de punaises n'avait pas encore été exploré. Lors de cette étude, la collecte des COVs a donc permis d'identifier des composés faisant partie de la famille des lactones, des alcanes et des sesquiterpènes. L'alcane C13 isolé chez *H. halys* et *N. viridula* n'a pas été clairement identifié, mais la littérature actuelle met en évidence la diversité des alcanes et des aldéhydes chez les pentatomides. Plusieurs d'entre eux sont présents chez les adultes ou les nymphes comme des phéromones d'alarme et d'agrégation ou encore comme des composés anti-fongiques [121]. Le β -funèbrene identifié dans les œufs de *N. viridula* n'est pas mentionné en entomologie mais son isomère α -funèbrene est reconnu comme un OIPV produit par *Brassica Nigra* lors de l'oviposition de *Pieris brassicae* [39, 98]. Ensuite, les isomères de cedrène auraient une faible activité anti-fongique et anti-microbienne contre certains champignons tels que *Phytophthora ramorum*, *Gloeophyllum trabeum*, *Trametes versicolor*, ou des bactéries telles que *Propionibacterium* [81, 88]. WEIKL et al. (2016) mentionne également que le β -cedrène serait un composé abondant émis par *Alternaria alternata* et *Penicillium decumbens* mais son rôle précis n'est pas encore défini. De plus, BOEVÉ et al. (2023) explique que les nymphes de *Susana cupressi* (Hymenoptera : Symphyta : Tenthredinoidea) isolent et régurgitent des sesquiterpènes de leur plante hôte dont l' α -cedrène afin de se défendre contre leurs prédateurs. Finalement, le butyrolactone, détecté chez les deux espèces de punaises, est connu comme un composé trouvé dans les glandes métathoraciques d'*Aethus indicus*, faisant partie des Pentatomidae. Les lactones chez les insectes ont souvent un rôle défensif comme cela a été démontré notamment chez les coléoptères (ex. dodécalactone), les abeilles (ex. décalactone), etc. [90]. Entre autres, DATTA et al. (1999) décrit l' α -méthylène- γ -butyrolactone comme un composé ayant un large spectre d'activité insecticide, notamment contre *Thrips palmi*, *Frankliniella occidentalis* et *Frankliniella intonsa* (Thysanoptera : Thripinae) ainsi que d'autres ravageurs agricoles.

En résumé, le profil odorant des œufs de punaises rassemble majoritairement des composés ayant une activité de défense. Dans la nature, l'hypothèse serait que les œufs pourraient ainsi lutter contre de potentielles attaques biotiques³⁰. De plus, l'alcane C13 ou le butyrolactone peuvent être des pistes de composés pouvant intervenir dans la recherche d'hôtes des *Trissolcus* étant donné qu'ils sont communs entre les deux espèces de punaises. En effet, le butyrolactone en microbiologie est étudié pour son interaction avec le quorum sensing (QS)³¹ des bactéries et des champignons [97]. Dans cette optique, l'hypothèse émise serait que la bactérie endosymbionte présente à la surface des œufs de punaises émettrait du γ -butyrolactone et que selon le développement de cette dernière, la concentration de ce composé serait affectée au cours du temps (cf. *Section 3.5.5 page 11* et *4.5.5 page 20*). D'après la littérature, les œufs plus âgés

29. Les substances allélochimiques sont définies comme des substances provenant d'un organisme qui affectent le comportement, les conditions physiologiques ou le bien-être écologique d'un organisme d'une autre espèce.

30. Se rapportant à des organismes vivants ou résultant d'eux.

31. Le quorum sensing est un signal d'interaction de molécules produites par des micro-organismes. Ces molécules sont ensuite reçues au niveau intraspécifique et interspécifique, provoquant une réponse microbienne [40].

peuvent impacter la réussite du parasitisme, ce qui indique que l'âge influencerait potentiellement les défenses de l'hôte [45]. Le γ -butyrolactone ou un complexe de composés pourrait donc intervenir dans la recherche d'hôte des parasitoïdes en leur laissant un indice quant à l'état des œufs de punaises afin d'augmenter leur chance de parasitisme. Cependant, des recherches futures sont nécessaires pour démontrer le rôle possible de ces composés et leur interaction avec les parasitoïdes.

Aucune différence entre les œufs jeunes ou vieux n'a été remarquée en ce qui concerne la collecte des COVs, mais cette remarque peut s'expliquer par le choix de la méthode. En effet, la SPME est une méthode qualitative et non quantitative, ce qui ne permet pas de définir s'il y a une différence de concentration de ces composés au cours du temps de développement des œufs. Un approfondissement de cette recherche à l'aide d'autres méthodes telles que le super Q ou encore la thermodésorption pourrait contribuer à l'amélioration de ces résultats.

Le comportement des *Trissolcus* vis-à-vis des œufs jeunes ou vieux diverge entre les deux espèces de parasitoïdes. En effet, *T. basalis* montre clairement une préférence pour les œufs jeunes par rapport aux œufs vieux dans n'importe quels tests de choix contrairement à *T. japonicus*. Ce dernier ne laisse paraître qu'une faible attirance pour les œufs jeunes dans les tests en olfactomètre. Ces résultats concordent avec le comportement d'autres *Trissolcus* tels que *Trissolcus semistriatus* ou *Trissolcus megallocephalus*. Tous deux montrent également une préférence pour les œufs jeunes de leur hôte, contrairement aux œufs vieux [6, 63]. LANFEN et al. (2007) expliquent également que *T. japonicus* préfère oviposer des œufs frais de son hôte, ce qui concorde partiellement avec les résultats obtenus, notamment en olfactomètre. Cela met finalement en évidence la plus grande spécificité de *T. japonicus* par rapport à *T. basalis*. Deux hypothèses peuvent ressortir de ces données : a) Pour *T. japonicus*, il semblerait que l'ensemble des conditions naturelles (ex. œufs pondus sur feuilles) devraient être de mise afin qu'il puisse distinguer plus spécifiquement son hôte et décider de le parasiter, b) Le profil olfactif des œufs de *T. japonicus*, étudié précédemment, est moins développé que celui de *T. basalis* ce qui pourrait jouer un rôle primordial dans la recherche d'hôtes de ces parasitoïdes.

En ce qui concerne le sex-ratio, il est souvent mentionné qu'il est de cinq femelles pour un mâle [124, 125]. Pour chacune des expérimentations et pour chacun des *Trissolcus*, ce ratio ne correspond pas étant donné qu'il varie entre 3 : 1, 5,5 : 1, 7,5 : 1 ou 10 : 1 femelles : mâle. Les résultats ne montrent donc pas de tendance, mais cela peut s'expliquer par le fait que les *Trissolcus* sont de nature haplodiploïdes ce qui favorise une émergence abondante des femelles en comparaison aux mâles. Ces derniers naissent ainsi d'œufs non fécondés et les femelles, d'œufs fécondés. Les femelles arrivent donc à gérer leur sex-ratio en choisissant le sexe des œufs qu'elles pondent [22, 70]. Dans les cages d'élevage, le nombre d'individus de *Trissolcus* est limité, ce qui conduit à diminuer le nombre de possibilités d'accouplement des femelles. Ceci implique que les sex-ratios obtenus sont biaisés lors des expérimentations.

Quant aux tests concernant les empreintes des femelles gravides et les œufs jeunes, *T. basalis* a réagi aux empreintes contrairement au contrôle. Dans son article GOMES LAGÔA et al. (2020) a obtenu le même comportement de *T. basalis* lors de ses expérimentations. Cela prouve que les empreintes laissées par *N. viridula* sont un des moyens utilisés par *T. basalis* dans la détection de son hôte. Ce comportement avait également été mis en évidence précédemment par COLAZZA et al. (1999). Pour *T. japonicus*, la réaction fut négative avec une tendance à ne pas choisir. Contrairement à MALEK et al. (2021) qui expliquent que *T. japonicus* réagit significativement aux empreintes laissées par *H. halys* en comparaison à d'autres espèces de Pentatomidae. De plus, PERI et al. (2013) ajoutent que les *Trissolcus* parasitoïdes des œufs

répondent positivement aux empreintes laissées par leur hôte auquel ils sont normalement associés.

Quand les empreintes et les œufs jeunes sont placés en opposition, le choix est incontestablement en faveur des œufs pour les deux espèces de parasitoïdes. Ceci peut témoigner de la plus grande importance olfactive des œufs par rapport aux empreintes dans la recherche d'hôte des parasitoïdes. Un exemple mentionné par CONTI et al. (2003) est l'utilisation par *Trissolcus brochymenae* des composés volatils à courte portée provenant des œufs de *Murgantia histrionica* affectant la dernière étape de recherche de l'emplacement de l'hôte. Cela peut confirmer en partie que le dernier signal courte distance utilisé par les *Trissolcus* serait probablement les œufs. Cependant, d'autres expérimentations sont nécessaires afin de confirmer cette hypothèse.

Conclusion et perspectives

Cette étude a permis de mettre en évidence non seulement la présence de certains composés contenus dans les œufs de punaise, mais aussi leur rôle essentiel dans le comportement de recherche d'hôtes des parasitoïdes. Il ne s'agit pour l'instant que de la première étape d'exploration du rôle des signaux courtes distances liés aux œufs de punaises dans la lutte biologique à l'aide de parasitoïdes. Cependant, il serait opportun de continuer les recherches afin d'améliorer les connaissances sur le sujet et les stratégies de contrôle biologique contre les punaises phytophages.

