



**THESE DE DOCTORAT**  
**DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE**  
**PREPAREE AU LABORATOIRE BIOGEOSCIENCES ET A L'INSTITUT SOPHIA**  
**AGROBIOTECH**

Ecole doctorale n°554, Environnements-Santé

Doctorat de Science de la vie, spécialité Écologie Évolutive

Par

Silène Lartigue

**Intérêts du phénotypage de la personnalité pour améliorer la lutte biologique : cas d'étude chez**  
***l'auxiliaire *Trichogramma evanescens****

Thèse présentée et soutenue à Sophia Antipolis, le 17 mars 2021

Composition du Jury :

van Baaren, Joan - Professeure, Université Rennes 1

Hance, Thierry - Senior Professor, Université Catholique de Louvain

Amat, Isabelle - Maître de conférence universitaire, Université Claude Bernard Lyon 1

Hufbauer, Ruth Arabelle - Full Professor, Colorado State University

Zappalà, Lucia - Full professor, University of Catania

Moreau, Jérôme - Maître de conférence universitaire, Université de Bourgogne Franche-Comté

Malausa, Thibaut - Directeur de recherche INRAE, France

Dechaume-Moncharmont, François-Xavier – Professeur, Université Claude Bernard Lyon 1

Louâpre, Philippe - Maître de conférence universitaire, Université de Bourgogne Franche-Comté

Présidente de jury –

Rapporteure

Rapporteur

Examinatrice

Examinatrice

Examinatrice

Directeur de thèse

Co-directeur de thèse

Invité

Invité

**Titre :** Intérêts du phénotypage de la personnalité pour améliorer la lutte biologique : cas d'étude chez l'auxiliaire *Trichogramma evanescens*

**Mots clés :** biocontrôle, personnalité animale, écologie comportementale, variation intra-spécifique, efficacité en champ, *Trichogramma evanescens*

**Résumé :** Une approche prometteuse pour améliorer l'utilisation des agents de lutte biologique en protection des cultures repose sur la prise en compte de leurs variations intra-spécifiques sur des traits liés aux capacités des agents de lutte à être élevés en masse ou à contrôler les ravageurs au champ. Dans ce contexte, les variations comportementales interindividuelles qui sont stables au cours du temps et des situations (appelées aussi personnalité) n'ont jamais été considérées dans les programmes de lutte biologique, alors qu'elles (i) peuvent être hérissables et (ii) sont corrélées à des traits liés à la valeur sélective et peuvent donc impacter l'efficacité des auxiliaires des cultures. Les deux objectifs majeurs de cette thèse étaient (i) de développer des protocoles expérimentaux permettant de mesurer les traits de personnalité chez l'auxiliaire de lutte biologique parasitoïde d'œufs *Trichogramma evanescens*, et (ii) d'évaluer la faisabilité et l'intérêt de l'utilisation des phénotypes de personnalité dans des programmes d'amélioration génétique de cet auxiliaire : estimer l'hérissabilité des traits de personnalité et étudier leurs relations avec des traits liés à la fitness et aux performances de lutte biologique. Dans ce but, nous avons développé un protocole de suivi vidéo permettant de mesurer des traits de personnalité et avons pu caractériser des traits liés à la personnalité (mais également la fécondité, la longévité et la taille) sur plus de mille femelles issues de 24 lignées isogéniques de *T. evanescens*. Nous avons mis en évidence pour la première fois chez cette espèce l'existence de

variations interindividuelles stables dans des traits comportementaux liées à l'audace, à l'activité et à l'exploration. Nous avons montré des différences de personnalité entre les 24 lignées isogéniques utilisées, ce qui souligne que les variations comportementales observées ont une part d'origine génétique (les valeurs d'hérissabilité au sens large que nous avons estimées varient de 0,06 à 0,11). Nous avons également mis en évidence l'existence d'un compromis évolutif (ou *trade-off*) entre l'exploration et la fécondité chez ces lignées. Nous avons ensuite mené des expérimentations dans des champs de maïs, sur 38 points de lâchers, afin d'attribuer à ces lignées des variables liées à leurs mouvements et parasitisme sur le terrain, comme le nombre d'agrégats d'œufs hôtes parasités et les distances moyenne et maximale observées le point de lâcher et les sites de ponte. Nos résultats suggèrent que la personnalité a un effet sur la distance entre point de lâcher et site de ponte chez *T. evanescens* sur le terrain, alors que nous n'avons observé aucun effet des variables liées à des traits classiquement considérés dans les programmes de lutte biologique (fécondité, longévité et taille). Pour conclure, nous avons pour la première fois évalué le lien entre des traits de personnalité mesurés en laboratoire et le mouvement d'un auxiliaire de lutte biologique sur le terrain, et nous discutons des perspectives d'études à venir et de développements nécessaires pour permettre d'intégrer les traits de personnalité dans les programmes de sélection des auxiliaires de lutte biologique dans le but d'augmenter l'efficacité de ces derniers.

**Title:** Phenotyping personality to improve biological control: *Trichogramma evanescens* as a case study.

**Keywords:** biocontrol, animal personality, behavioural ecology, intraspecific variation, field efficiency, *Trichogramma evanescens*

**Abstract:** One promising approach to improve the use of biological control agents (BCA) consists in the exploitation of intraspecific variation on traits related to mass-rearing or field performance. Consistent inter-individual variations in behaviour (known as personality) have never been considered in biological control (BC) while they have proved to be heritable and correlated to phenotypic traits possibly related to fitness in rearing or field conditions. The aim of this PhD thesis was (i) to develop an experimental design to measure personality traits in a the egg-parasitoid *Trichogramma evanescens*, and (ii) to evaluate the feasibility and interest of phenotyping personality traits to set and improve selection programmes in this BCA species: by estimating the broad-sense heritability of personality traits and investigate their relationships with traits related to fitness and biocontrol performance. First, we developed a video tracking design to measure behavioural traits and found, for the first time in this species, consistent individual differences in boldness, activity and exploration, measured on 1,049 individuals (on which we also measured fecundity,

longevity and tibia length) from 24 isogenic lines of *T. evanescens*. Personality differences between the 24 isogenic lines suggested a genetic origin of the variations in activity and exploration (broad-sense heritability estimates from 0.06 to 0.11), and revealed a trade-off between exploration and fecundity. We then conducted field experiments in cornfields, over 38 released points, to measure field characteristics of these isogenic lines (number of egg patches parasitized, mean and maximum distance between release point and oviposition sites) and investigate the effect of personality traits on these field variables. Our results suggest that personality traits influence the mean distance between release point and oviposition sites while this not the case for three traits commonly considered in biocontrol programmes (fecundity, longevity and tibia length). To conclude, we studied for the first time the link between lab-measured personality traits and movement in the field and discussed about further studies and development needed to integrate personality in biological control agents' selection programmes in order to improve their efficiency.



Remerciements



Nous y voilà, à la partie qui sera sûrement la plus lue de ce manuscrit, mais qui n'est peut-être pas la plus facile à écrire, tant l'ensemble des collaborations, discussions, aides et soutiens professionnels et/ou personnels apportés par toutes les personnes que j'ai eu l'occasion de rencontrer ou qui ont été à mes côtés pendant cette thèse ne pourraient être résumés en quelques phrases.

Je vais, bien sûr, commencer par remercier mes principaux collaborateurs dans ce projet : **Jérôme Moreau et Thibaut Malausa.**

Jérôme, merci de m'avoir fait confiance, je repense à la première fois que tu m'as présentée à ce minuscule modèle biologique qu'est le trichogramme, et ma réaction (« c'est trop bien !! »), dans le labo du toit de l'uB. Merci de m'avoir donné la possibilité de faire une thèse qui pouvait combiner les deux thématiques qui me tenaient le plus à cœur et que je pensais alors incompatibles : le comportement animal et la lutte biologique. Après, il a fallu convaincre le ministère : spéciale dédicace à cette journée à Paris, où tu as passé 6h dans le train pour au final ne pas pouvoir assister à mon passage à l'oral parce que celui-ci avait été avancé... cet aller-retour n'a quand même pas été pour rien : nous avons tous les trois pu partager un premier jus d'abricot. Merci également pour ton soutien, en particulier lors cette dernière année confinée.

Thibaut, merci d'avoir tout de suite accepté de rejoindre ce projet. Merci d'avoir permis que je vienne au sein de BPI à l'ISA. Merci de ne pas avoir partagé mon défaitisme lorsqu'il apparaissait (ou de ne pas me l'avoir trop montré) sur la possibilité de mise au point des protocoles pour mesurer la personnalité chez ce modèle biologique au top, et d'avoir permis, en me faisant confiance, que j'accompagne en stage dix étudiants. Merci également pour ton aide cruciale, en particulier lors de ces sessions sur le terrain qui étaient légèrement intenses. Spéciale dédicace aussi à ce premier comité de thèse (en visioconférence, il faut croire que c'était un entraînement pour cette dernière année), où tu as passé la journée entière à appuyer toutes les 5 minutes sur la télécommande pour fermer le message d'erreur qui s'affichait en plein milieu de l'écran.

Merci à tous les deux d'avoir toujours été présents, notamment lors de cette dernière année confinée ou mi-confinée, et pour nos discussions scientifiques et les autres (je repense notamment à ce débat dans un restaurant du vieil Antibes, autour de gratins de pommes de terre aux cèpes), ainsi que vos conseils et vos remarques, qu'elles soient hyper re-motivantes ou pas toujours faciles à entendre mais légitimes et nécessaires, et qui m'ont fait énormément progresser.

Je remercie **François-Xavier Dechaume-Moncharmont** et **Philippe Louâpre**, pour leur collaboration tout au long de ce projet. FX, tu as le don de rendre les statistiques ultra passionnantes et motivantes. Philippe, tu m'as totalement réconciliée avec R lors de mon stage de Master. Nos discussions plus ponctuelles depuis mon arrivée à Antibes se sont à chaque fois accompagnées d'un torrent d'idées et d'inspirations nouvelles. Vous retrouver par skype, avec le sourire, impatients de discuter sur les résultats des manips, était réellement motivant. Merci à tous les deux.

Je remercie également **Marie-Hélène Bouillier-Oudot**, **Emmanuel Desouhant**, **Paloma Martinez Rodriguez**, **Elodie Vercken** et **Véronique Vissac-Charles** d'avoir accepté de

rejoindre mon comité de thèse : merci pour votre temps, pour nos discussions lors de ces trois comités, vos conseils qui m'ont beaucoup aidé, et vos encouragements.

Je remercie chaleureusement tous les membres de mon jury, en particulier **Joan van Baaren** et **Thierry Hance** pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse, et **Isabelle Amat**, **Ruth Hufbauer** et **Lucia Zappalà** pour avoir accepté d'en être les examinateurs.

Je tiens à remercier également toutes les autres personnes avec qui j'ai pu collaborer, et qui m'ont apporté une aide scientifique et matérielle tellement précieuse. Je remercie tout d'abord infiniment **Vincent Calcagno**, notamment pour toute ton aide et le temps que tu m'as accordé pour la mise en place des protocoles expérimentaux, ainsi que pour ton aide sur les scripts d'analyses vidéos. En restant chez M2P2, je remercie évidemment **Guy Perez**, pour ton aide et ton soutien lors de cette mise en place des protocoles expérimentaux. Chez RDLB, je remercie en particulier **Nicolas Ris** pour avoir pris le temps de discuter sur ma thèse. En changeant d'étage au sein de l'Institut Sophia Agrobiotech, je me retrouve chez BPI : tout d'abord, un immense merci à **Didier Crochard** et **Laurent Lamy** pour leur travail titanesque sur ces micro-gêpes. Merci à **Laurent Kremmer** pour notre collaboration, pour ton aide et notamment pour avoir accepté d'aller sur le terrain dans une zone à la limite de l'extrême Nord selon toi ! Merci à **Géraldine Groussier**, la « cheffe des trichogrammes », pour tous tes bons conseils et ton aide. Merci à **Claire Caravel** et **Camille Duraj**, pour votre travail mais également pour les très bons souvenirs sur le terrain et/ou dans le labo de RDLB. Merci également à **Aleksandar Ivezić**, pour ton aide dans les premières mesures vidéo de personnalité, mais aussi pour nos discussions, je garde un très bon souvenir de ces quelques mois de collaboration. Je n'oublie pas non plus les racines bourguignonnes de ce projet, et je remercie en particulier **Aude Balourdet**, **Sébastien Motreuil** et **Maria Teixeira** pour leur très grande aide sur la mise en place des protocoles, ainsi que pour le maintien des élevages. En revenant vers le sud, je remercie tous nos collaborateurs de BIOLINE, en particulier **Paloma Martinez Rodriguez**, **Benoît Frank**, **Corinne Frenoy** et **Jacques Frandon** pour leurs conseils et leur aide cruciale dans la mise en place des protocoles et le bon fonctionnement des expérimentations sur le terrain. Merci pour ces moments de partage dans votre laboratoire, toujours dans la bonne humeur. Enfin, ces expérimentations sur le terrain n'auraient tout simplement pas pu voir le jour sans les agriculteurs qui nous accordé leur confiance et nous ont laissé débarquer dans leurs champs pour lâchers nos trichogrammes, et je les en remercie chaleureusement.

Je remercie également tous les étudiants en stage avec qui j'ai eu la chance de travailler et sans qui je n'aurais pu faire tout ce travail. Vous avez tous été d'une aide précieuse. Merci d'avoir tenu bon lors de ces manips titanesques. Il serait trop long de détailler toutes les choses qui ont fait que vous avez également fait de cette thèse une expérience enrichissante d'un point de vue humain. Je cite quelques souvenirs, mais sachez qu'il y en a bien plus. Et je vous en remercie infiniment. Merci donc à **Morgane Bequet-Rennes** et **Simon Vaïsse**, les premiers, qui m'ont accordé leur confiance et m'ont accompagnée dans ces débuts difficiles de mise en place de protocoles. Je nous revois notamment au labo de RDLB, travaillant sur la construction de ce design miniature pour tenter de mesurer, en vain, la sociabilité chez les trichogrammes. Morgane, merci aussi de m'avoir partagé tes aventures à l'autre bout du monde. Merci à Simon, pour tes « boorris » lancés sur un ton blasé après avoir passé la journée à travailler avec ce logiciel. Merci à **Corentin Manière**, parmi mes premiers « sbires » (selon tes propres mots)

dont « le sang, la sueur et les larmes auront été versés sur l'autel du savoir » (Manière, 2018). Tes vœux ont été exaucés, puisque leurs sacrifices n'ont absolument pas été en vain. Merci pour tes playlists et nos discussions dans la voiture au retour du terrain, pour ta case « soins du doctorant » et « aide à la gestion des autres sbires » dans ta « check-list » de départ. Merci à **Hyacinthe Filippo**, déjà pour avoir supporté ces mêmes discussions dans la voiture. Tu as tenu bon même lorsque les heures de travail accumulées ne nous permettaient pas de récupérer plus de 3 plaquettes parasitées. Je ne mentionnerai pas les pizzas volantes, car je n'étais pas là. Merci à **Jean Belliard**, pour ta curiosité, ton sourire, ta bonne humeur et nos discussions au coin café. Merci à **Myriam Yalaoui**, pour ta gentillesse infinie, et pour nous avoir fait découvrir ou redécouvrir des superbes playlists. Merci à **Louise Jeandroz**, pour tes histoires qui nous ont valu de bons fou-rires, et pour m'avoir convertie au percarbonate de soude. Merci à **Léa Treguat-Bertrand**, pour tes *punchlines* qui nous ont bien fait rire, et pour nos discussions. Merci à **Natacha Bosshard**, pour toutes nos discussions, pour ta passion pour les moutons, pour cette chanson sur les poissons, pour ton énergie et ta bonne humeur. Enfin, merci à **Etienne Minaud**, pour ton énergie et ton enthousiasme que tu as su garder malgré ce stage confiné. Je remercie également **Rudy Kusmin** et **Alan Rathery** qui m'ont plusieurs fois aidée notamment avec les élevages lorsque j'étais à Dijon. Je vous souhaite à tous une bonne continuation et de vous épanouir dans tout ce que vous entreprendrez !

Je remercie toutes les personnes également qui nous ont aidé lors des moments de rush dans les manips de terrain. A titre d'exemple, et pour donner quelques chiffres, je remercie pour le comptage à la main des **1 682 155** œufs noirs : **Laurent Lamy** qui en a compté une (très) grande partie, mais également **Didier Crochard**, **Aurélie Blin**, **Laurent Kremmer** et **Thomas Guillemaud** de l'équipe BPI qui s'y sont attelés, ainsi que **Suzanne Baron** et **Jocelyn Lartigue**, et **Claudie** et **Didier Masson**. Les « FEM » ajoutés à chaque ligne du tableau de la page 83, c'est aussi grâce à vous.

Je tiens également à remercier toutes les personnes, indispensables, qui m'ont été d'une immense aide administrative, et toujours avec une extrême patience. Je remercie particulier au sein de l'Université de Bourgogne Franche-Comté **Isabelle Santacroce** et **Christelle Caillot**, au sein de l'Institut Sophia Agrobiotech **Mireille Capvert**, **Marie-José Oddone**, **Olivia Magliano**, et au sein d'AgroParisTech **Sophie Le Calvar**.

Un immense merci à l'équipe BPI, pour m'avoir accueillie, pour la bonne ambiance, la bonne humeur et les discussions nombreuses et variées au coin café. Merci pour votre aide précieuse lors des moments de rush sur le terrain. Ça a été un plaisir de vous retrouver tous les matins. Je remercie en particulier **Alexandra Auguste**, **Aurélie Blin**, **Didier Crochard**, **Maxime Dahirel**, **Thomas Guillemaud**, **Laurent Kremmer**, **Laurent Lamy**, **Éric Lombaert**, **David Muru** et **Elodie Vercken** pour nos débats et discussions inspirantes ces derniers mois de thèse, qui m'ont également permis de sortir un peu la tête du guidon. Merci à tous mes co-bureaux de l'ISA, en particulier Alexandra, Aurélie et Elodie pour nos discussions. Merci également à Maxime pour ta patience et tes précieux conseils de statistiques et merci de m'avoir fait découvrir cette ville magnifique que tu apprécies tant.

Merci également à tous les membres de l'équipe RDLB qui m'ont soutenu, que j'ai croisés ou avec qui j'ai partagé de bons moments et discussions lors des nombreuses heures passées dans vos locaux.

Je remercie également ceux de Dijon (je ne vous ai jamais oubliés !), pour leur soutien et présence en ces débuts de thèse, et leur accueil chaleureux lors de mes retours bourguignons. Je remercie notamment **Adrien Quiles**, **Charly Jehan** (mes co-bureaux dijonnais !), **Chloé Laubu**, **Corentin Iltis** (et pour te répondre : non, Corentin (*the other one*) ne m'a pas trop mené la vie dure ;)), **Alexandre Bauer**, **Antoine Perrin**, **Marion Fayard**, **Maria Teixeira**, **Aude Balourdet**, **Thierry Rigaud**, **Yannick Moret**, **Rémi Wattier**. Un merci spécial à Adrien pour m'avoir souvent hébergée dans ton super appart quand je revenais, et pour ta passion pour les plantes. Un merci spécial à Chloé pour ton sourire, ton parcours inspirant, nos discussions et le clin d'œil à mes travaux dans une de tes chroniques. C'est à chaque fois un plaisir de tous vous retrouver ! Merci aussi à toute l'équipe de l'Expérimentarium, ce que vous faites est génial, et je garde de tellement bons souvenirs de ces moments passés à vos côtés.