Les perspectives se basent donc sur une meilleure identification chimique et une quantification des composés des œufs de punaise ainsi qu'une meilleure compréhension du comportement des parasitoïdes vis-à-vis de chacun de ces composés. Des expériences basées sur le lavage des œufs peuvent être aussi explorées afin de définir si la colle liant les œufs entre eux joue un rôle dans la détection de l'hôte par les parasitoïdes. De plus, d'autres tests de choix se rapprochant davantage de la réalité peuvent être élaborés afin de préciser les résultats déjà obtenus. D'une part, des tests en olfactomètre sur le comportement de ces parasitoïdes vis-à-vis des œufs pondus sur des feuilles peuvent être expérimentés. L'objectif de ce test serait d'inclure les OIPVs et HIPVs liés à la plante hôte attaquée, ce qui peut potentiellement influencer le mélange olfactif détecté par les parasitoïdes. D'autre part, un test identique à celui appliqué pour l'opposition des œufs jeunes et des empreintes d'une femelle gravide peut être mis en place, mais cette fois-ci en olfactomètre afin d'exclure la variable visuelle que les *Trissolcus* ont en boîte de Petri.

Les études sur les signaux à courte distance, et plus spécifiquement ceux liés aux œufs, peuvent ouvrir des portes à de nouvelles stratégies incluant l'utilisation des parasitoïdes afin d'accompagner l'agriculture de demain.

Bibliographie

- [1] ALDRICH, J. R. (1990). Dispersal of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera : Pentatomidae), by Hurricane Hugo. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 92(4), 757-759. Récupérée 2 mars 2023, à partir de <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/1991115423>
- [2] ALI, M., & EWIESS, M. A. (2009). Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* L. (Heteroptera : Pentatomidae). <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1977.tb04286.x>
- [3] ALISON, B., GARD, B., OLIVA, C., FEVRIER, F., & FORMEZ, N. (2021). La punaise diabolique, *Halyomorpha Halys* - Comment la reconnaître, comment s'en protéger ? Récupérée 20 février 2023, à partir de <https://www.ctifl.fr/la-punaise-diabolique-halyomorpha-halys-comment-la-reconnaitre-comment-sen-proteger>
- [4] ANSES. (2014). Réalisation d'une analyse de risque phytosanitaire express portant sur *Halyomorpha halys* (la punaise diabolique).
- [5] ANSES. (2020). *Avis de l'agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif à une demande d'autorisation d'introduction dans l'environnement d'un macro-organisme non indigène utile aux végétaux à des fins d'expérimentations - Souche non indigène de Trissolcus basalis de la société Koppert France* (rapp. tech. MO19-006). ANSES. Maisons-Alfort. Récupérée 22 mars 2023, à partir de https://www.anses.fr/fr/search?search_api_views_fulltext=trissolcus%20basalis
- [6] AWADALLA, S. S. (1996). Influence of temperature and age of *Nezara viridula* L. eggs on the scelionid egg parasitoid, *Trissolcus megallocephalus* (Ashm.) (Hym., Scelionidae). *Journal of Applied Entomology*, 120(1-5), 445-448. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01634.x>
- [7] BAKTHAVATSALAM, N. (2016). Chapter 19 - Semiochemicals. In OMKAR (Éd.), *Ecofriendly Pest Management for Food Security* (p. 563-611). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803265-7.00019-1>
- [8] BELDA, C., & RIUDAVETS, J. (2010). Attraction of the parasitoid *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera : Pteromalidae) to odors from grain and stored product pests in a Y-tube olfactometer. *Biological Control*, 54(1), 29-34. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.02.005>
- [9] BERGMANN, E. J., VENUGOPAL, P. D., MARTINSON, H. M., RAUPP, M. J., & SHREWSBURY, P. M. (2016). Host Plant Use by the Invasive *Halyomorpha halys* (Stål) on Woody Ornamental Trees and Shrubs. *PLoS ONE*, 11(2), e0149975. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149975>
- [10] BERTEA, C. M., CASACCI, L. P., BONELLI, S., ZAMPOLLO, A., & BARBERO, F. (2020). Chemical, Physiological and Molecular Responses of Host Plants to Lepidopteran Egg-Laying. *Frontiers in Plant Science*, 10. Récupérée 26 juillet 2023, à partir de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.01768>
- [11] BERTELOOT, O., VERVAET, L., CHEN, H., TALAMAS, E. J., VAN LEEUWEN, T., & DE CLERCQ, P. (2021). First record in Belgium of *Trissolcus basalis* (Hymenoptera, Scelionidae), an egg parasitoid of economically important stink bugs (Hemiptera, Pentatomidae). *Belgian journal of zoology*, 151, 139-148. <https://doi.org/10.26496/bjz.2021.90>

- [12] BIOPLANET. (s. d.). Trissolcus basalis pour lutter contre la Punaise verte ponctuée. Récupérée 1 mars 2023, à partir de <https://www.insectesutiles.fr/insectes-utiles/136-trissolcus-basalis.html>
- [13] BLANCARD, D., & RYCKEWAERT, P. (2021). Tropilég - Punaises (Nezara viridula, etc.) Récupérée 8 février 2023, à partir de <http://ephytia.inra.fr/fr/C/23160/Tropileg-Punaises-Nezara-viridula-etc>
- [14] BOEVÉ, J.-L., SONET, G., JACOBSON, H. R., & ANGELI, S. (2023). Cypress terpenes in sawfly larva of *Susana cupressi* (Hymenoptera : Symphyta : Tenthredinoidea). *The Science of Nature*, 110(2), 13. <https://doi.org/10.1007/s00114-023-01841-0>
- [15] BONETTI, N. (2019). Recherche et évaluation des parasitoïdes oophages indigènes de la punaise invasive *Halyomorpha halys*. <https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02361099>
- [16] BOUT, A., STREITO, J.-C., BOUT, A., & STREITO, J. (2018). Les Punaises Pentatomidae en Cultures Maraichères et leurs Parasitoïdes.
- [17] BURJANADZE, M., KHARABADZE, N., & HKHIDZE, N. (2020). Testing local isolates of entomopathogenic microorganisms against Brown Marmorated Stink Bug (*Halyomorpha halys*) in Georgia (Y. TOKAREV & V. GLUPOV, Éd.). *BIO Web of Conferences*, 18, 00006. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20201800006>
- [18] CABI. (2020). CABI supports first release in Switzerland of natural enemy for the brown marmorated stink bug. Récupérée 13 mars 2023, à partir de <https://www.cabi.org/news-article/cabi-supports-first-release-in-switzerland-of-natural-enemy-for-the-brown-marmorated-stink-bug/>
- [19] CABI. (2021). *Nezara viridula* (green stink bug). *CABI Compendium*, *CABI Compendium*, 36282. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.36282>
- [20] CAHENZLI, F., & DANIEL, C. (2020). FIBL - La Punaise marbrée. Récupérée 14 mars 2023, à partir de <https://www.bioactualites.ch/cultures/arboriculture-bio/protection-des-plantes/ravageurs-arboricultures/punaises-nuisibles/punaise-marbree>
- [21] CANDIAN, V., PANSÀ, M. G., BRIANO, R., PEANO, C., TEDESCHI, R., & TAVELLA, L. (2018). Exclusion nets : a promising tool to prevent *Halyomorpha halys* from damaging nectarines and apples in NW Italy.
- [22] CANTÓN-RAMOS, J. M., & CALLEJÓN-FERRE, Á. J. (2010). Raising *Trissolcus basalis* for the biological control of *Nezara viridula* in greenhouses of Almería (Spain).
- [23] Carolina Levicek | Illustratrice Scientifique. (s. d.). *CPiG / Illustrations Scientifiques et Didactiques*. Récupérée 19 juin 2023, à partir de <https://carolinalevicek.com/>
- [24] CHABI-OLAYE, A., SCHULTHESS, F., POEHLING, H.-M., & BORGEMEISTER, C. (2001). Host location and host discrimination behavior of *Telenomus isis*, an egg parasitoid of the african cereal stem borer *Sesamia calamistis*. *Journal of Chemical Ecology*, 27(4), 663-678. <https://doi.org/10.1023/A:1010341716847>
- [25] CHAMONT, S. (2021). Hypp : encyclopédie en protection des plantes - Pentatomidae. Récupérée 13 février 2023, à partir de <http://ephytia.inra.fr/fr/C/11720/Hypp-encyclopedie-en-protection-des-plantes-Pentatomidae>