Merci aussi à mes nouveaux collègues, en particulier ceux que j'ai eu l'occasion de croiser, pour leur soutien ces derniers mois.

Je remercie également tous mes proches, pour leur présence, fous rires, soutien et discussions. Je n'en serai certainement pas là sans eux. Vous m'avez notamment donné la force de rester optimiste dans cette année totalement folle qui vient de passer. Cette thèse, c'est un peu la vôtre aussi. Je vous souhaite à tous le meilleur, et je nous souhaite, et nous fais confiance, de toujours trouver la lumière, même dans ce contexte si particulier qui nous affecte tous différemment et avec plus ou moins d'intensité.

**Manon** et **Lucie**, les rescapées de cette coloc en or ! Manon, merci pour ta sérénité, pour ces skypes studieux, parfois jusqu'au bout de la nuit, à se motiver toutes les deux, et à refaire le monde. Lucie, merci pour toutes tes attentions et nos appels qui me font à chaque fois très plaisir. Merci à toutes les deux d'être toujours là, merci pour votre soutien infaillible, pour nos discussions, pour ces skypes sportifs (qui m'ont fait découvrir des muscles dont je ne soupçonnais pas l'existence) et ces skypes ludiques, et puis pour évidemment tout le reste, depuis plus de 6 ans maintenant, et pour tout ce qui nous attend. Merci à **Kurt** aussi évidemment, notamment pour m'avoir un peu accueillie dans votre vie confinée, pour tes apparitions derrière la caméra, et pour tes corrections d'anglais, même à 23h30...

**Nicolas**, après le « BOP », travailler de nouveau « à tes côtés » (merci skype !), se motiver (même jusqu'au bout de la nuit) et se soutenir ensemble pour ces derniers mois a vraiment été une chouette idée. Je pense que tu sais à quel point tu m'as aidée ces derniers mois, et je t'en remercie infiniment. Merci pour toutes nos discussions : les scientifiques (pas que sur nos thèses), et les autres. Merci aussi pour m'avoir fait rêver avec tes photos magnifiques de terrain et de modèles biologiques trop choux (et plus visibles que les miens). Je te souhaite de t'épanouir encore plus dans la vie qui t'attend. Merci également à **Solègne**, pour avoir supporté une deuxième doctorante en fin de thèse ces derniers mois, pour tes apparitions derrière la caméra, toujours souriante et pleine d'encouragements et de bonne humeur. Je vous souhaite tout plein de choses chouettes pour la suite ! A très bientôt je l'espère, et mon sac est prêt !

Je remercie **Flora**, tu es quoi, ma co-thésarde ? co-danseuse ? co-randonneuse ? Une amie sincère en tout cas. Merci pour nos discussions, ton soutien, la motivation, nos fou-rires, nos sorties Finlandaises ou autres, nos baignades matinales, pour tes explications de graphiques. A tous ces projets que l'on va pouvoir faire !

Je remercie également **Justine**, tout simplement pour absolument tout. J'ai hâte de découvrir ta nouvelle vie ! Merci à **Camille** pour tout (notamment pour toutes tes attentions, en particulier ce restaurant surprise à Marseille). Merci à **Clémentine**, notre amitié est quasi aussi longue que cette thèse et les quelques moments passés ne laissent présager que de bons moments à venir. Je te souhaite tout plein de bonnes expériences scientifiques et humaines au cours de ta thèse. Merci également à **Léa, Juliette, Laurie, Anika, Solenn, Fran, Javier, Diego**. Merci également à tous ceux de Vallau', pour leur bonne humeur, leur gentillesse et les bons moments partagés : **Thibaud, Mélodie, Alan** et tous les autres.

Je remercie également **Alexandra, Jérémy** et **Noah** pour les moments partagés et les randos qui m'ont fait découvrir la région, et pour avoir souvent accepté de garder le petit tigre. Merci également à **Éric, Mélanie** et **Zélie**, ainsi qu'à **Elodie, Ben, Elliott** et **Joschka**, pour les soirées. J'en garde de très bons souvenirs. Un merci particulier à Elodie pour son soutien et ses conseils, notamment dans ma nouvelle prise de poste. Merci à **Benoit** et **Raphaëlle**, pour les moments partagés, et les éponges et savons « zéro déchet » ;).

Je pense également à **Jean-François Germain**, qui m'a fait découvrir le monde de la recherche en entomologie. C'est également lui, le premier, qui m'a annoncé que j'avais été acceptée en thèse. J'aurais aimé qu'il puisse être là à ma soutenance.

Je ne remercierai jamais assez **Bastien**, qui a partagé ma vie, et m'a tellement soutenue durant ces deux premières années de thèse. Merci pour tout.

Merci à **Catherine, Jean-Philippe, Maxime**, et **Alice**, pour vos parcours inspirants, et pour vos gentils messages de soutien.

Merci à **Emmanuelle** et **Marie**, depuis 24 ans maintenant. Parce qu'il serait beaucoup trop long de tout écrire, et ça n'est pas non plus le moment, merci simplement d'être toujours là, en présentiel ou à l'autre bout du fil, que l'on soit séparées par 80 mètres ou par 13 000 km.

Merci à **Claudie** et **Didier**, pour leurs gentils messages et leur présence, depuis toujours. Je vous souhaite tout le meilleur dans votre nouveau chez vous. A **Florent** et **Olivier**, merci de toujours me faire rire. Un merci spécial à Florent pour avoir tenté (en vain) de me prévenir de ce qu'était l'aventure de la thèse...

Merci à ma famille pour leurs histoires de vie, et tout simplement parce qu'il.elle.s sont là.

Enfin, je souhaite remercier **mes parents**, qui, depuis 27 ans, me soutiennent (même si je n'ai pas fait des études de charpentier de marine comme le rêvait mon père) et m'inspirent. Un merci particulier à ma mère notamment pour la relecture minutieuse de ce manuscrit: *tusind tak Mor*. Merci à tous les deux de m'avoir toujours reprise quand je commençais par considérer quelque chose comme « impossible ». De m'avoir fait comprendre dès ma naissance qu'il existe un très grand nombre de choses à accomplir et vivre qui sont possibles. Et de m'avoir transmis bien

plus que ça encore, comme cette folle envie de Nature. C'est à vous que je souhaite dédier cette thèse.

# Table des matières

Liste des communications.....	1
<b>CHAPITRE I : Introduction générale .....</b>	<b>3</b>
I. La personnalité.....	5
II. La lutte biologique.....	14
III. <i>Trichogramma</i> comme modèle biologique d'intérêt.....	23
IV. Objectifs et plan de thèse .....	26
<b>CHAPITRE II : Différences comportementales interindividuelles chez <i>Trichogramma evanescens</i> et leur potentiel d'intégration dans les programmes d'amélioration génétique des agents de lutte biologique.....</b>	<b>31</b>
ARTICLE 1 : Consistent variations in personality traits and their potential for genetic improvement of biocontrol agents: <i>Trichogramma evanescens</i> as a case study. ....	34
<b>CHAPITRE III : Intérêt d'utiliser la personnalité pour prédire l'efficacité des agents de lutte biologique à contrôler les ravageurs en champ .....</b>	<b>61</b>
ARTICLE 2 : Interest of using personality traits rather than life-history traits to predict dispersion of field-released populations in the biocontrol agent <i>Trichogramma evanescens</i> . ....	64
Supplementary material: Development of 19 microsatellite markers of <i>Trichogramma evanescens</i> .....	91
<b>CHAPITRE IV : Discussion générale .....</b>	<b>99</b>
I. Rétrospective sur la mise au point de protocoles de mesure de la personnalité chez <i>Trichogramma evanescens</i> .....	103
II. Les traits de personnalité chez <i>Trichogramma evanescens</i> sont mesurables, en partie héritables et corrélés à des traits d'intérêt pour la lutte biologique mesurés en laboratoire.....	105
III. La personnalité chez <i>Trichogramma evanescens</i> influence la dispersion en champ .....	107
IV. Perspectives.....	109
Références bibliographiques.....	115



# Liste des communications

## Articles scientifiques :

### Article 1 (présenté dans le chapitre II) :

**Lartigue, S.**, Yalaoui, M., Belliard, J., Caravel, C., Jeandroz, L., Groussier, G., Calcagno, V., Louâpre, P., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Malausa, T. and Moreau, J. (2020). Consistent variations in personality traits and their potential for genetic improvement of biocontrol agents: *Trichogramma evanescens* as a case study. bioRxiv, 2020.08.21.257881, ver. 4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology. doi: <https://doi.org/10.1101/2020.08.21.257881>

### Article 2 (présenté dans le chapitre III) :

**Lartigue, S.**, Crochard, D., Lamy L., Kremmer L., Bosshard N., Philippo H., Tregoat-Bertrand L., Duraj C., Martinez-Rodriguez P., Frank B., Groussier G., Louâpre P., Dechaume-Moncharmont F-X, Moreau J. and Malausa, T. (2021). Interest of using personality traits rather than life-history traits to predict dispersion of field-released populations in the biocontrol agent *Trichogramma evanescens*. In preparation.

## Communications orales en congrès scientifiques :

**Lartigue S.**, Yalaoui M., Belliard J., Jeandroz L., Caravel C., Calcagno V., Dahirel M., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Moreau J., Malausa T. Intraspecific variability and heritability of personality traits in the micro-wasp *Trichogramma evanescens*. Présentation orale. The British Ecological Society Annual Meeting – Belfast, Royaume-Uni – 10-13 décembre 2019.

**Lartigue S.**, Yalaoui M., Belliard J., Jeandroz L., Caravel C., Calcagno V., Dahirel M., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Moreau J., Malausa T. Intraspecific variability and heritability of personality traits in the micro-wasp *Trichogramma evanescens*. Poster. The 2019 Congress of the European Society for Evolutionary Biology - Turku, Finlande – 19-24 août 2019.

**Lartigue S.**, Bequet-Rennes M., Yalaoui M., Belliard J., Vaisse S., Calcagno V., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Moreau J., Malausa T. Intérêts du phénotypage de la personnalité des hyménoptères du genre *Trichogramma* pour optimiser leur utilisation en biocontrôle. Présentation orale. Forum des Jeunes Chercheurs – Dijon, France – 13-14 juin 2019.

**Lartigue S.**, Bequet-Rennes M., Yalaoui M., Belliard J., Vaisse S., Calcagno V., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Moreau J., Malausa T. Intérêts du phénotypage de la personnalité des hyménoptères du genre *Trichogramma* pour optimiser leur utilisation en biocontrôle. Présentation orale. Séminaire FCPR – Dijon, France – 12 juin 2019.

**Lartigue S.**, Bequet-Rennes M., Yalaoui M., Belliard J., Vaïsse S., Calcagno V., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Moreau J., Malausa T. Intérêts du phénotypage de la personnalité des hyménoptères du genre *Trichogramma* pour optimiser leur utilisation en biocontrôle. Présentation orale. 41èmes journées des Entomophagistes – Juan-les-Pins, France – 27-29 mai 2019.

**Lartigue S.**, Bequet-Rennes M., Vaïsse S., Calcagno V., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Moreau J., Malausa T. Phenotyping personality traits in the micro-wasp *Trichogramma*: application to biocontrol. Présentation orale. Symposium SPE – Nice, France – 27-29 juin 2018.

**Lartigue S.**, Bequet-Rennes M., Vaïsse S., Calcagno V., Groussier G., Dechaume-Moncharmont F-X., Louâpre P., Malausa T., Moreau J. Phenotyping personality traits in the micro-wasp *Trichogramma*: application to biocontrol. Poster. Forum des Jeunes Chercheurs – Besançon, France – 14-15 juin 2018.

CHAPITRE I :  
Introduction générale



## **I. La personnalité**

### **I.1. Contexte et définitions**

Le terme de personnalité animale est utilisé pour désigner, au sein d'une même population, les différences comportementales entre les individus qui sont conservées (on peut également dire qu'elles sont « constantes » ou « stables ») au cours du temps et/ou des situations (Réale, Reader, Sol, McDougall, & Dingemans, 2007). Au cours du dernier siècle, ces variabilités comportementales interindividuelles ont principalement été étudiées chez l'espèce humaine dans le domaine de la psychologie (Gosling & John, 1999; Pervin & John, 1999). Les études comportementales sur les animaux non-humains se sont généralement focalisées sur les valeurs moyennes de traits comportementaux par espèce. Ce sont seulement au cours des 30 dernières années que les chercheurs en écologie et en évolution ont montré un intérêt croissant pour les différences entre les individus au sein des populations non-humaines, en ne les considérant plus comme un simple « bruit » autour de la valeur moyenne de la population. L'existence de telles différences comportementales stables entre les individus a aujourd'hui été mise en évidence chez un grand nombre d'espèces de mammifères, oiseaux, reptiles, poissons, amphibiens, mollusques et arthropodes (Bell, Hankison, & Laskowski, 2009; Dingemans, Kazem, Reale, & Wright, 2009; Gosling, 2001; Kralj-fiser & Schuett, 2014; Réale et al., 2007; Sih, Bell, & Johnson, 2004). Le nombre d'études et de données empiriques sur la personnalité chez les vertébrés est cependant beaucoup plus important que chez les invertébrés (en 2001, seulement 3 % des publications dans le domaine de la personnalité animale concernaient des invertébrés, et en 2013 cette valeur s'est élevée à 5%), alors que 98% des espèces animales appartiennent aux invertébrés (Gosling, 2001; Kralj-fiser & Schuett, 2014). L'attrait de l'étude de la personnalité chez les invertébrés a augmenté ces dernières années, et de nombreuses publications scientifiques soulignent l'importance et l'intérêt réel des invertébrés, et notamment des arthropodes, comme modèles biologiques pour étudier la personnalité et ses implications en écologie et évolution (cf. paragraphe I.3.) (Kralj-fiser & Schuett, 2014; Modlmeier, Keiser, Wright, Lichtenstein, & Pruitt, 2015). J'ai tenu dans cette introduction à prendre principalement des exemples chez des espèces d'arthropodes, plus particulièrement d'insectes, lorsque cela était possible. Les définitions, hypothèses et intérêts de la personnalité énoncés sont cependant valables chez les vertébrés comme chez les invertébrés.

Un individu peut se distinguer des autres en exprimant des traits comportementaux différents. La notion de personnalité s'intéresse plutôt aux variations de valeurs entre les individus sur un même trait comportemental. Par exemple, au sein d'une même population, certains individus peuvent être plus audacieux que d'autres, et ce quel que soit le contexte. On considère ainsi ici les différences de valeurs prises par les individus pour un trait comportemental donné : les individus se positionnent sur un continuum de valeurs d'audace, allant de peu audacieux (ou « timide ») à très audacieux (Reale & Dingemans, 2012). Chaque individu peut exprimer différentes valeurs pour un trait comportemental au cours de sa vie ou en fonction des environnements (on parle de plasticité phénotypique comportementale), mais son rang par rapport aux autres individus reste le même (Figure 1). Cela signifie que la personnalité exprimée par un individu n'a de sens que si elle est comparée à celles des autres individus au sein d'une même population (Dingemans et al., 2009; Réale et al., 2007; Sih et al., 2004).

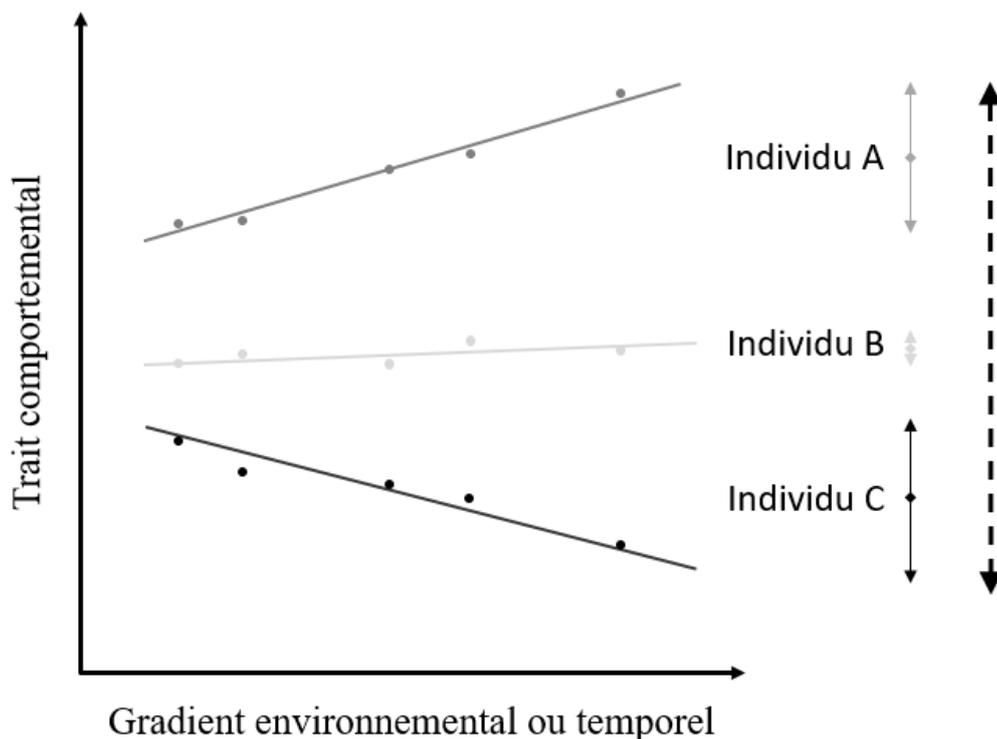


Figure 1: Illustration des différences comportementales interindividuelles constantes dans le temps ou selon les environnements. Les points représentent les mesures de comportement effectuées sur chaque individu (A en gris foncé, B en gris clair et C en noir) pour un environnement (ou temps) donné. Les doubles flèches en trait continu représentent les variations comportementales intra-individuelles, et la double-flèche en trait discontinu représente la variation comportementale totale observée au sein de la population (ou variation interindividuelle). Le comportement de chaque individu varie en fonction du gradient environnemental ou temporel (c'est la plasticité phénotypique comportementale). Cependant, les rangs entre les individus sont conservés : l'individu A présente

toujours des valeurs supérieures aux individus B et C, et l'individu C présente toujours des valeurs inférieures aux individus A et B (modifié d'après Dingemanse & Wolf, 2010; Laubu, 2018).