- [26] CLARKE, A. R., & SEYMOUR, J. E. (1992). Two Species of *Acroclisoides* Girault and Dodd (hymenoptera : Pteromalidae) Parasitic on *Trissolcus Basalis* (wollaston) (hymenoptera : Scelionidae), a Parasitoid of *Nezara Viridula* (l.) (hemiptera : Pentatomidae). *Australian Journal of Entomology*, 31(4), 299-300. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1992.tb00509.x>
- [27] COLAZZA, S., CUSUMANO, A., LO GIUDICE, D., & PERI, E. (2014). Chemo-orientation responses in hymenopteran parasitoids induced by substrate-borne semiochemicals. *BioControl*, 59(1), 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10526-013-9546-7>
- [28] COLAZZA, S., SALERNO, G., & WAJNBERG, E. (1999). Volatile and Contact Chemicals Released by *Nezara viridula* (Heteroptera :Pentatomidae) Have a Kairomonal Effect on the Egg Parasitoid *Trissolcus basalis* (Hymenoptera : Scelionidae). *Biological Control*, 16(3), 310-317. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0763>
- [29] CONTI, E., SALERNO, G., BIN, F., & BRADLEIGH VINSON, S. (2004). The role of host semiochemicals in parasitoid specificity : a case study with *Trissolcus brochymenae* and *Trissolcus simoni* on pentatomid bugs. *Biological Control*, 29(3), 435-444. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.009>
- [30] CONTI, E., SALERNO, G., BIN, F., WILLIAMS, H. J., & VINSON, S. B. (2003). Chemical Cues from *Murgantia histrionica* Eliciting Host Location and Recognition in the Egg Parasitoid *Trissolcus brochymenae*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(1), 115-130. <https://doi.org/10.1023/A:1021980614512>
- [31] CORNELL, U. (s. d.). *Trissolcus basalis*. Récupérée 16 février 2023, à partir de <https://biocontrol.entomology.cornell.edu/parasitoids/trissolcus.php>
- [32] DATTA, P. K., KIM, C. S., HARA, T., ITOH, E., & HORIIKE, M. (1999). Insecticidal Activity of -Methylene-butylolactone against Several Insect Pests. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 63(4), 760-761. <https://doi.org/10.1271/bbb.63.760>
- [33] DE CLERCQ, P., COUDRON, T. A., & RIDDICK, E. W. (2014). Production of Heteropteran Predators. In *Mass Production of Beneficial Organisms* (p. 57-100). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-391453-8.00003-0>
- [34] ENDO, N. (2016). Effective monitoring of the population dynamics of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* (Heteroptera : Pentatomidae) using a light trap in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 51(3), 341-346. <https://doi.org/10.1007/s13355-016-0404-9>
- [35] EPPO. (2002). *Nezara viridula* (NEZAVI)[Overview] EPPO Global Database. Récupérée 8 février 2023, à partir de <https://gd.eppo.int/taxon/NEZAVI>
- [36] EPPO. (2003). *Halyomorpha halys* (HALYHA)[Overview] EPPO Global Database. Récupérée 27 novembre 2022, à partir de <https://gd.eppo.int/taxon/HALYHA>
- [37] EPPO. (s. d.). *Halyomorpha halys* (HALYHA)[Host plants] EPPO Global Database. Récupérée 15 mars 2023, à partir de <https://gd.eppo.int/taxon/HALYHA/hosts>
- [38] ESQUIVEL, J., MUSOLIN, D., JONES, W., RABITSCH, W., GREENE, J., TOEWS, M., SCHWERTNER, C., GRAZIA, J., & MCPHERSON, R. (2018). *Nezara viridula* (L.) <https://doi.org/10.1201/9781315371221-7>

- [39] FATOUROS, N. E., LUCAS-BARBOSA, D., WELDEGERGIS, B. T., PASHALIDOU, F. G., LOON, J. J. A. v., DICKE, M., HARVEY, J. A., GOLS, R., & HUIGENS, M. E. (2012). Plant Volatiles Induced by Herbivore Egg Deposition Affect Insects of Different Trophic Levels. *Plos one*, 7(8), e43607. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043607>
- [40] FUQUA, C., & GREENBERG, E. P. (1998). Self perception in bacteria : quorum sensing with acylated homoserine lactones. *Current Opinion in Microbiology*, 1(2), 183-189. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(98\)80009-X](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(98)80009-X)
- [41] GBIF. (2023a). *Halyomorpha halys*. Récupérée 27 novembre 2022, à partir de <https://www.gbif.org/species/2078852>
- [42] GBIF. (2023b). *Nezara viridula* (Linnaeus, 1758). Récupérée 8 février 2023, à partir de <https://www.gbif.org/fr/species/2078852>
- [43] GBIF. (2023c). *Trissolcus basalis* (Wollaston, 1858). Récupérée 16 février 2023, à partir de <https://www.gbif.org/fr/species/165249449/verbatim>
- [44] GEERINCK, M. W. J., VAN HEE, S., GLODER, G., CRAUWELS, S., COLAZZA, S., JACQUEMYN, H., CUSUMANO, A., & LIEVENS, B. (2022). Diversity and composition of the microbiome associated with eggs of the Southern green stinkbug, *Nezara viridula* (Hemiptera : Pentatomidae). *MicrobiologyOpen*, 11(6), e1337. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1337>
- [45] GODFRAY, H. (1994). *Parasitoids : Behavioral and Evolutionary Ecology* (T. 67). Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvs32rmp>
- [46] GOMES LAGÔA, A. C., BLASSIOLI MORAES, M. C., BORGES, M., & LAUMANN, R. A. (2020). Selective responses of *Trissolcus basalis* and *Telenomus podisi* to chemical footprints of preferred hosts. *Physiological Entomology*, 45(1), 60-71. <https://doi.org/10.1111/phen.12316>
- [47] GONELLA, E., ORRÙ, B., & ALMA, A. (2019). Egg masses treatment with micronutrient fertilizers has a suppressive effect on newly-emerged nymphs of the brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys*. *Entomologia Generalis*, 39(3-4), 231-238. <https://doi.org/10.1127/entomologia/2019/0819>
- [48] GONELLA, E., ORRÙ, B., MARASCO, R., DAFFONCHIO, D., & ALMA, A. (2020). Disruption of Host-Symbiont Associations for the Symbiotic Control and Management of Pentatomid Agricultural Pests—A Review. *Frontiers in Microbiology*, 11. Récupérée 12 mars 2023, à partir de <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2020.547031>
- [49] GRAZIA, J., PANIZZI, A. R., GREVE, C., SCHWERTNER, C. F., CAMPOS, L. A., de A. GARBELOTTO, T., & FERNANDES, J. A. M. (2015). Stink Bugs (Pentatomidae). In A. R. PANIZZI & J. GRAZIA (Éd.), *True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics* (p. 681-756). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7_22
- [50] GROZEA, I., ȘTEF, R., VÎRTEIU, A., CĂRĂBEȚ, A., & MOLNÁR, L. (2012). Southern green stink bugs *Nezara viridula* L. - A new pest of tomato crops in western romania. Récupérée 6 juin 2023, à partir de [https://www.semantics-cholar.org/paper/SOUTHERN-GREEN-STINK-BUGS-\(NEZARA-VIRIDULA-L.\)-A-OF-GrozeaStef/5c3ba59ab14e86c12a511dac8315117f037f4c3b](https://www.semantics-cholar.org/paper/SOUTHERN-GREEN-STINK-BUGS-(NEZARA-VIRIDULA-L.)-A-OF-GrozeaStef/5c3ba59ab14e86c12a511dac8315117f037f4c3b)

- [51] GU, H., & WALTER, G. H. (1989). Flight of green vegetable bugs *Nezara viridula* (L.) in relation to environmental variables. *Journal of Applied Entomology*, 108(1-5), 347-354. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1989.tb00467.x>
- [52] HAYE, T., FISCHER, S., ZHANG, J., & GARIEPY, T. (2015). Can native egg parasitoids adopt the invasive brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Heteroptera : Pentatomidae), in Europe? *Journal of Pest Science*, 88(4), 693-705. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0671-1>
- [53] HAYE, T., GARIEPY, T., HOELMER, K., ROSSI, J.-P., STREITO, J.-C., TASSUS, X., & DESNEUX, N. (2015). Range expansion of the invasive brown marmorated stinkbug, *Halyomorpha halys* : an increasing threat to field, fruit and vegetable crops worldwide. *Journal of Pest Science*, 88(4), 665-673. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0670-2>
- [54] HAYE, T., MORAGLIO, S. T., STAHL, J., VISENTIN, S., GREGORIO, T., & TAVELLA, L. (2020). Fundamental host range of *Trissolcus japonicus* in Europe. *Journal of Pest Science*, 93(1), 171-182. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01127-3>
- [55] HOEBEKE, E., & CARTER, M. (2003). *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera : Pentatomidae) : A polyphagous plant pest from Asia newly detected in North America.
- [56] HOKKANEN, H. (1986). Polymorphism, parasites, and the native area of *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae). *Annales Entomologici Fennici*, 52(1), 28-31. Récupérée 2 mars 2023, à partir de <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19860537768>
- [57] HRISTOZOVA, M. (2020). Life cycle parameters of the invasive southern green stink bug (*Nezara viridula*)⁺ at laboratory conditions.
- [58] IVBIJARO, M. F., & BOLAJI, O. O. (1990). Effects of cypermethrin + dimethoate and extracts of *Piper guineense* and *Azadirachta indica* on the pests and yield of cowpea, *Vigna unguiculata*. *The Journal of Agricultural Science*, 115(2), 227-231. <https://doi.org/10.1017/S002185960007516X>
- [59] JEAN-CLAUDE, S., & MONTPELLIER, I.-C. (2019). Journées Techniques Arbo bio.
- [60] JR, J. D. L., LATHEEF, M. A., & HOFFMANN, W. C. (2014). A Multiyear Study on Seasonal Flight Activity Based on Captures of Southern Green Stink Bug (Hemiptera : Pentatomidae) in Blacklight Traps in Central Texas. 18(1).
- [61] KEHRLI, P., ZWAHLEN, D., & FISCHER, S. (2018). La punaise marbrée, un nouveau ravageur émergent. 50(1), 70-72.
- [62] KIRITANI, K., HOKYO, N., KIMURA, K., & NAKASUJI, F. (1965). Imaginal Dispersal of the Southern Green Stink Bug, *Nezara viridula* L., in Relation to Feeding and Oviposition. *Japanese journal of applied entomology and zoology*, 9(4), 291-297. <https://doi.org/10.1303/jjaez.9.291>
- [63] KIVAN, M., & KILIC, N. (2004). Influence of host species and age on host preference of *Trissolcus semistriatus*. *BioControl*, 49(5), 553-562. <https://doi.org/10.1023/B:BICO.0000036436.06260.19>
- [64] KNIGHT, K. M., & GURR, G. M. (2007). Review of *Nezara viridula* (L.) management strategies and potential for IPM in field crops with emphasis on Australia. *Crop Protection*, 26(1), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.03.007>

- [65] KOPPERT. (s. d.). Koppert lance 3 nouveaux auxiliaires révolutionnaires! | Koppert France. Récupérée 22 mars 2023, à partir de <https://www.koppert.fr/actualites-informations/actualite/koppert-lance-3-nouveaux-auxiliaires-revolutionnaires/>
- [66] KOUDAMILORO, A., TOGOLA, A., DJIHINTO, A. C., DOUROKPINDOU, O. K., & AKOGBETO, M. (2019). Survey of potential insect vectors of Rice Yellow Mottle Virus in the Southern and Central rice basin of Benin. *Journal of Applied Biosciences*, 133, 13504-13515. <https://doi.org/10.4314/jab.v133i1.3>
- [67] KRITICOS, D. J., KEAN, J. M., PHILLIPS, C. B., SENAY, S. D., ACOSTA, H., & HAYE, T. (2017). The potential global distribution of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, a critical threat to plant biosecurity. *Journal of Pest Science*, 90(4), 1033-1043. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0869-5>
- [68] KUHAR, T. P., & KAMMINGA, K. (2017). Review of the chemical control research on *Halyomorpha halys* in the USA. *Journal of Pest Science*, 90(4), 1021-1031. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0859-7>
- [69] LANFEN, Q., ZHONGQI, Y., & WANQIANG, T. (2007). Biology and Population Dynamics of *Trissolcus halyomorphae*. *43*(11), 62-65. <https://doi.org/10.11707/j.1001-7488.20071111>
- [70] LEBRETON, S. (2009). *Stratégies de ponte en situation de compétition chez une guêpe parasitoïde* (thèse de doct.). Université François Rabelais - Tours. Récupérée 18 juillet 2023, à partir de <https://theses.hal.science/tel-00441637>
- [71] LEE, D.-H. (2015). Current status of research progress on the biology and management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera : Pentatomidae) as an invasive species. *Applied Entomology and Zoology*, 50(3), 277-290. <https://doi.org/10.1007/s13355-015-0350-y>
- [72] LEE, D.-H., NIELSEN, A. L., & LESKEY, T. C. (2014). Dispersal Capacity and Behavior of Nymphal Stages of *Halyomorpha halys* (Hemiptera : Pentatomidae) Evaluated Under Laboratory and Field Conditions. <https://doi.org/10.1007/s10905-014-9456-2>
- [73] LEE, D.-H., SHORT, B. D., JOSEPH, S. V., BERGH, J. C., & LESKEY, T. C. (2013). Review of the Biology, Ecology, and Management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera : Pentatomidae) in China, Japan, and the Republic of Korea. *Environmental Entomology*, 42(4), 627-641. <https://doi.org/10.1603/EN13006>
- [74] LEE, D.-H., SHORT, B. D., NIELSEN, A. L., & LESKEY, T. C. (2014). Impact of Organic Insecticides on the Survivorship and Mobility of *Halyomorpha halys* (Stål) (Hemiptera : Pentatomidae) in the Laboratory. *Florida Entomologist*, 414-421. Récupérée 7 mars 2023, à partir de <https://journals.flvc.org/flaent/article/view/83170>
- [75] LESKEY, T. C., HAMILTON, G. C., BIDDINGER, D. J., BUFFINGTON, M. L., DIECKHOFF, C., DIVELY, G. P., FRASER, H., GARIEPY, T., HEDSTROM, C., HERBERT, D. A., HOELMER, K. A., HOOKS, C. R. R., INKLEY, D., KRAWCZYK, G., KUHAR, T. P., LEE, D.-H., NIELSEN, A. L., PFEIFFER, D. G., RODRIGUEZ-SAONA, C., ... WIMAN, N. (2013). *Halyomorpha halys* (brown marmorated stink bug). *CABI Compendium*, *CABI Compendium*, 27377. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.27377>
- [76] LOONEY, C., TILBURY, M., CARMAN, B., MURRAY, T., & BUSH, M. R. (2019). An Established Population of the Southern Green Stink Bug, *Nezara Viridula* (Linnaeus), in Washington State.

Proceedings of the Entomological Society of Washington, 121(4), 735-740. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.121.4.735>

- [77] LOPES, R. B., LAUMANN, R. A., BLASSIOLI-MORAES, M. C., BORGES, M., & FARIA, M. (2015). The fungistatic and fungicidal effects of volatiles from metathoracic glands of soybean-attacking stink bugs (Heteroptera : Pentatomidae) on the entomopathogen *Beauveria bassiana*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 132, 77-85. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.08.011>
- [78] LOURENÇÃO, A. L., MIRANDA, M. A. C., PEREIRA, J. C. V. N. A., & AMBROSANO, G. M. B. (1997). Resistance of soybean to insects : X. Performance of cultivars and lines in relation to stink bugs and defoliators. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26, 543-550. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591997000300018>
- [79] MALEK, R., KASER, J. M., ANFORA, G., CIOLLI, M., KHRIMIAN, A., WEBER, D. C., & HOELMER, K. A. (2021). *Trissolcus japonicus* foraging behavior : Implications for host preference and classical biological control. *Biological Control*, 161, 104700. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104700>
- [80] MANDOUR, N. S., REN, S. X., & QIU, B. L. (2007). Effect of *Bemisia tabaci* honeydew and its carbohydrates on search time and parasitization of *Encarsia bimaculata*. *Journal of Applied Entomology*, 131(9-10), 645-651. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01165.x>
- [81] MANTER, D. K., KELSEY, R. G., & KARCHESY, J. J. (2007). Antimicrobial activity of extractable conifer heartwood compounds toward *Phytophthora ramorum*. *Journal of Chemical Ecology*, 33(11), 2133-2147. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9368-0>
- [82] MARCU, V. C., & GROZEA, I. (2017). The Monitoring Results of the Green Stink Bugs (*Nezara viridula* L.) in Caras Severin County. *Research Journal of Agricultural Science*, 49(4), 174-179. Récupérée 23 mars 2023, à partir de <https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=aph&AN=127056244&site=ehost-live>
- [83] MAYER, C. J., VILCINSKAS, A., & GROSS, J. (2008). Pathogen-induced Release of Plant Allomone Manipulates Vector Insect Behavior. *Journal of Chemical Ecology*, 34(12), 1518-1522. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9564-6>
- [84] MEDAL, J., SMITH, T., & CRUZ, A. S. (2013). Biology of the Brown Marmorated Stink Bug *Halyomorpha halys* (Heteroptera : Pentatomidae) in the Laboratory. <https://doi.org/10.1653/024.096.0370>
- [85] MELE, A., SCACCINI, D., & POZZEBON, A. (2021). Hyperparasitism of *Acroclisoides sinicus* (Huang and Liao) (Hymenoptera : Pteromalidae) on Two Biological Control Agents of *Halyomorpha halys*. *Insects*, 12(7), 617. <https://doi.org/10.3390/insects12070617>
- [86] MITA, T., NISHIMOTO, H., SHIMIZU, N., & MIZUTANI, N. (2014). Occurrence of *Trissolcus basalis* (Hymenoptera, Platygasteridae), an egg parasitoid of *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae), in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 50, 27-31. <https://doi.org/10.1007/s13355-014-0298-3>
- [87] MORRISON, W. R., BLAAUW, B. R., SHORT, B. D., NIELSEN, A. L., BERGH, J. C., KRAWCZYK, G., PARK, Y.-L., BUTLER, B., KHRIMIAN, A., & LESKEY, T. C. (2019). Successful management of *Halyomorpha halys* (Hemiptera : Pentatomidae) in commercial apple orchards with an attract-and-kill strategy. *Pest Management Science*, 75(1), 104-114. <https://doi.org/10.1002/ps.5156>