Reale et al. (2007) distinguent cinq principaux traits de personnalité. L'**audace** représente la réaction d'un individu à une situation risquée mais non nouvelle. L'**exploration** est définie comme la réaction d'un individu à une situation nouvelle. L'**activité** traduit le niveau général d'activité d'un individu. Enfin, dans un contexte plus social, l'**agressivité** correspond à une réaction agonistique d'un individu envers ses conspécifiques alors que la **sociabilité** renseigne sur la réaction d'un individu à la présence ou à l'absence de conspécifiques. De manière générale, ces traits de personnalité peuvent être corrélés entre eux, formant ainsi un syndrome comportemental (Sih et al., 2004). Par exemple, les traits liés à l'activité, l'audace et l'exploration sont très souvent corrélés entre eux, et constituent le syndrome « proactif-réactif » (Blight, Díaz-mariblanca, Cerdá, & Boulay, 2016; Koolhaas et al., 1999; Sih et al., 2004). Les individus varient ainsi au sein du continuum « proactif-réactif », avec à un extrême des individus les plus actifs, les plus audacieux et les plus explorateurs, et à l'autre les individus les moins actifs, les plus timides et les moins explorateurs. Cependant, la notion de syndrome comportemental peut être utilisée soit pour définir les corrélations entre deux ou plusieurs traits de personnalité, soit au même titre que le terme de personnalité (Reale & Dingemanse, 2012; Sih et al., 2004). Ainsi, Sih et al. (2004) parlent de syndrome comportemental pour le continuum « peu agressif-très agressif », qui correspond à une seule catégorie de personnalité (l'agressivité) et non pas à une corrélation entre plusieurs catégories.

## I.2. La notion de répétabilité pour mesurer la stabilité des différences interindividuelles

La répétabilité (notée aussi R) est l'indice utilisé pour quantifier la stabilité des différences entre les individus. La répétabilité correspond à la proportion de la variation phénotypique, observée au sein de la population, qui peut être attribuée aux variations entre les individus (Nakagawa & Schielzeth, 2010). Les valeurs de répétabilité sont comprises entre 0 et 1. Un trait a une répétabilité de 0 si les variations intra-individuelles sur ce trait sont aussi importantes que les variations interindividuelles dans une population (Figure 2.A). Un trait a une répétabilité proche de 1 si les variations intra-individuelles sont négligeables par rapport aux variations interindividuelles observées dans la population (exemple en Figure 1, pour un  $R > 0,5$ ). Ces cas extrêmes sont rarement observés dans des populations naturelles (Reale & Dingemanse, 2012). En effet, à l'issue de leur méta-analyse, Bell et al. (2009) ont estimé que la

valeur de répétabilité moyenne en personnalité animale se situe autour de 0,35 (illustration théorique pour un  $R < 0,5$  en Figure 2.B).

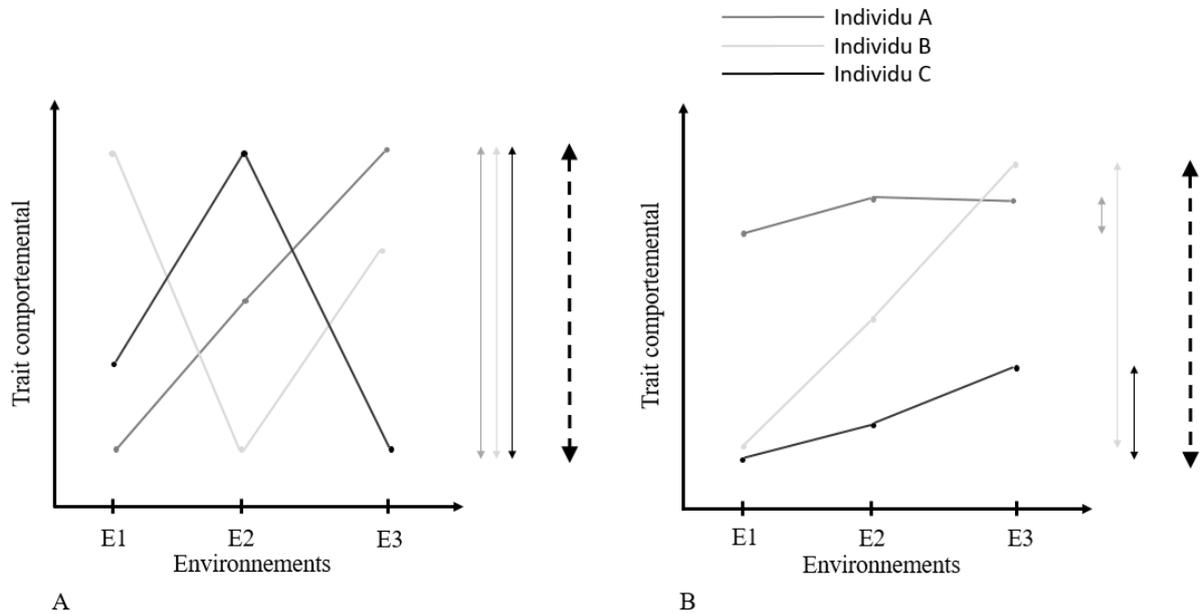


Figure 2 : Illustration de différentes variations comportementales intra-individuelles et inter-individuelles. Les points représentent les mesures de comportement effectuées pour trois individus représentés par trois couleurs (A en gris foncé, B en gris clair et C en noir) pour trois environnements (E1, E2, E3) différents. Les doubles flèches en trait continu représentent les variations comportementales intra-individuelles, et la double-flèche en trait discontinu représente la variation comportementale totale observée au sein de la population (ou variation interindividuelle). Dans la figure 2.A., les variations intra-individuelles sont aussi importantes que les variations interindividuelles dans la population (la répétabilité est proche de 0), le trait comportemental n'est donc pas un trait de personnalité. La figure 2.B. illustre probablement le mieux ce qui est observé dans les populations naturelles. On observe des différences comportementales interindividuelles stables (l'individu A a toujours des valeurs supérieures par rapport à l'individu C). Cependant, l'individu B présente des valeurs inférieures à celles de l'individu A dans les environnements E1 et E2, mais présente une valeur supérieure à l'individu A dans l'environnement E3. Les variabilités intra-individuelles diffèrent entre les individus et ne sont pas aussi importantes que la variabilité interindividuelle observée dans la population (la répétabilité est inférieure à 0,5) (modifié d'après Reale & Dingemans, 2012).

Afin d'estimer la variabilité intra-individuelle et donc la répétabilité d'un trait dans une population, au moins deux mesures pour le même trait sont nécessaires pour chaque individu. Le choix de l'intervalle de temps entre ces mesures implique la connaissance et la prise en compte des caractéristiques biologiques de l'espèce étudiée. En effet, un intervalle de temps trop court par rapport à la durée de vie de l'individu peut entraîner une mauvaise estimation de sa personnalité. Par exemple, chez les espèces qui défendent leur progéniture, l'agressivité des parents est plus élevée lors de la saison de reproduction. Ainsi, si les mesures de comportement sur ce genre d'individu sont réalisées uniquement pendant cette période clef, le score d'agressivité de l'individu sera alors surestimé (Réale & Dingemans, 2010). D'autres facteurs,

comme l'état de l'individu (la faim par exemple) ou des effets environnementaux non contrôlés, peuvent également compliquer l'interprétation des mesures de personnalité si ces dernières sont réalisées sur un intervalle de temps trop court par rapport à la durée de vie moyenne de l'espèce (Reale & Dingemanse, 2012).

### I.3. Implications des différences comportementales interindividuelles stables en écologie et évolution

Au-delà des mécanismes permettant de définir un trait de personnalité, les études concernant la personnalité se sont focalisées ces dernières décennies sur deux questions principales dans les domaines de l'écologie et de l'évolution. La première est de comprendre le maintien de ces différences interindividuelles au cours de l'évolution. La deuxième est de comprendre le rôle de la personnalité dans les processus évolutifs et écologiques (Dall, Houston, & McNamara, 2004; Reale & Dingemanse, 2012; Réale et al., 2007; van Ooers & Sinn, 2011).

#### *I.3.1. Le maintien des différences interindividuelles au cours de l'évolution*

Les variations comportementales entre les individus sont en partie déterminées génétiquement. En effet, il a été démontré que les traits de personnalité peuvent présenter un certain degré d'héritabilité (Dochtermann, Schwab, Anderson Berdal, Dalos, & Royauté, 2019; Stirling, Reale, & Roff, 2002). Par exemple, des parents agressifs donneraient naissance à des descendants globalement plus agressifs que ceux engendrés par des parents non agressifs. L'héritabilité moyenne des traits de personnalité animale est estimée à environ 0,24, d'après une récente méta-analyse (Dochtermann et al., 2019). Les traits de personnalité, puisque présentant une origine en partie génétique, peuvent donc être soumis au processus de la sélection naturelle. En l'absence de contrainte évolutive, le processus de sélection naturelle devrait sélectionner des valeurs « optimales » d'un trait (i.e. les valeurs du trait pour lesquelles le rapport des bénéfices sur les coûts en termes d'aptitude phénotypique – ou *fitness* – est le plus élevé dans un contexte donné), réduisant ainsi la variabilité de ce trait entre les individus d'une même population. Cependant, les individus d'une même population présentent des personnalités différentes : les études cherchent donc à comprendre les contraintes et les mécanismes évolutifs à l'origine de la conservation de ces différences entre les individus au cours des générations. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer le maintien de ces différences interindividuelles (Dingemanse & Wolf, 2010; Reale & Dingemanse, 2012).

Une des hypothèses repose sur le fait que de nombreuses études ont mis en évidence l'existence de corrélations entre les traits de personnalité et d'autres traits d'histoire de vie (Biro & Stamps, 2008, 2010; Réale, Garant, et al., 2010; Wolf & Weissing, 2012). Les traits de personnalité pourraient alors s'intégrer dans différentes stratégies d'histoire de vie (Wolf, Van Doorn, Leimar, & Weissing, 2007). Les théories de stratégies d'histoire de vie permettent de discriminer les espèces selon un continuum caractérisant la co-variation entre différents traits d'histoire de vie. Par exemple, le continuum « lent-rapide » permet de discriminer, à une extrémité, des espèces à durée de vie courte et à fort taux de reproduction (i.e. la stratégie « rapide ») et, à l'autre extrémité, des espèces à durée de vie longue et à plus faible taux de reproduction (i.e. la stratégie « lente ») (Gaillard et al., 1989; Jones et al., 2008). Les différences de stratégies d'histoire de vie seraient maintenues au cours de l'évolution par des processus de compromis évolutifs, comme l'allocation différentielle des ressources entre les traits (par exemple entre la reproduction et la longévité) (Flatt & Heyland, 2011). Une hypothèse plus récente, celle du syndrome de « rythme de vie » (ou syndrome du « *pace-of-life* »), reprend l'idée de l'existence de ce continuum « lent-rapide » pour y intégrer les variations des traits physiologiques (liés au métabolisme, aux hormones ou à l'immunité) (Ricklefs & Wikelski, 2002). Cette hypothèse a été étudiée et supportée à l'échelle inter-spécifique comme à l'échelle intra-spécifique (voir par exemple Wiersma, Muñoz-Garcia, Walker, & Williams, 2007; Wikelski, Spinney, Schelsky, Scheuerlein, & Gwinner, 2003), et de nombreuses études ont suggéré l'intégration des traits comportementaux et notamment des traits de personnalité dans l'hypothèse de l'existence d'un syndrome de « rythme de vie » (Réale, Garant, et al., 2010; Ricklefs & Wikelski, 2002; Stamps, 2007). Les traits de personnalité seraient corrélés à des traits morphologiques, physiologiques et à d'autres traits d'histoire de vie, formant ainsi un continuum de rythmes de vie « lents » à « rapides », le long duquel chaque individu pourrait être positionné. Ainsi, les individus les plus agressifs et les plus audacieux seraient également les plus rapides dans l'acquisition des ressources, auraient un taux de croissance plus rapide mais vivraient moins longtemps. A l'inverse, les individus les moins agressifs et les plus timides seraient plus sociables, auraient un taux de croissance plus lent et vivraient plus longtemps (Dammhahn, Dingemanse, Niemelä, & Réale, 2018; Réale, Garant, et al., 2010). Cette hypothèse du syndrome de « rythme de vie » incluant les traits de personnalité a été étudiée au cours des dix dernières années chez un large panel d'espèces, y compris des arthropodes. Pour de nombreuses espèces, les prédictions de cette hypothèse ont été vérifiées. Par exemple, chez l'araignée *Dolomedes triton*, les individus les plus audacieux et les plus agressifs sont ceux qui présentent un taux de croissance plus rapide, sont plus rapides dans l'acquisition de ressources,

ont une plus grande fécondité et une plus grande taille, par rapport aux individus plus timides et moins agressifs (Johnson & Sih, 2005). Chez le ténébrion *Tenebrio molitor*, les femelles qui adoptent des comportements plus risqués (i.e. les plus audacieuses) sont celles qui ont un plus grand nombre de descendants (Monceau et al., 2017). Chez l'agrion à fer de lance *Coenagrion hastulatum*, les individus les plus actifs ont un plus fort taux de mortalité (Brodin & Johansson, 2004). Cependant, si les résultats de ces études, et bien d'autres non mentionnées ici, semblent valider l'hypothèse de l'existence d'un tel syndrome de « rythme de vie », d'autres études n'ont pas pu vérifier ces hypothèses, comme le soulignent les résultats d'une méta-analyse publiée en 2018 par Royauté et ses collaborateurs. Il semble d'ailleurs que cette hypothèse soit davantage vérifiée chez les invertébrés que chez les vertébrés (Royauté, Berdal, Garrison, & Dochtermann, 2018). Au vu des études disponibles, l'hypothèse de l'existence du syndrome de « rythme de vie » est actuellement débattue et nécessite davantage d'investigations (Dammhahn et al., 2018; Montiglio, Dammhahn, Dubuc Messier, & Réale, 2018; Royauté et al., 2018).

Une seconde hypothèse pour expliquer le maintien de ces différences entre les individus repose sur le fait que les pressions environnementales sont variables au cours du temps et dans l'espace. Ainsi, un type de personnalité qui serait optimal et donc potentiellement sélectionné dans un environnement donné (abondance de nourriture, présence de prédateurs, etc.) ne le serait pas dans un autre environnement (nourriture rare, absence de prédateurs, etc.). Par exemple, chez le coléoptère *Phaedon cochleariae*, les individus élevés avec de la nourriture de basse qualité sont plus audacieux que les individus élevés avec de la nourriture de haute qualité (Tremmel & Müller, 2013). Pour ces individus, être plus audacieux leur permettrait d'augmenter leurs capacités à trouver de la nourriture.

Une troisième hypothèse pour expliquer le maintien de ces différences interindividuelles au sein d'une population concerne les mécanismes de sélection fréquence-dépendante négative (Reale & Dingemanse, 2012; Wolf & Weissing, 2010). Par exemple, les individus agressifs seraient avantagés dans une population avec une majorité d'individus non agressifs, mais l'avantage d'être agressif serait diminué dans une population où le trait de personnalité majoritaire serait l'agressivité. Le maintien dans une population d'un mélange d'individus agressifs et non-agressifs par sélection fréquence-dépendante négative est par exemple suggéré par les résultats de Kralj-Fišer et Schneider (2012) chez l'araignée *Larinioides sclopetarius*.

### *I.3.2. Importance de l'étude de la personnalité dans les recherches en écologie*

Ces dernières années, un nombre croissant de recherches en écologie (et évolution) qui intègrent la personnalité animale (jusqu'alors largement négligée) suggèrent et soulignent le rôle de la personnalité dans les interactions entre les espèces et entre les individus d'une même espèce, le mouvement entre les habitats (dispersion, invasions) et au sein des habitats (distribution des individus dans l'espace) et plus généralement dans les réponses des organismes aux variations environnementales (changements d'habitats, quantités de ressources disponibles, présence ou absence de prédateurs, etc.) (Wolf & Weissing, 2012). L'étude de ces variations comportementales interindividuelles structurées (puisqu'elles sont stables au cours du temps et des situations) permettrait de mieux comprendre les processus écologiques sous-jacents au fonctionnement des écosystèmes. En effet, de nombreuses études ont désormais montré que la personnalité influe sur la densité d'une population, les processus d'invasions biologiques, la dispersion, la sélection des habitats, les interactions inter-spécifiques (comme les relations proies-prédateurs ou hôtes-parasites), les stratégies d'histoires de vie, la recherche de nourriture, les interactions sociales, les stratégies d'accouplement, le comportement parental, etc. (Carere & Gherardi, 2013; Kralj-fiser & Schuett, 2014; Modlmeier et al., 2015; Sih, Cote, Evans, Fogarty, & Pruitt, 2012; Wolf & Weissing, 2012). La relation entre les traits de personnalité et ces différents processus écologiques a été étudiée pour une grande diversité de modèles biologiques. Par exemple, en se focalisant uniquement sur les arthropodes, chez l'hémiptère *Pyrrhocoris apterus*, communément appelé gendarme, les individus qui dispersent le plus loin sont également les plus audacieux et les plus explorateurs (Gyuris, Feró, Tartally, & Barta, 2011). Chez l'araignée *Larinioides sclopetarius*, les mâles agressifs s'accouplent principalement avec des femelles agressives, et les mâles non-agressifs s'accouplent principalement avec des femelles non-agressives (Kralj-Fišer, Sanguino Mostajo, Preik, Pekár, & Schneider, 2013).

Même si, par définition, l'étude de la personnalité se fait à l'échelle intra-populationnelle en comparant les individus entre eux, la comparaison entre les populations et/ou les espèces selon leurs types de personnalité moyens et leurs différences de variabilité de personnalité peut fournir des informations importantes et fondamentales pour mieux comprendre les processus évolutifs et/ou écologiques (Reale & Dingemanse, 2012; Réale et al., 2007). En effet, les différences de variabilité interindividuelles des traits de personnalité au sein des populations peuvent jouer un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes. Il a par exemple été démontré qu'une population présentant une grande variabilité de types de personnalité serait

plus résiliente lors de changements environnementaux, puisqu'il y a davantage de chances qu'elle possède le type de personnalité le mieux adapté à ce nouvel environnement (Réale, Dingemanse, Kazem, & Wright, 2010; Réale et al., 2007; Wolf & Weissing, 2012). La possibilité de l'étude des différences de structures des populations selon leurs types de personnalité est un point important à considérer dans les domaines de l'écologie appliquée. En effet, les programmes de conservation des espèces en danger et de contrôle de populations d'espèces considérées comme nuisibles reposent notamment sur la sélection d'espèces et/ou de populations d'organismes présentant des caractéristiques recherchées, mais plus rarement sur la sélection d'individus. Chez les arthropodes, cette sélection individuelle peut rencontrer d'ailleurs des problèmes de faisabilité du fait de la biologie de ces espèces (organismes de petites tailles, cycles de vie courts, fragilité face à la manipulation, etc.). Ainsi, chez les espèces d'arthropodes notamment, il peut être plus facile de sélectionner des populations plutôt que des individus selon leurs types de personnalité.

Ainsi, l'intérêt récent porté sur les différences comportementales entre les individus animaux non-humains a entraîné un nombre croissant d'études à ce sujet, et a permis de mettre en évidence que ces différences sont structurées au cours du temps et des situations, peuvent être héréditaires, et ont de nombreuses implications clés à différents niveaux dans les processus évolutifs et écologiques. En effet, ces variations comportementales interindividuelles stables au cours du temps et des situations, ou personnalité, peuvent notamment (i) s'intégrer dans différentes stratégies d'histoire de vie car corrélées à des traits d'histoire de vie et des traits physiologiques, (ii) jouer un rôle dans la dispersion et la distribution des espèces dans l'espace, (iii) jouer un rôle dans les interactions inter-spécifiques et intra-spécifiques, et plus largement (iv) constituer une dimension importante de la biodiversité en influant sur la stabilité, la résilience et la persistance des populations, communautés et/ou écosystèmes (Wolf & Weissing, 2012). Au vu de leurs nombreuses implications en écologie, la prise en compte de la personnalité dans les programmes de gestion des écosystèmes, de la biodiversité et de protection des cultures est une prise prometteuse et de nombreuses fois suggérée (Bolnick et al., 2011; Eisele & Meyhöfer, 2014; Michalko, Pekár, & Entling, 2019; Modlmeier et al., 2015; Réale, Dingemanse, et al., 2010; Sih et al., 2012). Cette piste relativement nouvelle a jusque-là été largement négligée (voir toutefois Charalabidis, 2017; Royauté, Buddle, & Vincent, 2015) alors qu'elle apparaît comme étant très stimulante d'un point de vue intellectuel et de ses implications potentielles. Une recherche bibliographique montre en effet que les études présentant des données empiriques permettant de démontrer le réel intérêt d'intégrer la personnalité dans de

tels programmes de biologie de la conservation et de la gestion des écosystèmes sont rares. C'est notamment le cas pour le domaine de la lutte biologique, dans lequel l'amélioration des programmes de sélection des organismes utilisés pour contrôler les populations de ravageurs est nécessaire. Les méthodes récentes et en développement proposées pour améliorer la sélection de tels organismes reposent notamment sur la prise en compte des variations intra-spécifiques (Kruitwagen, Beukeboom, & Wertheim, 2018), et la personnalité constitue une piste nouvelle et très prometteuse dans ce contexte (Bolnick et al., 2011; Michalko et al., 2019).

## **II. La lutte biologique**

### **II.1. Contexte, définitions, biocontrôle et lutte biologique**

L'agriculture moderne a pour but d'assurer la sécurité alimentaire de la population tout en limitant son impact sur l'environnement et la santé humaine (Godfray et al., 2010). Les objectifs de production sont élevés du fait du taux de croissance de la population mondiale : elle est estimée à 9,8 milliards de personnes en 2050 (Food and Agriculture Organization, 2010), soit 25% de plus qu'actuellement. Afin d'atteindre ces objectifs de production, les pratiques agricoles conventionnelles utilisent des produits phytosanitaires de synthèse, afin de lutter contre les ravageurs de cultures (Oerke, 2006). L'utilisation de ces produits phytosanitaires de synthèse est de plus en plus remise en question de par leurs conséquences néfastes sur l'environnement et la santé humaine (Bourguet & Guillemaud, 2016; Mostafalou & Abdollahi, 2013). Ces dernières décennies ont ainsi connu l'essor de méthodes alternatives plus respectueuses de l'environnement pour lutter contre les ravageurs des cultures (Jourdeuil, Grison, & Fraval, 1991; Suty, 2010). Le développement de ces méthodes alternatives est soutenu à l'échelle nationale (*e.g.* Plan Ecophyto II+ (Ministère de la transition écologique et solidaire, 2018)) et à l'échelle internationale (UIPP, 2014; van Lenteren, 2012), et est au premier plan des recherches en agroécologie. Une attention croissante est notamment portée sur les méthodes de biocontrôle (Fauvergue et al., 2020; van Lenteren, 2012).

En France, le terme de « biocontrôle » est récent et désigne l'utilisation d'organismes vivants (macroorganismes et microorganismes) ou de produits impliquant des mécanismes naturels, comme les médiateurs chimiques et les substances naturelles, pour lutter contre les ravageurs des cultures (cf. définition officielle des produits de biocontrôle à l'article L. 253-6 du Code rural et de la pêche maritime, modifié par l'article 50 de la loi n° 2014-1170). En anglais cependant, le terme *biocontrol* ou *biological control* est utilisé pour décrire l'utilisation d'organismes vivants pour contrôler les populations de ravageurs et réduire leurs dégâts sur les

cultures (Eilenberg, Hajek, & Lomer, 2001). Cette dernière définition s'apparente à celle du terme de « lutte biologique » en français, une composante majeure et la plus ancienne du biocontrôle qui n'inclut pas les substances naturelles (comme l'utilisation du soufre contre l'oïdium) (Fauvergue et al., 2020). Ma thèse se focalise sur les méthodes de lutte contre les ravageurs via l'utilisation de macroorganismes, et repose principalement sur les définitions et publications internationales liées au terme anglais *biological control*. Le terme « lutte biologique » est donc utilisé dans la suite de ce manuscrit et s'appuie sur la définition de Eilenberg et al. (2001).

Les organismes vivants utilisés dans le cadre de la lutte biologique sont appelés agents de lutte biologique et peuvent être des prédateurs, des parasitoïdes, des pathogènes ou des compétiteurs (Eilenberg et al., 2001; International Plant Protection Convention, 1996). Ces agents de lutte biologique peuvent être utilisés dans trois types de lutte biologique : (1) la lutte biologique classique, (2) la lutte biologique par conservation et (3) la lutte biologique par augmentation (van Lenteren, 2012). La lutte biologique classique consiste en l'introduction et l'établissement sur le long terme d'un ennemi naturel non-autochtone qui a souvent co-évolué avec le ravageur invasif non-autochtone visé (Eilenberg et al., 2001). La lutte biologique par conservation consiste à favoriser le développement d'agents de lutte biologique déjà présents dans l'agrosystème, via la mise en place d'habitats ou de ressources alternatives (présence de haies autour des parcelles par exemple) (Eilenberg et al., 2001; Landis, Wratten, & Gurr, 2000). La lutte biologique par augmentation repose sur les lâchers d'ennemis naturels déjà présents dans les agrosystèmes mais en densités insuffisantes pour contrôler les populations de ravageurs (van Lenteren, 2012).

L'efficacité des espèces utilisées en tant qu'agent de lutte biologique pour contrôler les ravageurs des cultures et réduire leur impact négatif sur les rendements est variable (Collier & Van Steenwyk, 2004). De plus, du fait de l'importance économique croissante de la lutte biologique, la demande des agents de lutte biologique est elle aussi croissante (Lommen, Jong, & Pannebakker, 2017; van Lenteren, 2012; van Lenteren, Bolckmans, Köhl, Ravensberg, & Urbaneja, 2018). Cependant, de moins en moins d'espèces non-autochtones sont disponibles du fait des législations pour limiter les impacts environnementaux négatifs de l'introduction d'un organisme exotique dans un agroécosystème (Cock et al., 2010; Lommen et al., 2017). Il y a donc une nécessité d'améliorer la sélection et l'utilisation des agents de lutte biologique déjà existants (Leung et al., 2020).

## II.2. La sélection des agents de lutte biologique : objectifs, état de l'art et limites

### *II.2.1. Les objectifs de la sélection des agents de lutte biologique*

La lutte biologique classique et la lutte biologique par augmentation reposent tous deux sur le choix, l'élevage et le lâcher de populations d'agents de lutte biologique pour contrôler les ravageurs ciblés (Figure 3). Le choix des agents de lutte biologique est une étape cruciale et dépend des critères suivants : (i) les capacités de l'agent de lutte à contrôler les populations de ravageurs dans le champ, (ii) leur capacité à s'acclimater dans l'environnement de lâcher, (iii) son impact sur la biodiversité locale et (iv) la possibilité d'élever en masse cet agent de lutte et de le stocker dans des conditions industrielles (Briese, 2000; Kruitwagen et al., 2018; Sforza, 2010). Le choix de ces agents de lutte se fait généralement par une étape de phénotypage de traits correspondant à un ou plusieurs critères listés ci-dessus. Ces méthodes de phénotypage sont également importantes pour effectuer des contrôles qualité au cours des différentes étapes d'un programme de lutte biologique (Kruitwagen et al., 2018; Lommen et al., 2017).

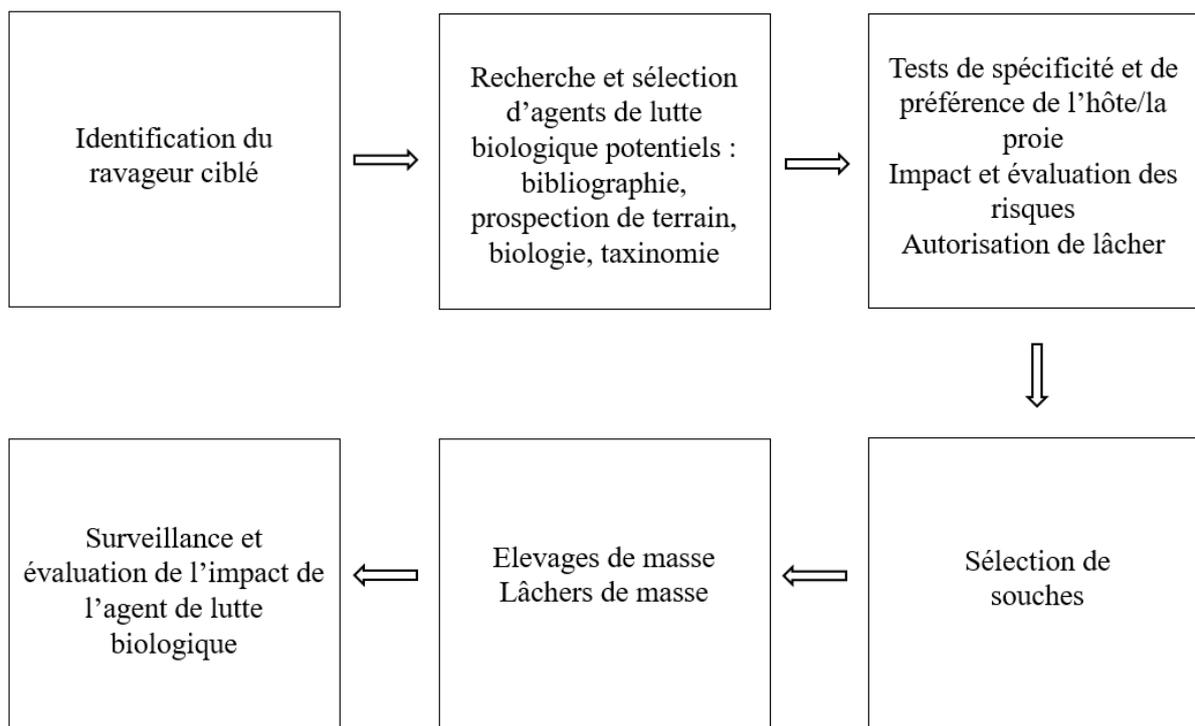


Figure 3 : Les différentes étapes d'un programme de lutte biologique classique ou par augmentation, (d'après Briese, 2000; Sforza, 2010).

### *II.2.2. Les traits classiquement utilisés pour sélectionner les agents de lutte biologique*

Parmi les traits classiquement utilisés dans le choix des agents de lutte biologique pour avoir une estimation de l'efficacité des agents sur le terrain, certains traits sont directement liés à l'élimination des ravageurs, comme les taux de prédation ou de parasitisme ou la préférence

de proies ou hôtes cibles (les ravageurs) (Hopper, Roush, & Powell, 1993a; Roitberg, Boivin, & Vet, 2001; Smith, 1996; Zboralski, Vilarelle, Colombel, Tabone, & Vercken, 2016). D'autres traits sont moins axés sur l'élimination directe des ravageurs et davantage en relation avec le contrôle sur le long terme. Ainsi, la taille, le temps de développement, la longévité et les capacités de dispersion sont par exemple comparés, mais aussi les capacités d'accouplement, la fécondité et la survie de la descendance, qui peuvent influencer sur le nombre d'agents de lutte présents au champ dans la durée (Hopper et al., 1993a; Roitberg et al., 2001; Smith, 1996; Zboralski et al., 2016). Dans le cas de la lutte biologique par augmentation en utilisant des parasitoïdes comme agents de lutte, les traits qui sont particulièrement privilégiés sont une fécondité et un taux d'émergence importants, une forte longévité des individus, une préférence marquée pour les espèces de ravageurs ciblées, ainsi que le sex-ratio, afin de sélectionner des populations présentant un pourcentage de femelles élevé (Roitberg et al., 2001; Smith, 1996). Des traits renseignant la survie face aux conditions environnementales sont également étudiés, comme la tolérance aux températures et la résistance aux insecticides (Hopper et al., 1993a). De plus, la sélection d'un agent de lutte s'appuie sur des traits avantageux pour les élevages de masse. Parmi ces traits, le sex-ratio est observé (plus le nombre de femelles est important, plus la productivité de l'élevage est grande), ainsi que le développement de la descendance, l'acceptation des proies ou des hôtes de substitution et la diapause, qui permet de stocker les individus et d'arrêter les élevages ou de stocker des individus pendant la période hivernale (Roitberg et al., 2001; Zboralski et al., 2016). Ces traits renseignent par ailleurs sur l'adaptation et la résistance aux procédures de stockage et aux conditions d'élevage. D'un point de vue écologique et évolutif, tous les traits cités sont corrélés à la *fitness* des organismes (ou *fitness* en anglais), c'est à dire leur capacité à produire une descendance viable et féconde (Roitberg et al., 2001). Ces traits sont donc ce que l'on appelle des «proxies» de la *fitness*.

### *II.2.3. Les limites des programmes actuels de sélection d'agents de lutte biologique*

Fonder le choix des agents de lutte biologique sur le phénotypage de ces traits d'intérêts pour la lutte biologique présente de nombreuses limites, et son intérêt réel pour prédire l'efficacité des agents de lutte biologique (dans les élevages de masse ou sur le terrain) continue d'être débattu (Lommen et al., 2017; Roitberg et al., 2001). En effet, la mesure de l'efficacité de prédation/parasitisme et la sélection des agents de lutte biologique se fait habituellement en laboratoire, dans des conditions optimales rarement rencontrées en champ (température, humidité, densité de population, quantité et accessibilité des proies/hôtes, absence d'ennemis naturels, peu ou pas de compétition) (Casas, Swarbrick, & Murdoch, 2004; Roitberg et al.,

2001). Il n'est donc pas assuré que les agents qui semblent les plus efficaces en laboratoire présentent la même efficacité en champ. De plus, les traits intéressants pour l'efficacité en champ peuvent être des traits problématiques pour les élevages de masse (Smith, 1996). Par exemple, des agents de lutte spécialistes présenteront des difficultés pour l'élevage à partir d'hôtes ou de proies de substitution. En outre, même si certains proxies de la *fitness* (la taille, la fécondité ou les capacités d'accouplement) sont plus fréquemment utilisés que d'autres, aucun n'est idéal dans toutes les situations. En effet, de nombreux facteurs (notamment la biologie et l'écologie des espèces) influencent le lien entre ces traits et la *fitness* réelle (Roitberg et al., 2001), et la connaissance de ces facteurs est difficilement disponible. De plus, même si ces différents proxies sont liés entre eux, les amplitudes de leur variation ne sont pas égales face à un changement de situation. Ainsi, pour le même changement environnemental, un agent peut exprimer une très forte diminution de sa valeur pour un trait mais une diminution beaucoup plus faible pour un autre trait. Cela souligne la nécessité d'étudier plusieurs traits différents pour approximer la *fitness* (Roitberg et al., 2001). Roitberg et al. concluent cependant que la mesure de plusieurs traits nécessite de connaître la contribution de chaque trait à la *fitness*. Ces données n'étant disponibles que chez très peu d'espèces, il est difficile d'approcher la *fitness* réelle et donc de pouvoir comparer les populations à partir de ces traits.

Malgré les sélections d'agent de lutte biologique déjà réalisées selon les traits cités jusqu'ici, l'efficacité des programmes de lutte biologique reste variable (Lommen et al., 2017; Plecas et al., 2014; Raymond, Ortiz-martínez, & Lavandero, 2015; Roitberg et al., 2001; Thiéry, Delbac, Villemant, & Moreau, 2011). L'un des objectifs des recherches actuelles est de mieux comprendre la biologie et l'écologie de ces agents afin d'optimiser leur utilisation dans les agroécosystèmes, en s'appuyant notamment sur des études de comportement (Roitberg, 2007; Wajnberg, Roitberg, & Boivin, 2016). En effet, les stratégies comportementales développées par les agents de lutte biologique lors de la recherche et l'exploitation des ravageurs ne sont que trop rarement pris en compte, et se limitent bien souvent à des tests rudimentaires de préférence pour une espèce de plante hôte, ou à des mesures de dispersion (Best, Beegle, Owens, & Ortiz, 1981; Marohasy, 1998). Les capacités effectives des agents de lutte biologique sur le terrain ne sont donc actuellement pas évaluées de façon satisfaisante, alors qu'elles constituent très probablement un facteur clé de l'efficacité et du rapport coût-bénéfice des produits (ou agents) de lutte biologique.

## II.2. L'utilisation des traits comportementaux pour sélectionner les agents de lutte biologique

### *II.2.1. Pourquoi s'intéresser à l'étude du comportement des agents de lutte biologique ?*

Ces dernières décennies, le concept d'écologie comportementale a émergé dans les recherches concernant la lutte biologique (Boivin, Fauvergue, & Wajnberg, 2004; Kapranas & Tena, 2015; Roitberg, 2007; J. Waage, 1990; Wajnberg, Bernstein, & Alphen, 2008). Ce concept vise à comprendre les comportements pouvant être développés par les individus dans différentes situations environnementales afin de maximiser leur *fitness* (Godfray, 1994; Stephens & Krebs, 1986; van Baalen & Hemerik, 2008). Cependant, les stratégies comportementales optimales sélectionnées et permettant de maximiser la *fitness* des agents de lutte ne sont pas forcément les mêmes que les stratégies optimales pour l'efficacité de la lutte biologique. De meilleures connaissances sur ces comportements sont donc nécessaires, afin de pouvoir les utiliser pour permettre d'améliorer les programmes de lutte biologique en optimisant la sélection des espèces et des populations d'agents de lutte (Wajnberg, 2009). C'est pourquoi de nombreuses études s'intéressent aux mécanismes impliqués dans les différents traits comportementaux liés à la capacité des agents à contrôler les populations de ravageurs, ainsi que les facteurs induisant la variabilité de ces comportements (J. Waage, 1990; Wajnberg et al., 2016).

Les recherches se focalisent notamment sur les comportements de recherche de proies ou d'hôtes (Giunti et al., 2015; Godfray, 2016; Wajnberg et al., 2016). Chez les prédateurs, ces comportements influencent de manière indirecte la *fitness* en augmentant la longévité, la survie et la fécondité par exemple. Dans le cas des parasitoïdes, le comportement de recherche d'hôtes est directement lié à la *fitness* : si le comportement de recherche d'hôte d'une femelle l'amène à parasiter de nombreux hôtes, alors elle verra son nombre de descendants augmenter, et par conséquent sa *fitness* (Godfray, 1994). Ainsi, l'efficacité du contrôle des ravageurs dépend des décisions comportementales prises par les parasitoïdes (Mills & Wajnberg, 2008). C'est pourquoi le comportement a été particulièrement étudié chez les parasitoïdes. Les exemples détaillés ci-après seront donc essentiellement fondés sur l'étude du comportement des parasitoïdes.