- [88] MUN, S. P., & PREWITT, L. (2011). Antifungal Activity of Organic Extracts from *Juniperus virginiana* Heartwood against Wood Decay Fungi. *Forest Products Journal*, 61, 443-449. <https://doi.org/10.13073/0015-7473-61.6.443>
- [89] NIELSEN, A., HOLMSTROM, K., HAMILTON, G., CAMBRIDGE, J., & INGERSON-MAHAR, J. (2013). Use of Black Light Traps to Monitor the Abundance, Spread, and Flight Behavior of *Halyomorpha halys* (Hemiptera : Pentatomidae). <https://doi.org/10.1603/EC12472>
- [90] OLAGBEMIRO, T. O., KHAN, M. N., & MOHAMMED, A. (1984). -butyrolactone from the black stink bug : *aethus indicus westwood* (hemiptera : pentatomidae) [Publisher : De Gruyter]. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 39(3-4), 313-314. <https://doi.org/10.1515/znc-1984-3-422>
- [91] ORRÛ, B., MORAGLIO, S. T., TORTORICI, F., GONELLA, E., TAVELLA, L., & ALMA, A. (2022). No adverse effects of symbiotic control on the parasitism of *Halyomorpha halys* by egg parasitoids. *Journal of Pest Science*. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01576-3>
- [92] PANIZZI, A. R., & SLANSKY, F., Jr. (1991). Suitability of Selected Legumes and the Effect of Nymphal and Adult Nutrition in the Southern Green Stink Bug (Hemiptera : Heteroptera : Pentatomidae). *Journal of Economic Entomology*, 84(1), 103-113. <https://doi.org/10.1093/jee/84.1.103>
- [93] PERI, E., FRATI, F., SALERNO, G., CONTI, E., & COLAZZA, S. (2013). Host Chemical Footprints Induce Host Sex Discrimination Ability in Egg Parasitoids [Publisher : Public Library of Science]. *PLOS ONE*, 8(11), e79054. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079054>
- [94] PÉTREMAND, G., VONLANTHEN, O., & ROCHEFORT, S. (2017). *La punaise verte du soja, Nezara viridula (Linnaeus, 1758), une nouvelle punaise nuisible à surveiller en Suisse* (rapp. tech.). <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10317.23522>
- [95] PHYTOWEB. (2023). Phytoweb. Récupérée 20 mars 2023, à partir de <https://fytoweb.be/fr>
- [96] PIERRE, P., GARD, B., & TROTTIN, Y. (2017). Maîtrise des punaises en cultures légumières, les méthodes innovantes du projet IMPULSE.
- [97] RAINA, S., ODELL, M., & KESHAVARZ, T. (2010). Quorum sensing as a method for improving sclerotiorin production in *Penicillium sclerotiorum*. *Journal of Biotechnology*, 148(2), 91-98. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2010.04.009>
- [98] REYMOND, P. (2022). The Chemistry of Plant-Insect Egg Interactions [Number : 11]. *Chimia*, 76(11), 914-914. <https://doi.org/10.2533/chimia.2022.914>
- [99] RICE, K., BERGH, J., BERGMANN, E., BIDDINGER, D., DIVELY, G., FRASER, H., GARIEPY, T., HAMILTON, G., HAYE, T., HERBERT, A., HOOKS, C., JONES, A., KRAWCZYK, G., KUCHAR, T., MARTINSON, H., MITCHELL, W., NIELSEN, A., PFEIFFER, D., RAUPP, M., & TOOKER, J. (2014). Biology, Ecology, and Management of Brown Marmorated Stink Bug (Hemiptera : Pentatomidae). *Journal of Integrated Pest Management*, 5. <https://doi.org/10.1603/IPM14002>
- [100] SABBATINI-PEVERIERI, G., BONCOMPAGNI, L., MAZZA, G., PAOLI, F., DAPPORTO, L., GIOVANNINI, L., MARIANELLI, L., HOELMER, K., & ROVERSI, P. F. (2021). Combining physiological host range, behavior and host characteristics for predictive risk analysis of *Trissolcus japonicus*. *Journal of Pest Science*, 94(3), 1003-1016. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01311-w>

- [101] SAGUEZ, J. (2019). Punaise marbrée ou punaise diabolique - Projet PV-3.2-DP-CÉROM-5. Récupérée 3 mars 2023, à partir de <https://ira.agroscope.ch/fr-CH/Page/Publikation/Index/45868>
- [102] SAUER, C., & TOTAL, R. (2019). Les punaises en cultures maraîchères : situation des attaques en 2019 et dégâts occasionnés. *Extension cultures maraîchères*.
- [103] SEYMOUR, J., BOWMAN, G., & CROUCH, M. (1995). Effects of Neem Seed Extract on Feeding Frequency of *Nezara viridula* L. (Hemiptera : Pentatomidae) on Pecan Nuts. *Australian Journal of Entomology*, 34(3), 221-223. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1995.tb01324.x>
- [104] SHEARER, P. W., & JONES, V. P. (1996). Suitability of Macadamia Nut as a Host Plant of *Nezara viridula* (Hemiptera : Pentatomidae). *Journal of Economic Entomology*, 89(4), 996-1003. <https://doi.org/10.1093/jee/89.4.996>
- [105] SOSTIZZO, T., VOGLER, U., EGER, B., KEHRLI, P., SAUER, C., & ZWALEN, D. (2018). Punaise marbrée - *Halyomorpha Halys*. *Agroscope Fiche technique*, (71).
- [106] STAHL, J., TORTORICI, F., PONTINI, M., BON, M.-C., HOELMER, K., MARAZZI, C., TAVELLA, L., & HAYE, T. (2019). First discovery of adventive populations of *Trissolcus japonicus* in Europe. *Journal of Pest Science*, 92(2), 371-379. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1061-2>
- [107] STOECKLI, S., FELBER, R., & HAYE, T. (2020). Current distribution and voltinism of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, in Switzerland and its response to climate change using a high-resolution CLIMEX model. *International Journal of Biometeorology*, 64(12), 2019-2032. <https://doi.org/10.1007/s00484-020-01992-z>
- [108] STREITO, J., & CHARTOIS, M. (2022). INRAE - Ephytia - Connaître son cycle. Récupérée 28 décembre 2022, à partir de <https://ephytia.inrae.fr/fr/C/20551/Aggir-Connaître-son-cycle>
- [109] SUCKLING, D. M., CRISTOFARO, M., ROSELLI, G., LEVY, M. C., CEMMI, A., MAZZONI, V., STRINGER, L. D., ZENI, V., IORIATTI, C., & ANFORA, G. (2019). The Competitive Mating of Irradiated Brown Marmorated Stink Bugs, *Halyomorpha halys*, for the Sterile Insect Technique. <https://doi.org/10.3390/insects10110411>
- [110] TALAMAS, E. J., HERLIHY, M. V., DIECKHOFF, C., HOELMER, K. A., BUFFINGTON, M., BON, M.-C., & WEBER, D. C. (2015). *Trissolcus japonicus* (Ashmead) (Hymenoptera, Scelionidae) emerges in North America. *Journal of Hymenoptera Research*, 43, 119-128. <https://doi.org/10.3897/JHR.43.4661>
- [111] TEMPLE, J. H., DAVIS, J. A., MICINSKI, S., HARDKE, J. T., PRICE, P., & LEONARD, B. R. (2013). Species Composition and Seasonal Abundance of Stink Bugs (Hemiptera : Pentatomidae) in Louisiana Soybean. *Environmental Entomology*, 42(4), 648-657. <https://doi.org/10.1603/EN11135>
- [112] THÉVENOT, J., & DUPONT, P. (2018). *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) - Punaise diabolique. Récupérée 28 décembre 2022, à partir de https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/720069
- [113] TILLMAN, P. G., ALDRICH, J. R., KHRIMIAN, A., & COTTRELL, T. E. (2010). Pheromone attraction and cross-attraction of *Nezara*, *Acrosternum*, and *Euschistus* spp. stink bugs (Heteroptera : Pentatomidae) in the field. *Environmental Entomology*, 39(2), 610-617. <https://doi.org/10.1603/EN09114>

- [114] TODD, J. W. (1989). Ecology and Behavior of *Nezara Viridula*.
- [115] USDA. (2017). Samurai Wasp (*Trissolcus japonicus*). Récupérée 16 février 2023, à partir de <https://www.stopbmsb.org/biological-control/samurai-wasp-trissolcus-japonicus/>
- [116] VAN DEN BERG, H., BAGUS, A., HASSAN, K., MUHAMMAD, A., & ZEGA, S. (1995). Predation and parasitism on eggs of two pod-sucking bugs, *Nezara viridula* and *Piezodorus hybneri* in soybean. *International Journal of Pest Management*, *41*(3), 134-142. <https://doi.org/10.1080/09670879509371938>
- [117] VELASCO, L. R. I., WALTER, G. H., & HARRIS, V. E. (1995). Voltinism and Host Plant Use by *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera : Pentatomidae) in Southeastern Queensland. *Australian Journal of Entomology*, *34*(3), 193-203. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1995.tb01318.x>
- [118] VELASCO, L., & WALTER, G. H. (1992). Availability of Different Host Plant Species and Changing Abundance of the Polyphagous Bug *Nezara viridula* (Hemiptera : Pentatomidae). *Environmental Entomology*, *21*(4), 751-759. <https://doi.org/10.1093/ee/21.4.751>
- [119] VINSON, S. B. (2010). Nutritional Ecology of Insect Egg Parasitoids. In F. L. CONSOLI, J. R. P. PARRA & R. A. ZUCCHI (Éd.), *Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma* (p. 25-55). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9110-0_2
- [120] WAR, A. R., SHARMA, H. C., PAULRAJ, M. G., WAR, M. Y., & IGNACIMUTHU, S. (2011). Herbivore induced plant volatiles. *Plant Signaling & Behavior*, *6*(12), 1973-1978. <https://doi.org/10.4161/psb.6.12.18053>
- [121] WEBER, D. C., MORRISON, W. R., KHRIMIAN, A., RICE, K. B., LESKEY, T. C., RODRIGUEZ-SAONA, C., NIELSEN, A. L., & BLAAUW, B. R. (2017). Chemical ecology of *Halyomorpha halys* : discoveries and applications. *Journal of Pest Science*, *90*(4), 989-1008. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0876-6>
- [122] WEIKL, F., GHIRARDO, A., SCHNITZLER, J.-P., & PRITSCH, K. (2016). Sesquiterpene emissions from *Alternaria alternata* and *Fusarium oxysporum* : Effects of age, nutrient availability and co-cultivation [Number : 1 Publisher : Nature Publishing Group]. *Scientific Reports*, *6*(1), 22152. <https://doi.org/10.1038/srep22152>
- [123] WOOD, A. (s. d.). Southern green shieldbug : how to distinguish between species | AHDB. Récupérée 22 mars 2023, à partir de <https://horticulture.ahdb.org.uk/knowledge-library/southern-green-shieldbug-how-to-distinguish-between-species>
- [124] YANG, Z.-Q., YAO, Y.-X., QIU, L.-F., & LI, Z.-X. (2009). A New Species of *Trissolcus* (Hymenoptera : Scelionidae) Parasitizing Eggs of *Halyomorpha Halys* (Heteroptera : Pentatomidae) in China with Comments on its Biology. *Annals of the Entomological Society of America*, *102*(1), 39-47. <https://doi.org/10.1603/008.102.0104>
- [125] ZHANG, J., ZHANG, F., GARIEPY, T., MASON, P., GILLESPIE, D., TALAMAS, E., & HAYE, T. (2017). Seasonal parasitism and host specificity of *Trissolcus japonicus* in northern China. *Journal of Pest Science*, *90*(4), 1127-1141. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0863-y>

Annexes

TABLE 4 – Liste non exhaustive des plantes hôtes d'*Halyomorpha halys*.

Espèces	Références
<i>Abelia sp.</i> (Rubiales : Caprifoliaceae)	[37]
<i>Acer campestre</i> L. (Sapindales : Aceraceae)	[37]
<i>Acer x freemanii</i> (Sapindales : Aceraceae)	[9]
<i>Acer pensylvanicum</i> L. (Sapindales : Aceraceae)	[9]
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. (Sapindales : Aceraceae)	[37]
<i>Acer rubrum</i> L. (Sapindales : Aceraceae)	[9]
<i>Actinidia chinensis</i> Planch. (Theales : Actinidiaceae)	[37]
<i>Actinidia deliciosa</i> (A.chev) C.F.Liang & A.R.Ferguson (Theales : Actinidiaceae)	[37]
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle (Sapindales : Simaroubaceae)	[37]
<i>Amelanchier lamarckii</i> Schroeder. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem. (Apiales : Araliaceae)	[37]
<i>Asparagus sp.</i> (Asparagales : Asparagaceae)	[37]
<i>Berberis aquifolium</i> Pursh (Ranunculales : Berberidaceae)	[37]
<i>Buddleia davidii</i> Franch. (Scrophulariales : Buddlejaceae)	[37]
<i>Campsis radicans</i> L. Seem. ex Bureau (Lamiales : Bignoniaceae)	[37]
<i>Capsicum annuum</i> L. (Solanales : Solanaceae)	[37]
<i>Catalpa sp.</i> (Lamiales : Bignoniaceae)	[37]
<i>Cercis canadensis</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[37]
<i>Cercis siliquastrum</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[37]
<i>Citrus sp.</i> (Sapindales : Rutaceae)	[37]
<i>Cladrastis sp.</i> (Fabales : Fabaceae)	[37]
<i>Corylus avellana</i> L. (Fagales : Betulaceae)	[37]
<i>Cryptomeria japonica</i> D.Don (Pinales : Taxodiaceae)	[37]
<i>Cucumis sativus</i> L. (Violales : Cucurbitaceae)	[37]
<i>Cupressus sp.</i> (Pinales : Cupressaceae)	[37]
<i>Decaisnea fargesii</i> Franch. (Ranunculales : Lardizabalaceae)	[37]
<i>Diospyros sp.</i> (Ericales : Ebenaceae)	[37]

Table 4 suite de la page précédente

Espèces	Références
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L. (Rosales : Elaeagnaceae)	[37]
<i>Evodia daniellii</i> (Benn.) T.G.Hartley (Sapindales : Rutaceae)	[9]
<i>Evodia hupehensis</i> (Benn.) T.G.Hartley (Sapindales : Rutaceae)	[9]
<i>Ficus carica</i> L. (Urticales : Moraceae)	[9]
<i>Fraxinus americana</i> L. (Scrophulariales : Oleaceae)	[37]
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marshall (Scrophulariales : Oleaceae)	[37]
<i>Gleditsia triacanthos</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[37]
<i>Glycine max</i> (L.) Merr. (Fabales : Fabaceae)	[37]
<i>Hibiscus sp.</i> (Malvales : Malvaceae)	[37]
<i>Juglans nigra</i> L. (Juglandales : Juglandaceae)	[37]
<i>Juglans regia</i> L. (Juglandales : Juglandaceae)	[37]
<i>Koelreuteria paniculata</i> Laxm (Sapindales : Sapindaceae)	[9]
<i>Liquidambar styraciflua</i> L. (Hamamelidales : Hamamelidaceae)	[9]
<i>Lonicera sp.</i> (Dipsacales : Caprifoliaceae)	[37]
<i>Lycium barbarum</i> L. (Solanales : Solanaceae)	[37]
<i>Malus sp.</i> (Rosales : Rosaceae)	[9]
<i>Morus sp.</i> (Rosales : Moraceae)	[37]
<i>Oryza sativa</i> L. (Poales : Poaceae)	[37]
<i>Paulownia sp.</i> (Lamiales : Paulowniaceae)	[37]
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[37]
<i>Pistacia vera</i> L. (Sapindales : Anacardiaceae)	[37]
<i>Platanus x hispanica</i> Mill. ex. Münchh. (Hamamelidales : Platanaceae)	[37]
<i>Prunus armeniaca</i> L. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Prunus avium</i> (L.) L. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Prunus cerasifera</i> L. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Prunus Cerasus</i> Ehrh. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Prunus domestica</i> L. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Prunus dulcis</i> (Mill.) D.A.Webb (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Pyrus communis</i> L. (Rosales : Rosaceae)	[37]

Table 4 suite de la page précédente

Espèces	Références
<i>Pyrus pyrifolia</i> (Burm.f.) Nakai (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Ricinus communis</i> L. (Euphorbiales : Euphorbiaceae)	[37]
<i>Rosa rugosa</i> Thunb. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Rubus idaeus</i> L. (Rosales : Rosaceae)	[37]
<i>Salix</i> sp. (Salicales : Salicaceae)	[37]
<i>Solanum lycopersicum</i> L. (Solanales : Solanaceae)	[37]
<i>Solanum melongena</i> L. (Solanales : Solanaceae)	[37]
<i>Sophora japonica</i> (L.) Schott (Fabales : Fabaceae)	[9]
<i>Stewartia pseudocamellia</i> Maxim. (Ericales : Theaceae)	[37]
<i>Syringa pekinensis</i> (Rupr.) P.S.Green & M.C.Chang (Lamiales : Oleaceae)	[9]
<i>Syringa reticulata</i> (Blume) H.Hara (Lamiales : Oleaceae)	[9]
<i>Syringa vulgaris</i> L. (Lamiales : Oleaceae)	[37]
<i>Tilia tomentosa</i> Moench (Malvales : Tiliaceae)	[9]
<i>Tropaeolum majus</i> L. (Geraniales : Tropaeolaceae)	[37]
<i>Ulmus americana</i> L. (Urticales : Ulmaceae)	[9]
<i>Vaccinium</i> sp. (Ericales : Ericaceae)	[37]
<i>Viburnum opulus</i> L. (Dipsacales : Adoxaceae)	[37]
<i>Viburnum prunifolium</i> L. (Dipsacales : Adoxaceae)	[37]
<i>Vitis vinifera</i> L. (Vitales : Vitaceae)	[37]
<i>Zea mays</i> L. (Poales : Poaceae)	[37]

TABLE 5 – Liste non exhaustive des insecticides utilisés pour la lutte chimique contre *Nezara viridula* et *Halyomorpha halys*.

Composés organiques	Substances actives	Autorisation par l'Europe	Produits [95]
Carbamates	Alanycarb	Non	/
	Carbaryl	Non	/
Organophosphates	Chlorpyrifos	Non	/
	Cyanophos	Non	/
	Diazinon	Non	/
	Dichlorvos	Non	/
	Dimethoate	Non	/
	Fenitrothion	Non	/
	Methidathion	Non	/
	Omethoate	Non	/
	Phenthoate	Non	/
	Prothiofos	Non	/
Malathion	Non	/	
Organochlorines	DDT	Non	/
	Dieldrine	Non	/
	Lindane	Non	/
	Bifenthrine	Non	/
	β-Cyfluthrine	Non	/

Table 5 suite de la page précédente

Composés organiques	Substances actives	Autorisation par l'Europe	Produits [95]
Pyréthroïdes	Cyperméthrine	Oui	<ul style="list-style-type: none"> ●APHICAR 100 EW ●CYPELCO ●CYPERB ●CYPERSTAR ●CYTHRIN MAX ●CYTOX ●FORMUSECT ●FORMUSECT SPRAY ●INSECTICIDE 10 ME ●INSECTINE ●SHERPA 100 EW ●SHERPA 200 EC ●SUPERSECT G-SPRAY
	Deltaméthrine	Oui	<ul style="list-style-type: none"> ●DECIS 15 EW ●DECIS EC 2,5 ●DELTA-GLOB 25 EC ●DELTAPHAR ●DEMETRINA 25 EC ●MEZENE ●PATRIOT ●PATRIOT PROTECH ●SPLENDOUR ●SPLIT ●WOPRO DELTAMETHRIN 2,5 EC
	Etofenprox	Non	/
	Fenpropathrine	Non	/
	Fenvalerate	Non	/
	Perméthrine	Non	/
Silafluofen	Non	/	