### *II.2.2. Les traits comportementaux étudiés*

Des outils théoriques et analytiques ont été développés afin de pouvoir déterminer et comparer les décisions prises dans plusieurs situations environnementales différentes, et ainsi

de choisir la meilleure espèce et/ou population, et les meilleures tactiques d'élevages de masse et de lâchers sur le terrain (Wajnberg, 2009; Wajnberg et al., 2016). Des modèles d'optimalité ont été réalisés, en particulier sur cinq traits comportementaux ayant un rôle important dans la recherche d'hôte : le temps de résidence optimal dans les agrégats d'hôtes, la taille de ponte optimale, le sex-ratio optimal, les stratégies optimales de marquage suite au parasitisme et le choix du régime optimal (Boivin et al., 2004; Mills & Wajnberg, 2008; Wajnberg, 2009; Wajnberg & Cristiana, 1999; Wajnberg et al., 2016).

Dans les champs, les ravageurs sont répartis dans des agrégats irréguliers dans l'espace (Godfray, 1994; van Alphen & Bernstein, 2008), et les femelles ont une durée de vie courte en comparaison au nombre total d'œufs dont elles ont la capacité de pondre (Nelson & Roitberg, 1995). C'est pourquoi l'allocation du temps passé dans chaque agrégat d'hôtes peut avoir un impact très important sur le succès reproducteur des parasitoïdes (Wajnberg & Cristiana, 1999), et fait l'objet de nombreuses études (Alphen, Bernstein, & Driessen, 2003; Boivin et al., 2004; van Alphen & Bernstein, 2008). Il s'avère que les stratégies développées par les femelles parasitoïdes lors de la recherche d'hôtes et celles pouvant être utilisés dans les programmes de lutte diffèrent. En effet, les femelles quittent souvent un agrégat d'hôtes avant que tous les hôtes ne soient parasités (Boivin et al., 2004). Ainsi l'objectif dans les programmes de lutte sera d'augmenter le temps de résidence des femelles dans les agrégats pour diminuer au maximum le nombre d'hôtes non-parasités, pouvant par la suite causer des dommages sur les cultures. Pour cela, une sélection des espèces présentant de fortes capacités de discrimination des hôtes sains et parasités peut-être réalisée, puisqu'il a été montré qu'une faible capacité de discrimination entraîne un temps de résidence dans les agrégats plus court (Wajnberg et al., 2016).

Le même type de réflexion a été mené pour les quatre autres traits comportementaux clés cités. L'étude de la taille optimale de ponte donne des informations sur les densités d'hôtes qu'il faudrait dans les élevages de masse pour éviter le super-parasitisme (le fait de pondre dans un hôte déjà parasité) et donc d'augmenter la production des élevages. Sur le terrain, la stratégie retenue est de lâcher des individus favorisant des petites tailles de ponte sur un nombre important d'hôtes, le but étant de maximiser le nombre d'hôtes ravageurs tués par oviposition (Godfray, 1994; Wajnberg, 2009; Wajnberg et al., 2016). En ce qui concerne le sex-ratio optimal, l'objectif dans tous les types de programmes de lutte biologique et dans les élevages de masse est d'augmenter la proportion de femelles. Or, chez beaucoup d'espèces d'hyménoptères parasitoïdes utilisés en lutte biologique, la reproduction se fait par

parthénogenèse arrhénotoque : en l'absence de fécondation de la femelle, sa descendance est mâle et haploïde, et avec fécondation, la descendance sera composée de femelles diploïdes (Heimpel & de Boer, 2008). Il s'agit donc dans ce cas d'éviter dans les élevages de masse la compétition entre les femelles qui entraînerait une augmentation de la production de mâles (Wajnberg et al., 2016). Par ailleurs, une fois l'hôte parasité, les femelles déposent des phéromones de marquage afin de les distinguer (Roitberg & Mangel, 1988). En prenant appui sur ce comportement, des techniques dans les programmes de lutte peuvent permettre de maîtriser la distribution des attaques des parasitoïdes au sein des populations de ravageurs. Par exemple, des stratégies comme l'utilisation des phéromones de marquage pour augmenter la dispersion des parasitoïdes entre les agrégats d'hôtes peuvent être mises en place (Wajnberg et al., 2016). Enfin, les hôtes ou les ressources varient en quantité et en qualité dans l'environnement. Les ennemis naturels présentent plusieurs stratégies optimales de régime : ils peuvent ne choisir que des hôtes de très bonne qualité (régime spécialiste) ou choisir tous les hôtes rencontrés (régime généraliste). Or, il a été démontré que plus le temps de trajet entre deux agrégats d'hôtes est important, plus l'individu tend vers un régime généraliste. Ainsi, selon les objectifs du programme de lutte biologique, il s'agit de diminuer ce temps de trajet en multipliant et dispersant le nombre de lâchers par parcelle, notamment si la proportion d'hôtes de qualité médiocre est forte (Wajnberg et al., 2016).

Comprendre les processus de décisions des individus utilisés comme agents de lutte biologique et favoriser les stratégies optimales de comportement peut permettre d'augmenter le rendement des élevages et l'efficacité des agents sur le terrain. Les modèles optimaux renseignent sur les différents comportements adoptés par les ennemis naturels dans différentes situations et proposent des techniques de manipulation afin d'adapter les comportements aux objectifs des programmes de lutte biologique. Ces modèles peuvent être utiles pour tous les types de lutte biologique (Mills & Wajnberg, 2008). Cependant, ils sont pour l'instant très peu intégrés dans les programmes de lutte biologique (Wajnberg et al., 2016).

### *II.2.3. Limites des études actuellement réalisées et la piste prometteuse de la prise en compte de la variabilité intra-spécifique*

Cinq modèles optimaux sur cinq traits comportementaux ont été présentés dans le paragraphe précédent. Il en existe d'autres, et chacun d'entre eux peut donner des résultats pour prévoir un comportement dans une situation donnée. Cependant, les résultats issus de plusieurs modèles peuvent être contradictoires entre eux, et ne fournissent donc pas de réponse générale

qui est nécessaire et attendue pour les programmes de lutte biologique. Ces modèles sont donc actuellement peu pris en compte dans ces programmes (van Baalen & Hemerik, 2008; Wajnberg et al., 2016). Les études pour développer l'intégration des traits comportementaux dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique ainsi que pour vérifier le lien entre ces traits comportementaux et l'efficacité réelle de ces agents sur le terrain sont très rares (Mills & Kean, 2010).

En outre, les études actuellement réalisées sur le comportement des agents de lutte biologique présentent des limites majeures. La première limite est le manque de diversité de traits comportementaux étudiés pour améliorer l'utilisation des agents de lutte biologique. En effet, les études sur le sujet se sont focalisées sur des comportements de recherche de nourriture ou d'hôtes, et les études et méthodes développées pour mesurer d'autres comportements sont rares. La deuxième limite majeure est l'absence de prise en compte de la variation au sein de chaque espèce (ou variations intra-spécifique) pour chaque trait. Cette variation intra-spécifique (notamment la variation entre des populations de la même espèce) a réellement été étudiée uniquement chez un nombre limité d'espèces d'agents de lutte biologique, et sur un nombre limité de traits (Kruitwagen et al. 2018; Lirakis and Magalhães 2019). Explorer seulement une fraction de la variation intra-spécifique disponible constitue un frein à l'identification de populations présentant des performances optimales pour la lutte biologique, et donc au développement de programmes de sélection efficaces (Wajnberg 2004; Bolnick et al. 2011; Lommen et al. 2017; Kruitwagen et al. 2018, Lirakis and Magalhães 2019). La troisième limite est le fait que les choix des agents de lutte biologique reposent sur des comparaisons entre des valeurs de traits moyennes au sein des espèces ou des populations (Lommen et al., 2017), alors que les différences interindividuelles ont un réel impact sur des traits importants en lutte biologique (cf. partie I) (Biro & Stamps, 2008; Michalko et al., 2019; Réale et al., 2007; Wolf & Weissing, 2012).

Ainsi, afin d'améliorer l'efficacité de la lutte biologique, il est nécessaire de développer des nouvelles méthodes de phénotypage et d'avoir une meilleure gestion de la diversité intra-spécifique, c'est-à-dire des différences entre les individus au sein d'une même population ou entre les populations d'une même espèce (Lommen et al., 2017). Des variations intra-spécifiques hérissables pourraient conduire à des programmes d'amélioration génétique des agents de lutte biologique via la sélection de souches ou la sélection artificielle (i.e. la sélection des individus les plus adaptés pour former la prochaine génération) (Bolnick et al., 2011; Kruitwagen et al., 2018; Lirakis & Magalhães, 2019; Lommen et al., 2017; Wajnberg, 2004).

C'est dans ce cadre que la prise en compte de la personnalité (c'est-à-dire les variations comportementales entre les individus d'une même espèce ou d'une même population) pourrait constituer une approche prometteuse (Michalko et al., 2019). En effet, les différences interindividuelles, notamment comportementales, n'ont jamais été prises en compte dans les programmes de lutte biologique. De plus, les traits de personnalité (i) constituent des nouveaux traits rarement mesurés en lutte biologique, (ii) peuvent être héréditaires donc peuvent être intégrés dans des programmes de sélection, et (iii) sont corrélés à des traits d'histoire de vie d'intérêt pour la lutte biologique et peuvent donc potentiellement impacter les capacités des agents de lutte biologique à contrôler les populations de ravageurs en champ et être produits dans des élevages de masse.

C'est dans ce contexte que se situe cette thèse, dont l'objectif est d'étudier l'intérêt de la prise en compte du concept de personnalité animale dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique afin d'optimiser leur utilisation dans les agrosystèmes. Les différents objectifs de cette étude sont présentés dans la partie IV. Le modèle biologique utilisé dans les études présentées dans ce manuscrit est le micro-hyménoptère *Trichogramma evanescens* Westwood, 1833 (Hymenoptera : Trichogrammatidae), utilisé comme agent de lutte biologique notamment contre les lépidoptères ravageurs des cultures. La biologie et les enjeux en lutte biologique de ce micro-hyménoptère sont présentés dans la partie qui suit.

### **III. *Trichogramma* comme modèle biologique d'intérêt**

#### **III.1. Cycle biologique et reproduction de *Trichogramma evanescens***

*Trichogramma evanescens* est un hyménoptère dont la taille est inférieure à 1 millimètre (Hawlitzky, 1992) (Figure 4), qui pond ses œufs à l'intérieur d'œufs d'une espèce dite « hôte ». Les nombreuses espèces parasitées par les trichogrammes appartiennent à l'ordre des lépidoptères, diptères, coléoptères, hyménoptères, hémiptères ou des neuroptères (Salt, 1940). Le cycle biologique du trichogramme comporte un stade œuf, trois stades larvaires, un stade nymphe et un stade imago -ou adulte- (Flanders, 1937). Tous ces stades, sauf le dernier, se déroulent à l'intérieur de l'œuf hôte : les trichogrammes sont des endoparasitoïdes oophages (Figure 5). Notons qu'il est possible de distinguer à l'œil nu les œufs hôtes parasités, grâce au dépôt de granules noires sur le chorion au troisième stade larvaire entraînant une coloration de l'œuf hôte en noir (Hawlitzky, 1992). Le cycle biologique du trichogramme est fortement dépendant de la température, et la durée entre la ponte et l'émergence de l'adulte est en moyenne de 9,5 jours, à 26°C et 75% d'humidité relative (Ayvaz, A., Karasu, E., Karabörklü, S.,

Tunçbilek, 2008; Schöller & Hassan, 2001). La reproduction de ce parasitoïde se fait par parthénogenèse arrhénotoque, au cours de laquelle des œufs fécondés donnent des femelles diploïdes et des œufs non-fécondés donnent des mâles haploïdes (Heimpel & de Boer, 2008). Un dimorphisme sexuel chez *Trichogramma* permet de distinguer les femelles des mâles (Pintureau, 1993; Russo & Pintureau, 1981). En particulier, les mâles possèdent de longues soies sur leurs antennes tandis que les femelles présentent un renflement à l'extrémité des antennes et des soies courtes (Querino, Zucchi, & Pinto, 2010) (Figure 6).

La durée de vie des adultes de *T. evanescens* dépend fortement de la température et diminue lorsque la température augmente (Ayvaz, A., Karasu, E., Karabörklü, S., Tunçbilek, 2008). A 26°C, les femelles adultes peuvent vivre jusqu'à 6 jours et parasiter de 50 à 60 œufs hôtes (Schöller & Hassan, 2001). Une femelle peut également pondre plusieurs œufs dans le même œuf-hôte, ou pondre dans des œufs déjà parasités par une autre femelle, on parle alors de super-parasitisme (Dijken & Waage, 1987). La taille des adultes varie selon la taille de l'hôte et le nombre d'individus qui s'y développent (J. K. Waage & Ming, 1984).



Figure 4 : Photo d'une femelle adulte de *Trichogramma evanescens* sur un œuf de lépidoptère (*Pieris rapae* (Linnaeus, 1758)). Source : <https://www.ninafatouros.nl/my-projects/attachment/t-evanescens-on-b-nigra-2-2/>

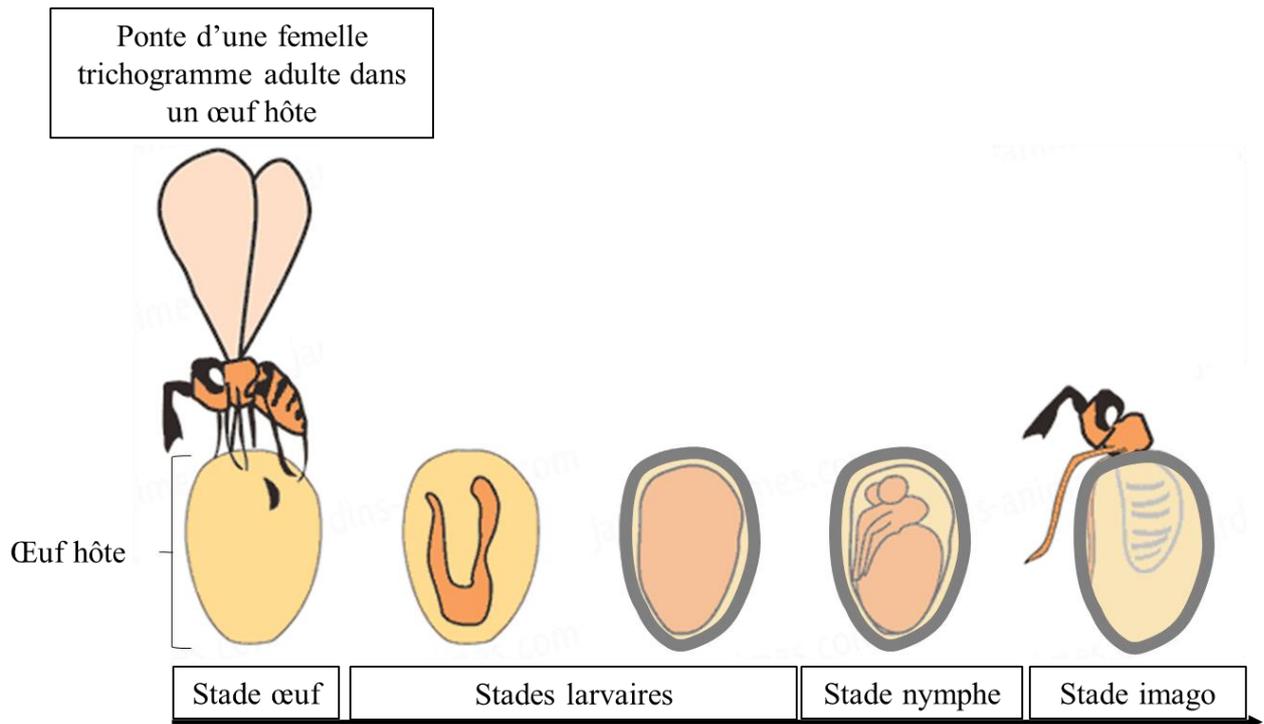


Figure 5 : Cycle biologique depuis la ponte de la femelle dans un œuf hôte jusqu'au stade imago chez *Trichogramma*, d'après une figure de ©Bioline Agrobiosciences.

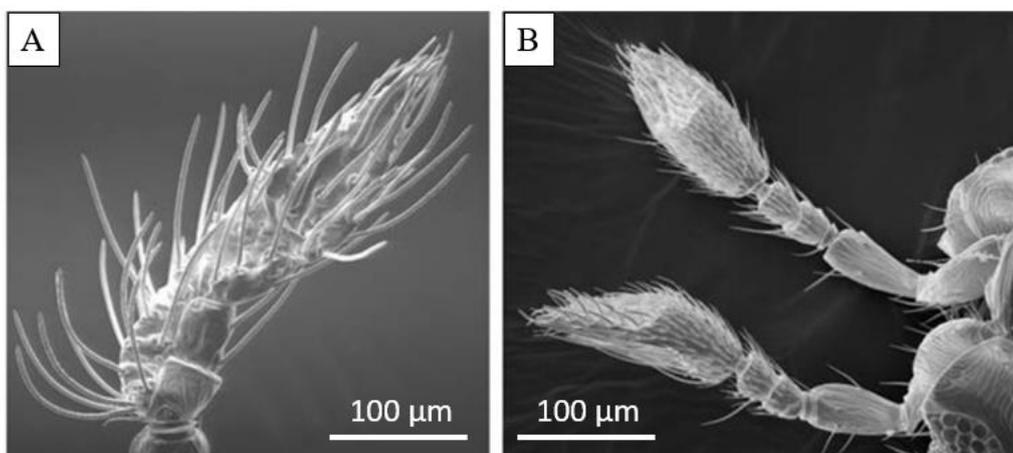


Figure 6 : Photo d'une antenne mâle (A) et de deux antennes femelles (B) de *Trichogramma*, d'après Querino, Zucchi, & Pinto, 2010 et Khan, Yousuf, & Ikram, 2020.

### III.2. Les enjeux de l'utilisation des trichogrammes en lutte biologique

Les trichogrammes sont utilisés comme agents de lutte biologique à travers le monde contre de nombreux lépidoptères ravageurs tels que la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*

Hübner, 1796), le carpocapse de la pomme (*Cydia pomonella* Linnaeus, 1758) ou l'Eudémis de la vigne (*Lobesia botrana* Denis & Schiffermüller, 1775) (Hassan, 1993; Thiery, 2008; van Lenteren, 2012). Les trichogrammes sont particulièrement intéressants en lutte biologique puisqu'ils détruisent les œufs des ravageurs avant leur éclosion, permettant de réduire considérablement les dommages causés aux cultures par les larves. Les trichogrammes comptent parmi les agents de lutte biologique les plus utilisés dans le monde (Smith, 1996), et sont actuellement utilisés dans plus de 50 pays dans le monde, dans des programmes de lutte biologique pour des cultures diverses : maïs, coton, canne à sucre, cultures maraîchères, etc. (van Lenteren, 2012). En France, le recours aux espèces du genre *Trichogramma* est au premier plan de la lutte biologique. A titre d'exemple, 25% des cultures de maïs traitées contre la pyrale du maïs le sont par le lâcher de l'espèce *Trichogramma brassicae* Bezdenko, 1968 (Thibierge, 2015). Il s'agit donc d'un produit très prometteur en termes d'efficacité et de perspectives d'utilisation à l'échelle nationale comme internationale, dont la production industrielle est maîtrisée. En effet, leur très petite taille et leur cycle de vie rapide leur permettent d'être facilement élevés de façon industrielle et en laboratoire sur des œufs d'hôtes de substitution (Smith, 1996). Le cycle de vie rapide des trichogrammes facilite également grandement le phénotypage de masse. Cela assure de collecter un grand nombre de données en un temps relativement court, éventuellement sur plusieurs générations, ce qui (i) permet la sélection rapide d'individus et/ou de populations selon des traits d'intérêts pour la lutte biologique (fécondité, longévité, taille, sex-ratio des descendants (Bennett & Hoffmann, 1998; Coelho, Rugman-Jones, Reigada, Stouthamer, & Parra, 2016; Thomson & Hoffmann, 2002)) et (ii) constitue un atout majeur en recherche en écologie et évolution, et plus particulièrement en personnalité animale (Kralj-fiser & Schuett, 2014).

#### **IV. Objectifs et plan de thèse**

La personnalité désigne des différences comportementales qui sont stables entre les individus d'une même population au cours du temps et des situations, et qui peuvent être héritables (donc peuvent potentiellement être intégrées dans des programmes de sélection) et corrélées à des traits d'intérêt pour la lutte biologique (comme la fécondité, la longévité, la taille, la dispersion, les interactions inter et intra-spécifiques, etc.). Intégrer les traits de personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique constitue ainsi une piste nouvelle et prometteuse afin d'améliorer l'efficacité des agents de lutte biologique à être élevés en masse et à contrôler les ravageurs sur le terrain. Afin d'étudier l'intérêt de la prise en compte de la personnalité dans les programmes de lutte biologique, nous avons utilisé un

modèle biologique, le trichogramme, qui (i) présente un grand intérêt en lutte biologique puisque c'est un agent de lutte biologique très utilisé dans le monde pour lutter contre un grand nombre de ravageurs des cultures et (ii) rend possible, de par ses caractéristiques biologiques, un phénotypage de masse permettant d'acquérir un jeu de données sur un grand nombre d'individus, présentant ainsi de nombreux avantages à être intégrés dans des recherches en écologie et évolution.

Ainsi, la question centrale de ce projet de recherche est la suivante :

**Le concept de personnalité animale appliqué chez un macroorganisme utilisé comme agent de lutte biologique peut-il être exploité pour optimiser son utilisation dans les agrosystèmes ?**

Cette thèse a deux objectifs principaux :

Le **premier objectif** est de **mettre au point des protocoles de mesure de traits de personnalité animale chez une espèce de trichogramme**, permettant d'obtenir des mesures de traits comportementaux variables entre les individus et répétables. La mise au point de protocoles de mesures de traits de personnalité chez *Trichogramma evanescens* constitue un véritable défi car la personnalité n'a jusqu'alors jamais été mesurée ou mise en évidence chez le genre *Trichogramma* ni chez une espèce d'un autre genre de si petite taille.

Le **deuxième objectif** est d'**évaluer l'intérêt de prendre en compte la personnalité pour améliorer l'utilisation des trichogrammes en tant que produit de lutte biologique**. L'héritabilité de chaque trait de personnalité a été estimée afin d'évaluer son potentiel de sélection. Le lien entre ces traits et d'autres traits pertinents pour les programmes de biocontrôle a ensuite été étudié, via des mesures en laboratoire (phénotypage des individus issus de 24 lignées de *T. evanescens* selon leur personnalité, leur fécondité, leur longévité et leur taille corporelle). Nous avons enfin cherché à évaluer le lien entre la personnalité et des traits mesurés au champ et potentiellement liés à l'efficacité de la lutte biologique, via les lâchers de ces mêmes lignées de *T. evanescens* dans plusieurs champs de maïs du Sud de la France.

Ce projet s'appuie sur le concept de personnalité animale. Les recherches menées au cours de ce projet ont également pour but de contribuer aux questions actuelles d'écologie évolutive sur les différences comportementales. Tout d'abord, cette étude permet d'apporter des résultats sur la mesure de traits de personnalité pour un modèle biologique supplémentaire à un corpus bibliographique (Réale, Dingemanse, et al., 2010). De nouvelles méthodes pour mesurer la

personnalité animale chez des individus peu longévifs (ayant une durée de vie de quelques jours) et de très petite taille peuvent également être ajoutées à ce corpus bibliographique. Une des questions actuelles en personnalité animale porte sur les facteurs assurant le maintien des variations comportementales interindividuelles au cours de l'évolution. Sur cette question, l'étude présentée vise à décomposer les sources de variations de ces traits à l'échelle de la population par la mesure de l'héritabilité. Enfin, la mesure des corrélations entre les traits de personnalité et d'autres traits d'histoire de vie chez *Trichogramma evanescens* apportera des données d'intérêt dans le débat sur l'hypothèse du « pace-of-life-syndrome » (Royauté et al., 2018).

Dans un premier chapitre, je présenterai l'étude que nous avons réalisée afin d'évaluer si les traits de personnalité sont mesurables chez *T. evanescens* et s'il est envisageable de les intégrer dans des programmes de sélection d'agent de lutte biologique. Le protocole de suivi vidéo permettant de mesurer des traits de personnalité liés à l'exploration, l'activité et l'audace chez *T. evanescens* que nous avons développé sera présenté. Les expérimentations menant au phénotypage d'individus provenant de 24 lignées isogéniques de *T. evanescens* selon leur personnalité mais également leur fécondité, leur longévité et leur taille corporelle seront ensuite abordées. Nous avons ainsi pu étudier les corrélations phénotypiques (à l'échelle de l'individu) et génétiques (à l'échelle de la lignée) entre traits de personnalité et d'autres traits d'histoires de vie qui présentent un intérêt en lutte biologique. Finalement, nous avons estimé l'héritabilité de ces traits afin d'évaluer leur potentiel d'intégration dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique. Les résultats issus de ces expérimentations seront présentés dans un manuscrit publié dans *PCI Ecology*. Dans ce chapitre, et en annexe à ce manuscrit, je présenterai également le protocole de création des 24 lignées isogéniques que nous avons utilisées au cours des expérimentations de cette thèse.

Dans un deuxième chapitre, je présenterai l'étude que nous avons réalisée afin d'évaluer si les traits de personnalité des lignées de trichogrammes mesurés au laboratoire influencent leurs caractéristiques (mouvement, parasitisme) au champ. Pour cela, nous avons lâché dans plusieurs champs de maïs et sur 38 points de lâchers, les mêmes lignées isogéniques utilisées dans les expérimentations de phénotypage de la personnalité en laboratoire (présentées dans le chapitre précédant), et avons estimé leur capacité à se déplacer sur le terrain et parasiter des œufs sentinelles (d'hôte de substitutions placés manuellement). Nous avons également cherché à comparer l'intérêt de prendre en compte la personnalité plutôt que des traits d'histoires de vie plus classiques (fécondité, longévité, taille) dans les programmes de sélection des agents de

lutte biologique afin de prédire leur efficacité en champ. Les résultats issus de ces études seront également discutés, dans ce deuxième chapitre, sous la forme d'un manuscrit qui sera prochainement soumis dans la revue *Evolutionary Applications*. Dans ce chapitre, et en annexe à ce manuscrit, je présenterai également le protocole de développement des 19 marqueurs microsatellites qui nous ont permis d'identifier la lignée d'origine de chaque individu émergeant des œufs sentinelles recollectés sur le terrain.

Enfin, dans un dernier chapitre, j'aborderai les discussions et conclusions générales issues de ces différentes études, ainsi que les perspectives que nos résultats peuvent ouvrir dans le cadre de l'amélioration des programmes de lutte biologique.



## CHAPITRE II :

Différences comportementales interindividuelles  
chez *Trichogramma evanescens* et leur potentiel  
d'intégration dans les programmes d'amélioration  
génétique des agents de lutte biologique



L'objectif de cette thèse est d'évaluer l'intérêt de la prise en compte des traits de personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique. Ce premier chapitre se focalise sur le potentiel des traits de personnalité à être intégrés dans ces programmes de sélection, en prenant comme exemple l'agent de lutte biologique *Trichogramma evanescens*. Afin d'évaluer cet intérêt, il s'agit d'étudier (i) s'il est possible de mesurer la personnalité chez *T. evanescens* et de phénotyper facilement et/ou rapidement un grand nombre d'individus, (ii) si ces traits sont héréditaires et donc potentiellement sélectionnables, et (iii) si ces traits sont corrélés à d'autres traits d'histoire de vie d'intérêt pour la personnalité permettant ainsi de mettre en évidence l'existence d'éventuels compromis évolutifs susceptibles d'impacter l'efficacité des agents de lutte biologique à être élevés en laboratoire et/ou à contrôler les ravageurs en champ.

Dans ce chapitre est présenté le protocole que nous avons développé dans le cadre de cette thèse pour mesurer des différences comportementales stables au cours du temps chez *T. evanescens*. Nous avons ainsi pour la première fois mis en évidence l'existence de traits de personnalité liés à l'exploration, l'audace et l'activité chez cette espèce, et avons comparé les valeurs de répétabilité obtenues pour ces traits de personnalité avec les valeurs obtenues dans d'autres études traitant de la personnalité animale chez d'autres espèces. Après avoir estimé l'hérédité de ces traits de personnalité, nous avons comparé ces valeurs avec les valeurs attendues pour des traits comportementaux, et avons discuté des perspectives de sélection de ces traits de personnalité mesurés chez *T. evanescens*. Enfin, nous avons étudié les corrélations entre ces traits de personnalité et d'autres traits d'histoire de vie d'intérêt pour la lutte biologique, à savoir la fécondité, la longévité et la taille. L'étude de ces corrélations nous a permis de discuter (i) de l'intégration des traits de personnalité dans l'hypothèse de l'existence d'un syndrome de « rythmes de vie » (Réale, Garant, et al., 2010) et (ii) de l'intérêt et d'éventuels points à prendre en compte (comme l'existence de compromis évolutifs) dans le cadre de l'intégration des traits de personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique.

Ce chapitre comporte également une partie annexe dans laquelle est présenté le protocole de création de lignée que nous avons suivi afin d'obtenir les 24 lignées isogéniques utilisées dans l'ensemble des études de ce projet.



## RESEARCH ARTICLE



Open Access



Open Data



Open Code



Open Peer-Review

## Consistent variations in personality traits and their potential for genetic improvement of biocontrol agents: *Trichogramma evanescens* as a case study

Lartigue Silène<sup>1,2,3</sup>, Yalaoui Myriam<sup>2</sup>, Belliard Jean<sup>2</sup>, Caravel Claire<sup>2</sup>, Jeandroz Louise<sup>2</sup>, Groussier Géraldine<sup>2</sup>, Calcagno Vincent<sup>2</sup>, Louâpre Philippe<sup>3</sup>, Dechaume-Moncharmont François-Xavier<sup>4</sup>, Malausa Thibaut<sup>2</sup> and Moreau Jérôme<sup>3,5</sup>

<sup>1</sup> ENGREF AgroParisTech - Paris, France

<sup>2</sup> UMR Institut Sophia Agrobiotech, INRAE, UCA, CNRS - 06903 Sophia Antipolis, France

<sup>3</sup> UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Université Bourgogne Franche-Comté - 21000 Dijon, France

<sup>4</sup> Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA - 69622 Villeurbanne, France

<sup>5</sup> Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS & La Rochelle Université - 79360 Villiers-en-bois, France

**Cite as:** Lartigue, S., Yalaoui, M., Belliard, J., Caravel, C., Jeandroz, L., Groussier, G., Calcagno, V., Louâpre, P., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Malausa, T. and Moreau, J. (2020). Consistent variations in personality traits and their potential for genetic improvement of biocontrol agents: *Trichogramma evanescens* as a case study. bioRxiv, 2020.08.21.257881, ver. 4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology. doi: <https://doi.org/10.1101/2020.08.21.257881>

**Posted:** 22/12/2020

**Recommender:** Marta Montserrat

**Reviewers:** Bart A Pannebakker, François Dumont, Joshua Patrick Byrne and Ana Pimenta Goncalves Pereira

**Correspondence:** [silene.lartigue@gmail.com](mailto:silene.lartigue@gmail.com)

This article has been peer-reviewed and recommended by  
*Peer Community in Ecology*

<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100069>

### ABSTRACT

Improvements in the biological control of agricultural pests require improvements in the phenotyping methods used by practitioners to select efficient biological control agent (BCA) populations in industrial rearing or field conditions. Consistent inter-individual variations in behaviour (i.e. animal personality) probably affect BCA efficiency, but have never been taken into account in the development of phenotyping methods, despite having characteristics useful for phenotyping: repeatable (by definition), often heritable, etc. We developed a video-tracking method targeting animal personality traits and evaluated the feasibility of its use for genetic improvement in the BCA *Trichogramma evanescens*, by phenotyping 1,049 individuals from 24 isogenic lines. We found consistent individual variations in boldness, activity and exploration. Personality differences between the 24 isogenic lines suggested a genetic origin of the variations in activity and exploration (broad-sense heritability estimates of 0.06 to 0.11) and revealed a trade-off between exploration and fecundity.

**Keywords:** biocontrol, animal personality, *Trichogramma*, genetic improvement, intraspecific variation, behavioural ecology, behavioural syndrome, genetic correlations, pace-of-life

## Introduction

The demand for more sustainable agriculture is increasing worldwide (Godfray et al., 2010; Willer & Lernoud, 2019). Various elements can be used in the development of sustainable strategies, and biological control (BC) is one such element that is currently attracting considerable attention (van Lenteren 2012). Most BC methods are based on the choice, rearing and introduction of biological control agent (BCA) populations able to control the target pests (Eilenberg, Hajek, & Lomer, 2001). Choosing the right BCA is key to the success of pest regulation programmes and is based on (i) the ability of the BCA to control pest populations in the field, (ii) its potential to adapt to the release environment, (iii) its expected impact on local biodiversity, and (iv) the feasibility of mass-rearing and storing the BCA in industrial conditions (Briese, 2000; Kruitwagen, Beukeboom, & Wertheim, 2018; Sforza, 2010). The identification of BCA species or populations with as many of the desired features as possible is time-consuming and complex, particularly given that the choice of non-indigenous species before use as BCAs is constrained by increasingly strict regulations for the protection of biodiversity (Lommen, Jong, & Pannebakker, 2017).

Phenotyping is key for (i) the efficient characterisation of traits related to the desirable features of BCAs listed above, (ii) smart choices of BC taxa when screening the available natural enemy diversity and (iii) the management of phenotypic evolution in industrial contexts involving rearing procedures and quality control (Kruitwagen et al., 2018; Lommen et al., 2017). However, the phenotyping methods currently used in the choice of BCAs or for quality control are mostly low-throughput and based on single proxies of fitness, such as predation or parasitism rate, size, sex ratio, longevity, or developmental rate (Hopper, Roush, & Powell, 1993; Prezotti, Parra, Vencovsky, Coelho, & Cruz, 2004; Roitberg, Boivin, & Vet, 2001; Smith, 1996). These proxies are intuitively correlated with fitness under laboratory conditions, but their actual relevance for biocontrol, in industrial mass-rearing or field conditions, remains a matter of debate (Lommen et al., 2017; Roitberg et al., 2001). This situation calls for drastic improvements in the phenotyping capacities of the community involved in BC research and innovation.

Behavioural traits are among the most promising of the traits to which more attention could be paid in BCA phenotyping procedures. Most behavioural traits are likely to affect the performance of BCA both during industrial mass rearing and in the field (Roitberg, 2007; Wajnberg, 2009; Wajnberg, Roitberg, & Boivin, 2016). Indeed, studies of BCA behavioural traits have suggested that these traits could (i) facilitate the selection of BCAs that are specific to the targeted pest, (ii) improve release strategies (through studies of the BCA response to pre-release handling or BCA mating behaviour, for example), and (iii) predict the efficiency of target pest suppression by the BCA (Mills & Kean, 2010). However, there have been few studies of BCA behavioural traits for the development of phenotyping methods, and behaviour has been largely neglected by those using BC (Wajnberg, Bernstein, & Alphen, 2008).

As a consequence, the current state-of-the-art for insect behavioural studies displays several key limitations. The first limitation is the lack of diversity of possible target traits for phenotyping. Indeed, although many studies have focused on traits relating to foraging behaviour (Lirakis & Magalhães, 2019; Mills & Wajnberg, 2008), tools for measuring other aspects of behaviour remain scarce. A second limitation is the

insufficient focus on the intraspecific variation of traits. Such variation has been comprehensively investigated for only a limited number of BCA species and a limited number of traits (Kruitwagen et al. 2018; Lirakis and Magalhães 2019) (but see however Dumont, Aubry, & Lucas, 2018; Dumont, Réale, & Lucas, 2017; Nachappa, Margolies, Nechols, & Campbell, 2011; Nachappa, Margolies, Nechols, & Morgan, 2010). This situation is detrimental because the investigation of only a fraction of the available intraspecific variability makes it difficult to identify the populations displaying the highest performance for biocontrol, and prevents the development of efficient genetic improvement programmes based on selective breeding and controlled evolution (Wajnberg 2004; Bolnick et al. 2011; Lommen et al. 2017; Kruitwagen et al. 2018, Lirakis and Magalhães 2019). A third limitation is the reliance of most choices in BC exclusively on comparisons between average trait values for species or populations (Lommen et al., 2017). Published studies have suggested that individual variation can affect the characteristics of the population thought to be important for BC (Biro & Stamps, 2008; Michalko, Pekár, & Entling, 2019; Réale, Reader, Sol, McDougall, & Dingemanse, 2007; Wolf & Weissing, 2012).

One way to overcome each of these three limitations would be to apply approaches used in the field of animal personality to BC. Indeed, these approaches provide a framework offering (i) sets of behavioural traits rarely studied in BC and displaying features (repeatability, heritability) that make them good candidates for use in genetic improvement for BC, and (ii) phenotyping methods suitable for analyses of intraspecific variation, including inter-individual variation. Animal personality research focuses on inter-individual differences in behaviour that are consistent over time and context (Dingemanse, Kazem, Reale, & Wright, 2009; Denis Réale et al., 2007). Interest in animal personality has increased over the last few decades, and studies have been performed on diverse taxa, including insects (Amat, Desouhant, Gomes, Moreau, & Monceau, 2018; Bell, Hankison, & Laskowski, 2009; Dingemanse et al., 2009; Gosling, 2001; Kralj-fiser & Schuett, 2014; Mazué, Dechaume-Moncharmont, & Godin, 2015; Monceau et al., 2017; Denis Réale et al., 2007; Sih, Bell, & Johnson, 2004; van Ooers & Sinn, 2011) and, more specifically, insects used as BC agents (Gomes, Desouhant, & Amat, 2019; Michalko et al., 2019). Réale et al. (2007) described five main categories of personality traits: boldness, exploration, activity, aggressiveness and sociability. Boldness represents an individual's reaction to a risky but not new situation. Exploration is defined as an individual's reaction to a new situation. Activity reflects the general level of activity of an individual. Finally, in a social context, aggressiveness corresponds to an individual's agonistic reaction to his conspecifics, and sociability provides information on an individual's reaction to the presence or absence of con-specifics. Personality traits have been shown to be correlated with traits relevant for pest control, such as foraging capacity, fecundity, growth, survival (Biro & Stamps, 2008), dispersal ability (Cote, Fogarty, Weinersmith, Brodin, & Sih, 2010) and insecticide resistance (Royauté, Buddle, & Vincent, 2014). These traits are probably, therefore, of interest in the context of BC. Moreover, personality traits are repeatable, by definition, and can be heritable (Dochtermann, Schwab, & Sih, 2014; Denis Réale et al., 2007; Stirling, Reale, & Roff, 2002), making them suitable tools for genetic improvement. From a methodological point of view, animal personality provides valuable information for the design of phenotyping and genetic improvement strategies in BC. Indeed, animal personality studies are based on standardised methods designed to measure inter-individual variation and to investigate correlations between traits (e.g. by looking for behavioural syndromes) (Denis Réale et al., 2007; Sih et al., 2004). This is particularly relevant to the objective of selecting several combined BC traits rather than a single trait, as

recently recommended by Lommen et al. (2017) and Kruitwagen et al. (2018). The investigation of correlations between traits is also important, to detect trade-offs that may constrain genetic improvement programmes or affect BC traits if mass-rearing causes uncontrolled trait selection (Mackauer, 1976).