Table 5 suite de la page précédente

Composés organiques	Substances actives	Autorisation par l'Europe	Produits [95]
Néonicotinoïdes	Acetamiprid	Oui	<ul style="list-style-type: none"> •FOR-INSECT •FOR-INSECT RTU •MULTISECT •MULTISECT AEROSOL •MULTISECT GEBRUIKSK-LAAR/PRET A L'EMPLOI
	Clothianidine	Non	/
	Dinotefuran	Non	/
	Imidacloprid	Non	/
	Thiaméthoxame	Non	/
Phénylpyrazoles	Fipronil	Non	/
Hydrocarbures chlorés	Endosulfane	Non	/
Combinaisons	Dichlorvos + Diazinon	Non	/
	Dichlorvos + Lindane	Non	/
	Fenvalerate + Fenitrothion	Non	/
	Fenvalerate + Malathion	Non	/
	Thiamethoxam + chlorantraniliprole	Non	/
Autres agents	Kerosene	Non	/

TABLE 6 – Liste non exhaustive des organismes impliqués dans la lutte biologique contre *Halyomorpha halys*.

Groupes	Espèces	Références
Parasitoïdes	<i>Acroclisoides sinicus</i> (Hymenoptera : Ptéromalidae)	[20]
	<i>Anastatus bifasciatus</i> Geoffroy (Hymenoptera : Eupelmidae)	[3, 20, 73, 91]
	<i>Ooencyrtus telenomicida</i> Vassiliev (Hymenoptera : Encyrtidae)	[3, 20, 73, 91]
	<i>Telenomus turesis</i> Walker (Hymenoptera : Scelionidae)	[20]
	<i>Telenomus podisi</i> Ashmed (Hymenoptera : Scelionidae)	[99]
	Platygastridae	[99]
	<i>Trichopoda pennipes</i> Fabricius (Diptera : Tachinidae)	[99]
	<i>Trissolcus basalis</i> Wollaston (Hymenoptera : Scelionidae)	[3, 20, 73, 91]
	<i>Trissolcus cultratus</i> Mayr (Hymenoptera : Scelionidae)	[20]
	<i>Trissolcus japonicus</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)	[3, 20, 73, 91]
	<i>Trissolcus mitsukurii</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)	[3, 20, 73, 91]
	<i>Trissolcus scutellaris</i> Thomson (Hymenoptera : Scelionidae)	[20]
Prédateurs	Heteroptera : Anthocoridae et Nabidae	[20]
	Araignées tisseuses et Araignées sauteuses (Araneae : Salticidae)	[20]
	Coleoptera : Carabidae	[20]
	<i>Chrysoperla carnea</i> (Neuroptera : Chrysopidae)	[20]
	<i>Crematogaster scutellaris</i> (Hymenoptera : Myrmicinae)	[20]
	Orthoptera : Gryllidae et Tettigoniidae	[20]
	Dermaptera : Forficulidae	[20]
	Diptera : Asilidae	[99]
	Coleoptera : Coccinellidae	[99]
	Hymenoptera : Crabronidae	[99]
	Hemiptera : Geocoridae	[99]
	Mantodea : Mantidae	[99]
Coleoptera : Melyridae	[99]	
Heteroptera : Reduviidae	[99]	
	<i>Ophiocordyceps nutans</i> (Hypocreales : Phiocordycipitaceae)	[99]
	<i>Beauveria bassiana</i> (Hypocreales : Cordycipitaceae)	[17]
	<i>Isaria fumosorosea</i> (Hypocreales : Ophiocordycipitaceae)	[17]

Table 6 suite de la page précédente

Groupes	Espèces	Références
Agents pathogènes	<i>Heterorhabditis bacteriophora</i> (Rhabditida : Heterorhabditidae)	[17]
	<i>Steinernema borjomiensis</i> (Rhabditida : Steinernematidae)	[17]

TABLE 7 – Liste non exhaustive des plantes hôtes de *Nezara viridula*.

Espèces	Références
<i>Abelmoschus esculentus</i> (L.) Moench (Malvales : Malvaceae)	[19]
<i>Arachis hypogaea</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[19]
<i>Brassica napus</i> L. (Brassicales : Brassicaceae)	[19]
<i>Brassica nigra</i> (L.) W. D. J. Koch (Brassicales : Brassicaceae)	[19]
<i>Carya illinoensis</i> (Wangenh.) K. Koch (Juglandales : Juglandaceae)	[19]
Cucurbitaceae Juss.	[38]
<i>Glycine max</i> (L.) Merr. (Fabales : Fabaceae)	[38, 111]
<i>Helianthus annuus</i> L. (Asterales : Asteraceae)	[76]
<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam (Solanales : Convolvulaceae)	[19]
<i>Lablab purpureus</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[19]
<i>Ligustrum japonicum</i> Thunb. (Lamiales : Oleaceae)	[19]
<i>Macadamia integrifolia</i> Maiden & Betche (Proteales : Proteaceae)	[19]
<i>Oryza sativa</i> L. (Poales : Poaceae)	[66]
<i>Passiflora incarnata</i> L. (Violales : Passifloraceae)	[38]
<i>Phaseolus spp.</i> L. (Fabales : Fabaceae)	[76]
<i>Ricinus communis</i> L. (Euphorbiales : Euphorbiaceae)	[38]
<i>Rubus idaeus</i> L. (Rosales : Rosacea)	[82]
<i>Sesamum indicum</i> L. (Scrophulariales : Pedaliaceae)	[19]
<i>Sesbania vesicaria</i> (Jacq.) (Fabales : Fabaceae)	[38]
<i>Solanum lycopersicum</i> L. var. <i>lycopersicum</i> (Solanales : Solanaceae)	[76, 82]
<i>Solanum melongena</i> L. (Solanales : Solanaceae)	[19]
<i>Theobroma cacao</i> L. (Malvales : Malvaceae)	[19]
<i>Vigna mungo</i> (L.) Hepper (Fabales : Fabaceae)	[19]
<i>Vigna radiata</i> (L.) R. Wilczek (Fabales : Fabaceae)	[19]
<i>Vigna umbellata</i> (Thunb.) Ohwi & H. Ohashi (Fabales : Fabaceae)	[19]
<i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp. (Fabales : Fabaceae)	[19]

TABLE 8 – Liste non exhaustive des organismes impliqués dans la lutte biologique contre *Nezara viridula*.

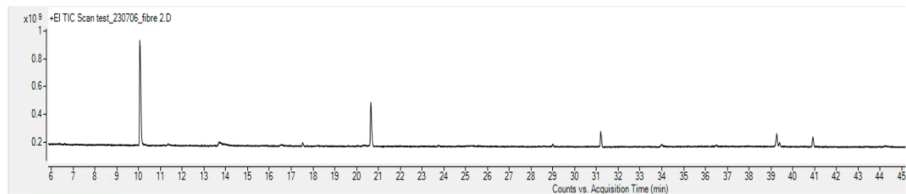
Groupes	Espèces
Parasitoïdes	<i>Anastatus bifasciatus</i> Geoffroy (Hymenoptera : Eupelmidae)
	<i>Anastatus japonicus</i> Ashmead (Hymenoptera : Eupelmidae)
	<i>Cylindromyia rufifemur</i> Meigen (Diptera : Tachinidae)
	<i>Euclytia flava</i> Townsend (Diptera : Tachinidae)
	<i>Euthera tentatrix</i> Loew (Diptera : Tachinidae)
	<i>Eutrichopodopsis nitens</i> Blanchard (Diptera : Tachinidae)
	<i>Ooencyrtus nezarae</i> Ishii (Hymenoptera : Encyrtidae)
	<i>Ooencyrtus papilionis</i> Ashmead (Hymenoptera : Encyrtidae)
	<i>Ooencyrtus pityocampae</i> Mercet (Hymenoptera : Encyrtidae)
	<i>Ooencyrtus submetallicus</i> Howard (Hymenoptera : Encyrtidae)
	<i>Ooencyrtus trinidadensis</i> Venatorius (Hymenoptera : Encyrtidae)
	<i>Psix striaticeps</i> Dodd (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Telenomus chloropus</i> Thomson (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Telenomus comperei</i> Crawford (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Telenomus cristatus</i> Johnson (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Telenomus mormideae</i> Costa Lima (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Telenomus pacificus</i> Gahan (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Telenomus podisi</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trichogramma ostrinae</i> Peng & Chen (Hymenoptera : Trichogrammatidae)
	<i>Trichopoda giacomellii</i> Blanchard (Diptera : Tachinidae)
	<i>Trichopoda pennipes</i> Fabricius (Diptera : Tachinidae)
	<i>Trichopoda pilipes</i> Fabricius (Diptera : Tachinidae)
	<i>Trissolcus basalus</i> Wollaston (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus brochymenae</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus crypticus</i> Clarke (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus edessae</i> Fouts (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus euschisti</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus grandis</i> Thomson (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus mitsukurii</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus mormideae</i> Costa Lima (Hymenoptera : Scelionidae)
	<i>Trissolcus nakagawai</i> Ashmead (Hymenoptera : Scelionidae)
<i>Trissolcus scuticarinatus</i> Costa Lima (Hymenoptera : Scelionidae)	
Prédateurs	<i>Amyotea malabarica</i> Fabricius (Hemiptera : Asopinae)
	<i>Conocephalus fasciatus</i> De geer (Orthoptera : Tettigoniidae)
	<i>Euthyrhynchus floridanus</i> Dallas (Hemiptera : Pentatomidae)
	<i>Geocoris punctipes</i> Say (Hemiptera : Geocoridae)
	<i>Geocoris uliginosus</i> Say (Hemiptera : Geocoridae)
	<i>Hippodamia convergens</i> Guérin-Ménéville (Coleoptera : Coccinellidae)
	<i>Largus succinctus</i> Linnaeus (Hemiptera : Largidae)
	<i>Monomorium minimum</i> Buckley (Hymenoptera : Formicidae)
	<i>Nabis capsiformis</i> Germar (Hemiptera : Nabidae)
	<i>Nabis roseipennis</i> Reuter (Hemiptera : Nabidae)
	<i>Oecophylla smaragdina</i> Fabricius (Hymenoptera : Formicidae)
	<i>Orchelimum nigripes</i> Scudder (Orthoptera : Tettigoniidae)
	<i>Pheidole dentata</i> Mayr (Hymenoptera : Formicidae)
<i>Pheidole guineensis</i> Fabricius (Hymenoptera : Formicidae)	