In this study, we assessed the potential for BCA phenotyping based on concepts and methods used in the field of animal personality. We used the egg parasitoid *Trichogramma evanescens* Westwood, 1833 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) as a test species. *Trichogramma* micro-wasps are used worldwide in augmentative BC against lepidopteran pests (Hassan, 1993; van Lenteren, 2012). Their economic importance (Robin & Marchand, 2020; Thibierge, 2015) justifies investments in research and development aiming to improve their genetic potential. Our aims were (i) to determine whether behavioural traits meeting the criteria of personality traits could be measured in these micro-wasps of approximately 0.5 mm in length; (ii) to investigate the relationships between personality traits and traits classically measured on BCAs in the laboratory, and (iii) to determine whether personality traits could be used in genetic improvement strategies for BCAs. We developed a method based on the video-tracking and measuring, at individual level, of multidimensional behavioural traits relating to boldness, activity and exploration. We investigated the relationship between these behavioural traits and further tested whether these traits were related to individual fitness traits relevant to mass rearing (offspring number, longevity, tibia length). We then compared the traits between 24 near-isogenic strains, to obtain a first insight into the broad-sense heritability of these traits. We looked for genetic correlations potentially constraining the use of these traits for genetic improvement.

## Methods

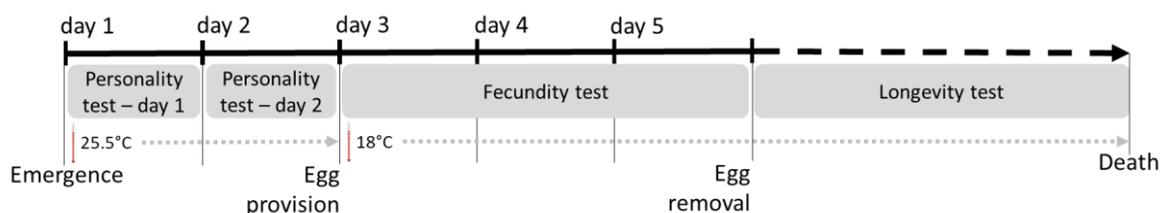
### *Laboratory rearing of T. evanescens*

All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed. We used 24 near-isogenic lines (hereafter referred to as “lines”) of *Trichogramma evanescens*. Lines were created from inbred crosses in populations established from individuals sampled in different parts of France (geographic origins detailed in Table 7 in the appendix), from 2010 to 2016, and reared in the laboratory at  $18 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH and 16:8 h L:D (details of the protocol followed to create the lines are provided in the appendix). Genetic diversity within lines was below 1.1 alleles per locus at 19 microsatellite loci (unpublished data), and individuals within lines were considered genetically identical. We created two sublines for each line (Lynch & Walsh, 1998), to disentangle the confounding effects of rearing tubes and lines (which may be caused by maternal effects). We considered variation between lines to be of genetic origin, and variation within lines to be of environmental origin. We reared *Trichogramma evanescens* individuals on sterilised *Ephesia kuehniella* Zeller 1879 (Lepidoptera: Pyralidae) eggs, renewed every 10 days, at  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH and 16:8 h L:D (Schöller & Hassan, 2001). We kept populations in glass tubes (height: 73 mm, diameter: 11 mm), and fed adults with honey *ad libitum*.

## Measurement of variables

### General experimental design

The following experimental design was used to measure phenotypic traits in *Trichogramma* females (Figure 1). We used mated *T. evanescens* females that had emerged within the last 24 hours, randomly chosen from each line. We checked the physical integrity of these females, which were isolated in glass tubes before the beginning of the experiment (height: 73 mm, diameter: 11 mm) and fed with honey, *ad libitum*. On the first two days, we assessed the behavioural traits of the females. We estimated the number of offspring on days 3 to 5, and longevity from day 6. The experiment lasted from May to July 2019 (about six generations of *T. evanescens*), and was split into 17 experimental sessions, in each of which, we used three females per line. The physiological, developmental and behavioural traits of *Trichogramma* wasps, and of *T. evanescens* in particular, are dependent on temperature (Ayvaz, A., Karasu, E., Karabörklü, S., Tunçbilek, 2008; Schöller & Hassan, 2001). Moreover, as Suverkropp et al. (2001) showed that *T. brassicae* individuals have similar levels of activity throughout the day at temperatures of about 25 °C or higher, we assumed that our *T. evanescens* individuals had similar responses to temperature throughout the day. Therefore, we performed the behavioural experiments at  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH. We then measured female longevity and offspring number at  $18 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH, to ensure that the females would live long enough for the final stages of the experiment (Cônsoli & Parra, 1995; Schöller & Hassan, 2001).



**Figure 1.** Overview of the experimental design, for one session.

### Behavioural trait measurement

We observed individuals in an arena composed of two sheets of glass (24 cm x 18 cm), one for the floor and one for the ceiling. The 2 mm space between them was maintained by walls made of a black rubber sheet. We placed this arena on an LCD screen (Samsung© 28" LED, 3840\*2160 pixels, 60 Hz) which was used to display a white circle with a diameter of 5.5 cm on a dark background (Figure 2.a). The LCD screen was turned on one hour before the beginning of the experiment, to ensure that a stable temperature of  $25.5 \pm 1$  °C was achieved in the area. The conditions in the growth chamber in which the experimental design was set up were as follows:  $22.5 \pm 1$  °C and  $70 \pm 10\%$  RH. We used a fine paintbrush to introduce a randomly chosen female into the centre of the arena while the screen was showing a white background. The glass ceiling was replaced, and we then switched to a background with a white circle on a dark background, with the female positioned in the middle of the white circle. We observed the behaviour of the female for 90 seconds, with video recording at 25 frames per second (with a resolution of 1080 p), with a Nikon© D750 camera (Figure 2.a).

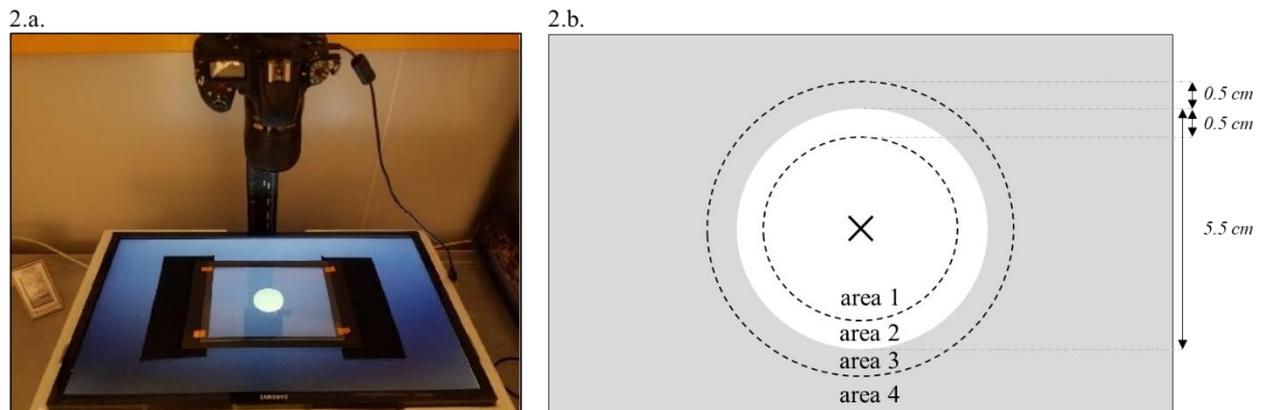
We then analysed the videos files, determining the 2D spatial position ( $x$ - $y$  coordinates) and body orientation (in radians) of the female on each frame, with C-trax software (Branson, Robie, Bender, Perona, & Dickinson, 2009). We independently determined the exact position of the border between the white circle and the black background with ImageJ software (Abràmoff, Magalhães, & Ram, 2004). We thus defined regions of interest of 0.5 cm on either side of the border, for investigation of the behaviour of the insect near the border (Figure 2.b). We imported the C-trax and ImageJ output files into R software v.3.6.1 (R Core Team 2019) and cleaned our data to remove tracking artefacts. We used the “trajr” package (Mclean & Volponi, 2018) to calculate speed and sinuosity, in each region of interest. We calculated seven variables we considered to be linked to three personality traits — boldness, exploration and activity — as defined by Réale et al. (2007). As we measured all the variables linked to the three personality traits in the same arena (for feasibility reasons, considering the lifespan of individuals in particular), we decided to measure each variable set linked to each personality trait on a different area of the arena to increase their extent of independence.

Boldness is the reaction of the individual to a risky situation (Réale et al., 2007). We estimated boldness by measuring three variables. The first was the time until the female first entered the dark area (area 3 in Figure 2.b). Higher values indicated that the female took longer to cross the border, which we interpreted as meaning that the female was less bold. The second and third variables were the absolute difference in speed between areas 2 and 1 (Figure 2.b) and the absolute difference in sinuosity between areas 2 and 1 (Figure 2.b). We considered high values for these two variables to indicate a larger change in behaviour at the border, which we interpreted as meaning that the female was more affected by the border and was, therefore, less bold.

Exploration represents the individual's reaction to a new environment (Réale et al., 2007). Exploration was estimated in area 1 as (1) the total area explored per unit time, and (2) the mean sinuosity of the pathway (Figure 2.b). For this variable, we hypothesised that the females with the most winding pathways remained closer to their release point, indicating a lower level of exploration.

Finally, we measured activity in area 4. Activity was estimated as (i) the proportion of time the female was considered to be active (with a speed of more than 0.01 centimetres per second), referred to hereafter as “activity rate”, and (ii) mean speed (Figure 2.b), considering faster movement to be indicative of a higher level of activity.

We estimated the repeatability of measurements, by conducting two observations per female, with 24 hours between the two measurements, a time interval corresponding to 20% of the mean lifespan of this species. Females were tested in a random order on day 1, and then in the same order on day 2, to ensure that all individuals had exactly the same time interval between two measurements. Between behavioural experiments, each female was placed back in its glass tube and fed with honey, *ad libitum*, in a growth chamber at  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH and 16:8 h L:D. Behavioural trait measurements were obtained for 776 to 996 females in total from the 24 lines.



**Figure 2.** Experimental set-up of the behavioural experiment. Fig. 2.a. shows a photograph of the experimental setup: the LCD screen displaying the white circle on a dark background, the arena and the Nikon® D750 camera above. Fig. 2.b. represents the defined areas of the arena. The grey shading corresponds to the dark background, the white part indicates the white circle, and the dark cross is the site at which the female was placed at the start of the experiment. The dotted lines represent the virtual borders defined between areas 1 and 2, and between areas 3 and 4. The three variables we measured to estimate boldness were (i) the first time until the female first entered the dark area (area 3), (ii) the absolute difference in speed between areas 2 and 1, and (iii) the absolute difference in sinuosity between areas 2 and 1. Both variables we used to estimate exploration (the total area explored per unit time and the mean sinuosity of the pathway) were measured in area 1. Finally, both variables we used to estimate activity (the proportion of time the female was considered to be active and the mean speed) were measured in area 4, so exploration and activity were measured in different areas of the experimental arena.

#### *Offspring number, longevity and tibia length measurement*

After the second day of behavioural observation, females were kept in their glass tubes at  $18 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH and 16:8 h L:D and fed with honey, *ad libidum*. We provided each female with a piece of paper 4.50 cm x 0.85 cm in size, covered with *E. kuehniella* eggs, *ad libidum*. *E. kuehniella* eggs were removed 72 hours later and placed in conditions of  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH and 16:8 h L:D. Three days later, we counted the number of parasitised eggs (considered as black eggs), to estimate the size of the progeny of each female over a period of 72 hours, providing a proxy for female fitness. From day 6, we measured female longevity (the females were still kept in the same individual tubes with honey, but with no *E. kuehniella* eggs, at  $18 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10\%$  RH and 16:8 h L:D). Tubes were checked every day at 5 p.m., until the death of the female. Dead females were conserved in ethanol, for subsequent measurement of tibia length on a micrograph (obtained with an Axioplan II microscope), with ImageJ software (Abràmoff et al., 2004). Images were acquired at the Microscopy Platform of Sophia Agrobiotech Institute, INRA, UNS, CNRS, UMR 1355-7254, INRA PACA, Sophia Antipolis. Not all individuals lived long enough for all the phenotypic measurements to be made. We therefore collected progeny measurements for 929 females, longevity measurements for 655 females and tibia size measurements for 959 females, from all 24 lines.

### **Data analysis**

We used the R software v.3.6.1 for all statistical analyses. For each variable, we first fitted a linear mixed model with the lme4 package (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2015), with individual, line, subline and session as random effects. For each variable, data transformations were chosen after graphical inspection of the distribution of model residuals, estimated with the “simulateResiduals” function of the DHARMA package (Hartig, 2019). We performed logarithmic transformations for all behavioural variables except for the area explored within area 1. We addressed several questions regarding the data, and the data analysis for each of these questions is presented below.

#### *Are the measured behavioural traits repeatable?*

We first estimated the repeatability of the behavioural traits measured with generalised linear mixed models, using the rptR package (Stoffel, Nakagawa, & Schielzeth, 2017). The “rptGaussian” function of the rptR package was used to provide repeatability estimates. As repeatability can be defined as the proportion of variation explained by between-individual variation (Nakagawa & Schielzeth, 2010), we included only two random effects in these models: individual (assuming that the effects of line and subline on variation were included in the individual effect) and session, with individual as a grouping factor. In subsequent analyses, we considered only traits that were significantly repeatable.

#### *Do the measured traits identify individual behavioural strategies?*

Based on methods generally used in animal personality studies, we first investigated correlations between behavioural traits and then summarized the data by principal component analysis (PCA). We first obtained a single value for each trait for each individual, by extracting, from the linear mixed model described above, linear predictors for each individual, with the “ranef” function of the lme4 package. We used these values to measure the phenotypic correlation between traits, by calculating Spearman’s rank correlation coefficients, to determine whether individuals adopted different strategies, or whether it was possible to describe behavioural syndromes. We estimated bootstrapped 95% confidence intervals from 1000 bootstraps, to assess the significance of the Spearman’s rank correlation coefficients obtained (Nakagawa & Cuthill, 2007), using the “spearman.ci” function of the RVAideMemoire package (Hervé, 2020). *P*-values were adjusted by the false discovery rate method (Benjamini & Hochberg, 1995). We then performed PCA with the “PCA” function of the FactoMineR package (Le, Josse, & Husson, 2008), using both values obtained for each individual (days 1 and 2, when available). We estimated two synthetic personality scores based on the first two axes of the PCA. We used the “fviz\_pca\_biplot” function of the factoextra package (Kassambara & Mundt, 2019) to obtain a graphical representation of the correlation between repeatable behavioural traits and the distribution of individual values along the two first axes of the PCA.

#### *Are the measured traits correlated with fitness-related traits?*

We studied the correlation between behavioural and fitness-related traits, using the same linear mixed model as described in the introduction to this section. We extracted linear predictors (using the “ranef”

function of the lme4 package (Bates et al., 2015)) for each individual and each personality score from this model. We assessed the correlation between the linear predictors of these personality traits and scores, and offspring number, body size and longevity, by calculating Spearman's rank correlation coefficients. We estimated bootstrapped 95% confidence intervals to assess significance of the Spearman's rank correlation coefficients obtained, with the same R function and method as described above. *P*-values were adjusted by the false discovery rate method.

#### *Are the measured traits heritable?*

We sought to establish a first estimate of broad-sense heritability for each trait. To this end, we followed the simple design proposed by Lynch and Walsh (1998) for clonal populations, and approximated the proportion of the variance explained by genetic factors with an estimate of the proportion of variance explained by the line effect in our generalised linear mixed models. This estimate was obtained with the "rptGaussian" function of the rptR package (Stoffel et al., 2017), with models including line, subline, individual and session as random effects, and line as a grouping factor.

#### *Do personality traits differentiate the isogenic lines?*

We compared the personality scores of the 24 lines, taking into account variation due to individual, subline and session effects. With the values of each personality score extracted from the PCA (see above), we first fitted a linear mixed-effects model with the "lmer" function of the lme4 package (Bates et al., 2015), with line as a fixed effect and individual, subline and session effects as random effects. We performed a Tukey all-pairs comparison on lines with the "glht" function of the multcomp package (Hothorn, Bretz, & Westfall, 2008). We graphically represented the distribution of each line along the two personality scores, for the same PCA as described above, estimated from individual values. We then used the "plot.PCA" function of the FactoMineR package to represent only mean point values for each line on the graph.

#### *Are personality traits genetically correlated with fitness-related traits?*

We investigated the genetic correlation between genetic traits, using the same linear mixed model as described in the introduction to this section. We first extracted linear predictors for each line and trait, with the "ranef" function of the lme4 package. We then used these values to calculate Spearman's rank correlation coefficients. We estimated bootstrapped 95% confidence intervals, to assess significance of the Spearman's rank correlation coefficients, and adjusted the *p*-values as described above.

## Results

#### *Are the measured behavioural traits repeatable?*

Repeatability estimates for the seven behavioural traits ranged from 0.04 to 0.35 (Table 1). The repeatability estimates had confidence intervals excluding zero for all traits except for "time to first crossing of the border between the white and black areas" (Table 1). Only repeatable traits were considered in the subsequent analysis.

**Table 1.** Estimated repeatability (R) and 95% confidence intervals (between square brackets) for behavioural traits. Repeatable traits (R-value in bold type) were used to estimate personality scores.