Table 8 suite de la page précédente

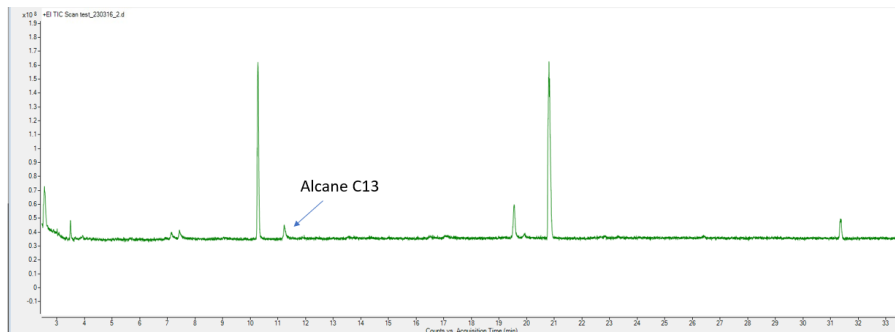
Groupes	Espèces
	<i>Phidippus audax</i> Hentz (Aranea : Salticidae) <i>Podisus maculiventris</i> Say (Hemiptera : Pentatomidae) <i>Schistocerca obscura</i> Fabricius (Orthoptera : Acrididae) <i>Solenopsis geminata</i> Fabricius (Hymenoptera : Myrmicinae) <i>Solenopsis invicta</i> Buren (Hymenoptera : Myrmicinae) <i>Sycanus collaris</i> Fabricius (Hemiptera : Reduviidae) <i>Theridion albidum</i> Banks (Aranea : Theridiidae)
Agents pathogènes	<i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i> Bulla et al. (Bacillales : Bacillaceae) <i>Beauveria bassiana</i> (Balsamo) Vuillemin (Hypocreales : Cordycipitaceae) <i>Metarhizium anisopliae</i> (Metchnikoff) Sorokin (Hypocreales : Clavicipitaceae)

TABLE 9 – Données des SPME pour *Halyomorpha halys* et *Nezara viridula*.

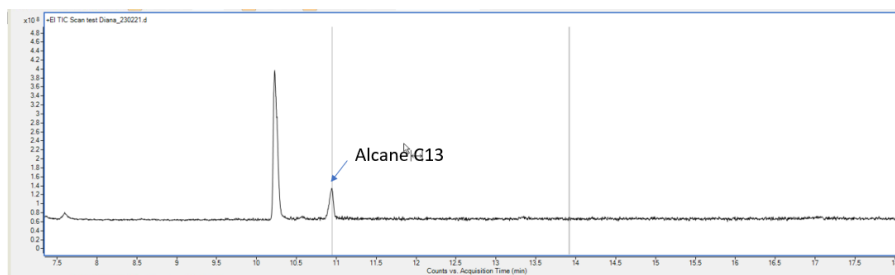
Espèces	Age	Age des œufs	Temps de rétention	Indice de rétention de Kovats	m/z	Nom du composé	Surface du pic
<i>Halyomorpha halys</i>	1j	Jeunes	11,206	1 110	184	Alcane C13	991 417,17
<i>Halyomorpha halys</i>	3j	Jeunes	11,247	1 111	184	Alcane C13	549 674,88
<i>Halyomorpha halys</i>	4j	Vieux	11,186	1 109	184	Alcane C13	231 429,99
<i>Halyomorpha halys</i>	5j	Vieux	10,557	1 093	184	Alcane C13	979 404,46
<i>Halyomorpha halys</i>	6j	Vieux	10,935	1 103	184	Alcane C13	1 372 034,37
<i>Nezara viridula</i>	1j	Jeunes	21,145	1 348	204	Béta-funebrène	44 481 040,12
<i>Nezara viridula</i>	2j	Jeunes	21,168	1 348	204	Béta-funebrène	134 614 123,40
<i>Nezara viridula</i>	2j	Jeunes	18,013	1 274	204	Alpha-cedrène	1 515 982,80
<i>Nezara viridula</i>	2j	Jeunes	22,23	1 374	204	Béta-cedrène	1 013 226,05
<i>Nezara viridula</i>	3j	Jeunes	18,18	1 278	204	Alpha-cedrène	3 277 107,16
<i>Nezara viridula</i>	3j	Jeunes	22,391	1 378	204	Béta-cedrène	4 622 345,28
<i>Nezara viridula</i>	3j	Jeunes	21,332	1 352	204	Béta-funebrène	96 831 241,19
<i>Nezara viridula</i>	3j	Jeunes	23,361	1 401	86	Butyrolactone	92 509 469,95
<i>Nezara viridula</i>	3j	Jeunes	11,245	1 111	184	Alcane C13	1 094 111,12
<i>Nezara viridula</i>	4j	Vieux	10,192	1 083	184	Alcane C13	2 161 850,60
<i>Nezara viridula</i>	4j	Vieux	17,209	1 255	204	Alpha-cedrène	3 504 116,84
<i>Nezara viridula</i>	4j	Vieux	21,639	1 360	204	Béta-cedrène	3 948 151,22
<i>Nezara viridula</i>	4j	Vieux	20,554	1 334	204	Béta-funebrène	77 063 155,77
<i>Nezara viridula</i>	5j	Vieux	18,168	1 277	204	Alpha-cedrène	1 921 706,89
<i>Nezara viridula</i>	5j	Vieux	22,398	1 378	204	Béta-cedrène	2 835 711,18
<i>Nezara viridula</i>	5j	Vieux	21,251	1 350	204	Béta-funebrène	137 683 507,50
<i>Nezara viridula</i>	6j	Vieux	21,102	1 347	204	Béta-funebrène	38 402 675,78



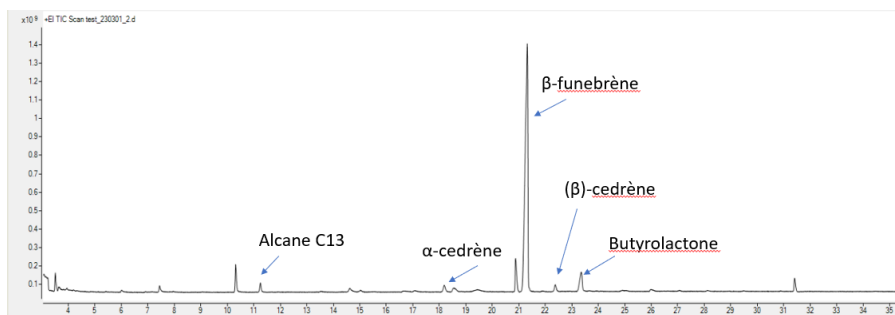
(a)



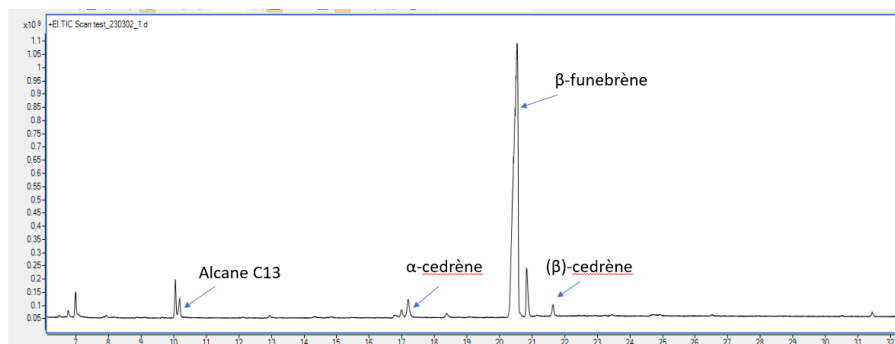
(b)



(c)



(d)



(e)

FIGURE 35 – Résultats pour la collecte des composés organiques volatils grâce à la SPME. (a) Contrôle, (b) œufs jeunes d'*H. halys*, (c) œufs vieux d'*H. halys*, (d) œufs jeunes de *N. viridula*, (e) œufs vieux de *N. viridula*.