Personality trait category	Variable assessed	R [95% CI]
<b>Activity</b>	Mean speed in area 4	<b>0.35</b> [0.29; 0.40]
	Activity rate in area 4	<b>0.08</b> [0.01; 0.14]
<b>Boldness</b>	Change of speed in the border area (area 2)	<b>0.10</b> [0.04; 0.17]
	Change of sinuosity in the border area (area 2)	<b>0.12</b> [0.04; 0.19]
	Time to first crossing of the white/black border	0.04 [0.00; 0.11]
<b>Exploration</b>	Sinuosity in area 1	<b>0.24</b> [0.17; 0.30]
	Area explored in area 1	<b>0.18</b> [0.12; 0.24]

*Do the measured traits identify individual behavioural syndromes?*

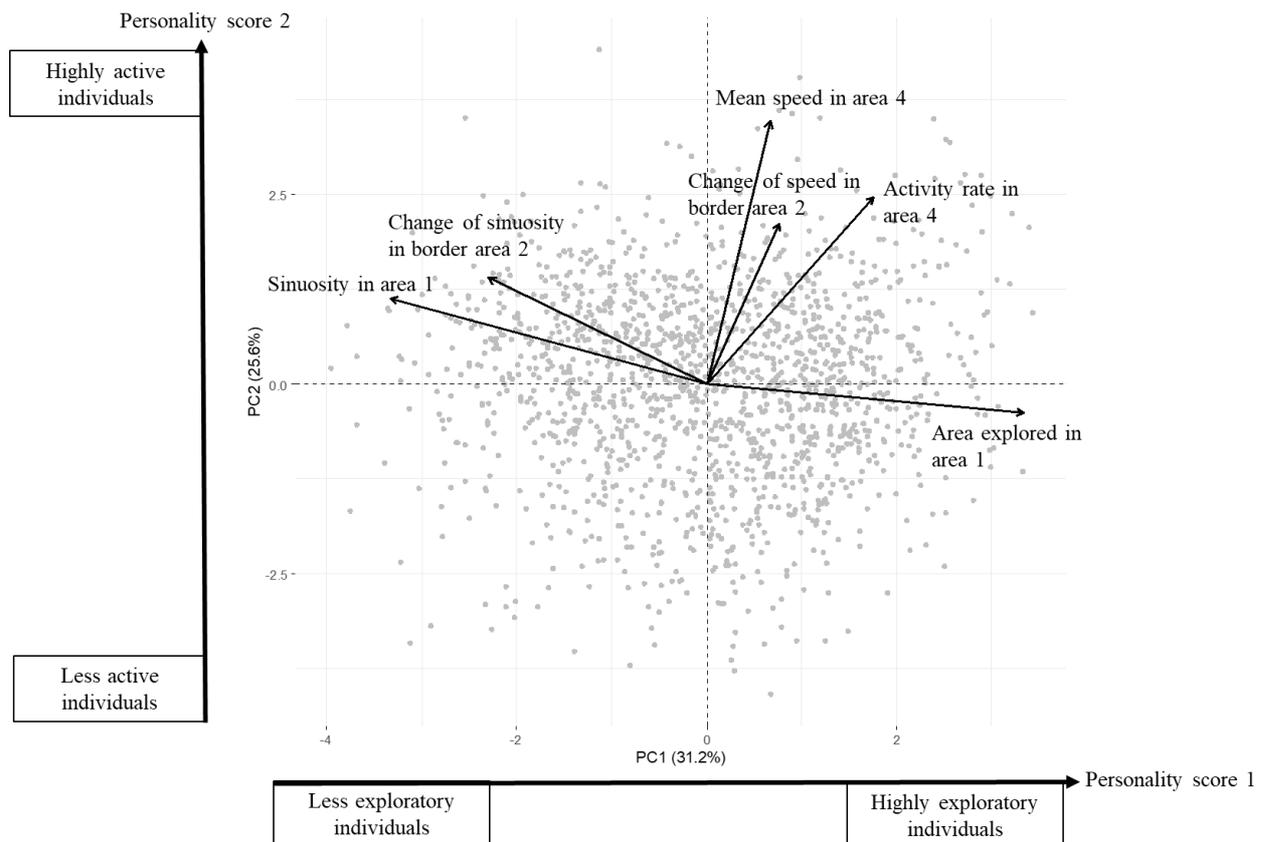
All repeatable variables were correlated with at least one other variable (Table 2), indicating the existence of a behavioural syndrome. We combined these six variables into two personality scores based on the first two axes of a PCA, which accounted for 56.8% of the variance (Table 3). The first axis (personality score 1, PC1) was positively correlated with the “area explored in area 1” and inversely correlated with “sinuosity in area 1” and with the “change of sinuosity in the border area 2” (Table 3). Highly positive values of PC1 corresponded to a high exploration score (Figure 3). The second axis (personality score 2, PC2) and correlated mostly with “mean speed in area 4”, “activity rate in area 4” and the “change of speed in border area 2” (Table 3). High positive values of PC2 correspond to high activity scores (Figure 3).

**Table 2.** Phenotypic correlation between behavioural variables, with Spearman’s rank correlation coefficient Rho and 95 percent confidence intervals (between square brackets), based on a number of individual values from N = 977 to N = 1009. Correlation coefficients with confidence intervals excluding zero are shown in bold, and correlation coefficients remaining significantly different from zero after Benjamini and Hochberg correction are indicated with an asterisk. The personality trait category to which each variable belongs is indicated in brackets: activity (A), boldness (B) and exploration (E).

	(B) Change of speed in border area 2	(A) Mean speed in area 4	(A) Activity rate	(B) Change of sinuosity in border area 2	(E) Sinuosity in area 1
(A) Mean speed in area 4	<b>0.31</b> [0.25; 0.37] *				
(A) Activity rate in area 4	<b>0.10</b> [0.04; 0.16] *	<b>0.38</b> *			
(B) Change of sinuosity in border area 2	<b>0.11</b> [0.05; 0.17] *	<b>0.07</b> [0.01; 0.14] *	-0.12 [-0.18; -0.06] *		
(E) Sinuosity in area 1	-0.07 [-0.14; -0.01] *	<b>0.13</b> [0.07; 0.19] *	-0.16 [-0.22; -0.10] *	<b>0.38</b> [0.32; 0.44] *	
(E) Area explored in area 1	<b>0.11</b> [0.04; 0.16] *	0.01 [-0.04; 0.08]	<b>0.29</b> [0.23; 0.34] *	-0.28 [-0.34; -0.22] *	-0.56 [-0.61; -0.52] *

**Table 3.** Parameters from the first two principal components (PC1 and PC2) of the PCA for the behavioural variables measured. Component loadings represent the relationship between the principal components and the variables from which they are constructed. The personality trait category to which each variable belongs is indicated in brackets: activity (A), boldness (B) and exploration (E).

Parameter	PC1	PC2
Eigenvalue	1.87	1.54
Percentage of variance explained	31.23	25.58
Component loading		
(A) Mean speed in area 4	0.16	0.84
(A) Activity rate in area 4	0.43	0.60
(B) Change of speed in area 2	0.19	0.51
(B) Change of sinuosity in area 2	-0.56	0.34
(E) Area explored in area 1	0.81	-0.09
(E) Sinuosity in area 1	-0.81	0.27



**Figure 3.** Graphical representation of the first two axes of the PCA on individual values (grey points) for repeatable behavioural traits (in black type).

*Are the measured traits correlated with fitness-related traits?*

Active females (i.e. those with higher PC2 values) had significantly larger numbers of offspring and significantly longer tibias (Table 4). Higher rates of exploration (i.e. higher PC1 values) were not significantly

correlated with any of the fitness-related traits measured. None of the behavioural variables or personality scores was significantly correlated with longevity (Table 4).

**Table 4.** Phenotypic correlation between behavioural traits (behavioural variables and personality scores) and other life history traits (with Spearman's rank correlation coefficient  $\rho$  and 95% confidence intervals (between square brackets) calculated from 959 individual values). Correlation coefficients with confidence intervals excluding zero are shown in bold, and correlation coefficients that remained significantly different from zero after Benjamini and Hochberg correction are indicated with an asterisk. The personality trait category to which each variable belongs is indicated in brackets: activity (A), boldness (B) and exploration (E).

	Offspring number	Longevity	Tibia length
<b>Behavioural variables</b>			
(A) Mean speed in area 4	<b>0.20 [0.14; 0.26] *</b>	-0.05 [-0.12; 0.03]	<b>0.19 [0.12; 0.25] *</b>
(A) Activity rate in area 4	-0.01 [-0.08; 0.06]	-0.06 [-0.13; 0.02]	-0.07 [-0.13; 0.00]
(B) Change of speed in border area 2	<b>0.13 [0.06; 0.19] *</b>	-0.08 [-0.15; 0.00]	<b>0.16 [0.10; 0.21] *</b>
(B) Change of sinuosity in border area 2	<b>0.11 [0.04; 0.17] *</b>	0.002 [-0.07; 0.08]	0.05 [-0.01; 0.11]
(E) Area explored in area 1	-0.05 [-0.11; 0.01]	-0.05 [-0.13; 0.02]	-0.02 [-0.09; 0.04]
(E) Sinuosity in area 1	0.01 [-0.05; 0.07]	0.05 [-0.02; 0.13]	0.05 [-0.01; 0.11]
<b>Personality scores</b>			
Exploration score (PC1)	-0.01 [-0.07; 0.06]	-0.05 [-0.13; 0.03]	-0.03 [-0.09; 0.03]
Activity score (PC2)	<b>0.17 [0.10; 0.23] *</b>	-0.01 [-0.10; 0.07]	<b>0.15 [0.09; 0.21] *</b>

#### *Are the measured traits heritable?*

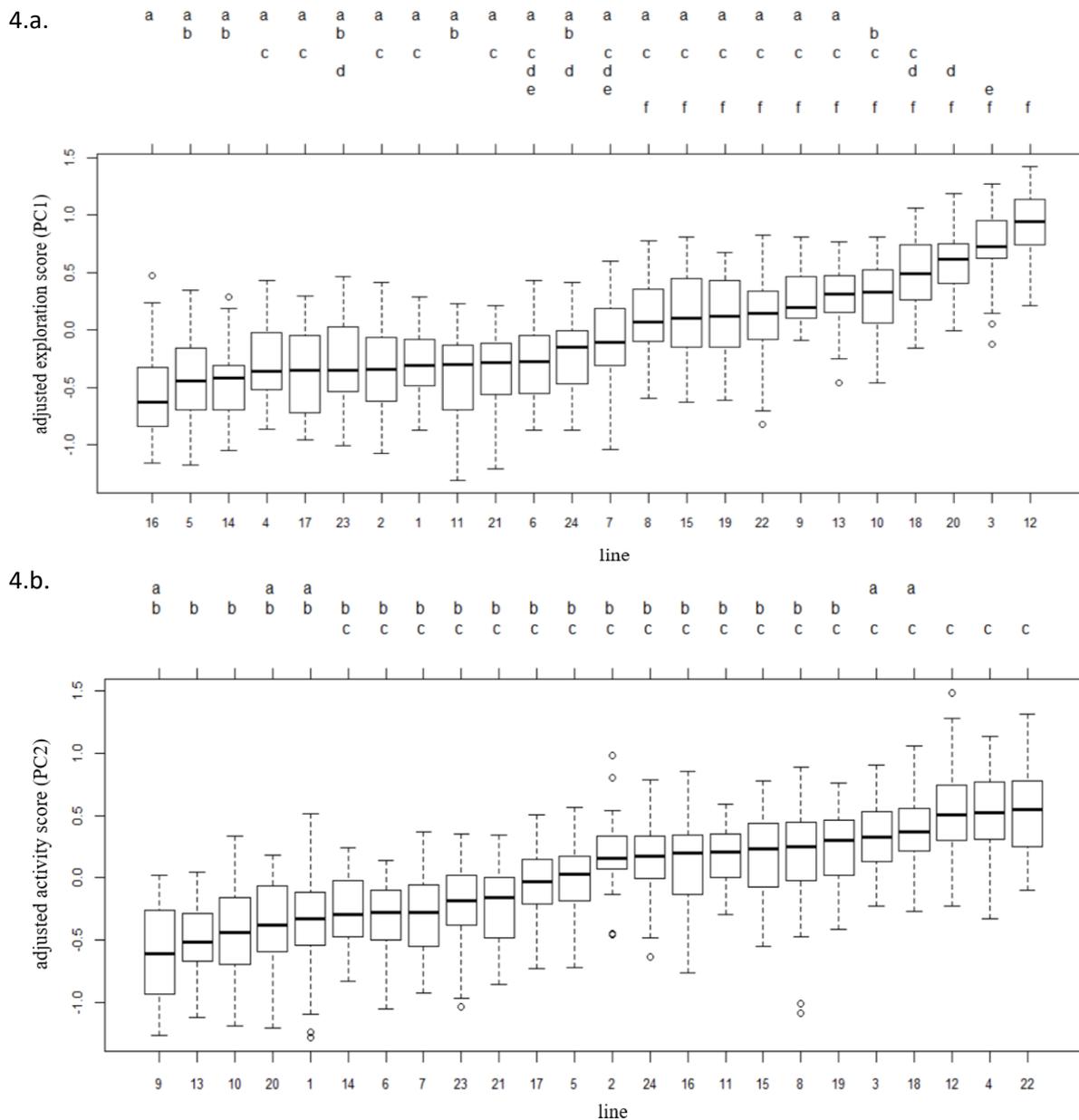
Broad-sense heritability estimates for behavioural traits and personality scores ranged from 0.01 to 0.11. Confidence intervals excluded zero for all traits linked to activity and exploration, whereas they included zero for the two traits linked to boldness (Table 5). Fitness-related traits (offspring number, tibia length and longevity) displayed broad-sense heritability ranging from 0.04 to 0.28, with all confidence intervals excluding zero (Table 5).

**Table 5.** Broad-sense heritability ( $H^2$ ) of traits measured with 95% confidence intervals (between square brackets). Heritability estimates are shown in bold if their 95% confidence interval did not include zero. The personality trait category to which each behavioural variable belongs is indicated in brackets: activity (A), boldness (B) and exploration (E).

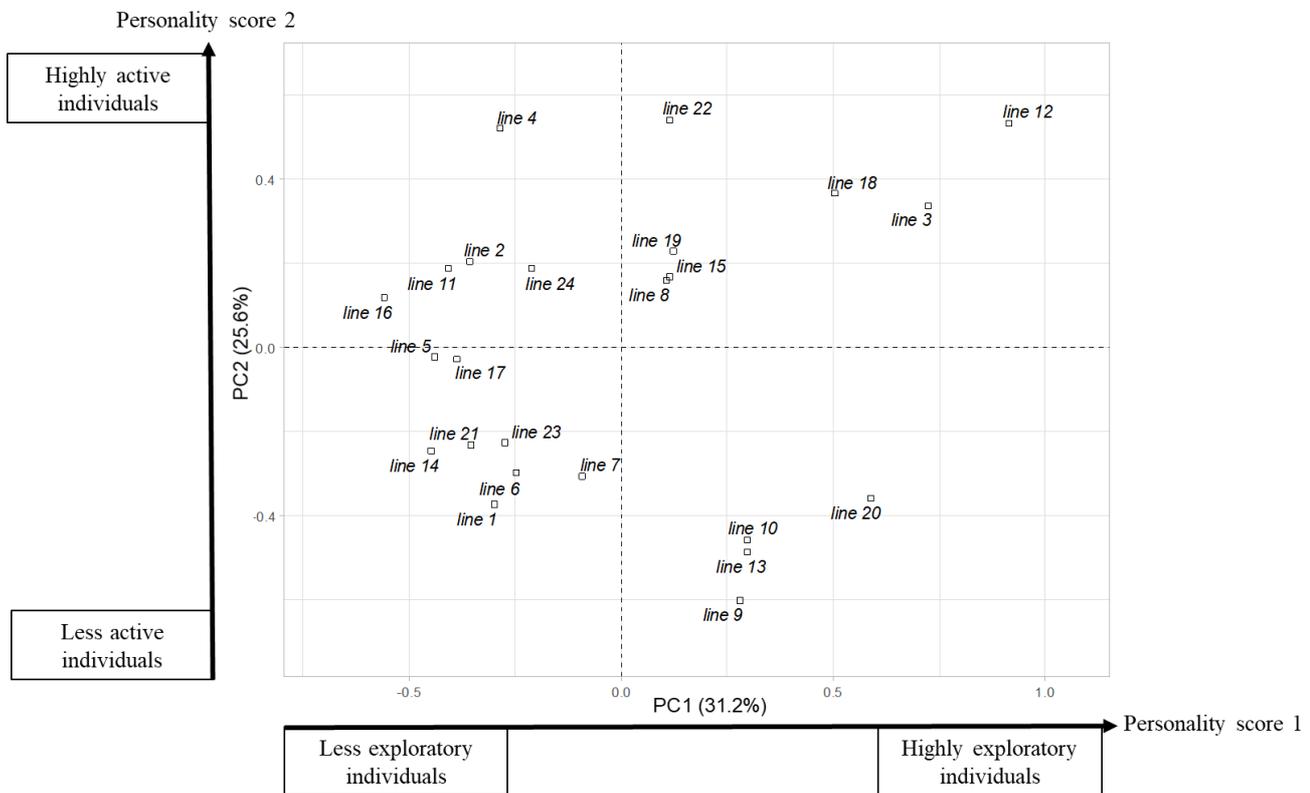
	$H^2$ [95% CI]
<b>Behavioural variables</b>	
(A) Mean speed in area 4	<b>0.11 [0.05; 0.18]</b>
(A) Activity rate in area 4	0.02 [0.00; 0.04]
(B) Change of speed in border area 2	0.01 [0.00; 0.03]
(B) Change of sinuosity in border area 2	0.01 [0.00; 0.03]
(E) Area explored in area 1	<b>0.06 [0.02; 0.10]</b>
(E) Sinuosity in area 1	<b>0.06 [0.02; 0.11]</b>
<b>Personality scores</b>	
Exploration score (PC1)	<b>0.08 [0.03; 0.13]</b>
Activity score (PC2)	<b>0.05 [0.02; 0.10]</b>
<b>Fitness-related traits</b>	
Offspring number	<b>0.12 [0.05; 0.19]</b>
Tibia length	<b>0.05 [0.01; 0.09]</b>
Longevity	<b>0.28 [0.14; 0.39]</b>

*Do personality traits differentiate between lines?*

We found significant differences in personality scores between lines (Figure 4.a and 4.b), and the 24 lines were distributed along the first two axes of the PCA (Figure 5). We were therefore able to distinguish between lines that were very active and exploratory (e.g., lines 3 and 12), and lines that were less active and exploratory (e.g., lines 14 and 21); we were also able to distinguish between lines that were very exploratory but not very active (e.g., lines 9 and 10) and lines that were active but not very exploratory (for example line 4).



**Figure 4.** Boxplot of the adjusted values of personality score 1 (Fig. 4.a) and personality score 2 (Fig. 4.b) after the elimination of variation due to individual, subline and session effects, and compact letter display after Tukey all-pair comparisons. Two lines with no letters in common are considered to be significantly different (with a p-value <0.05).



**Figure 5.** Distribution of the mean points for the 24 lines (centroids) along the first two axes of the PCA.

*Are personality traits genetically correlated with fitness-related traits?*

The only genetic correlation between personality scores and fitness-related traits that remained significant after FDR correction was the positive correlation between exploration score (PC1) and offspring number (Table 6).

**Table 6.** Genetic correlation between personality and other life history traits (Spearman's rank correlation coefficient, based on the trait estimates of 24 near-isogenic lines, with associated p-values in brackets). Correlation coefficients with confidence intervals excluding zero are shown in bold, and correlation coefficients that remained significantly different from zero after Benjamini and Hochberg correction are indicated with an asterisk. The personality trait category to which each behavioural variable belongs is indicated in brackets: activity (A), boldness (B) and exploration (E).

	Offspring number	Longevity	Tibia length
<b>Behavioural variables</b>			
(A) Mean speed in area 4	-0.16 [-0.54; 0.33]	-0.32 [-0.62; 0.06]	<b>0.51 [0.21; 0.70]</b>
(A) Activity rate in area 4	<b>-0.53 [-0.78; -0.14]</b>	0.15 [-0.28; 0.54]	-0.21 [-0.62; 0.28]
(B) Change of speed in border area 2	-0.03 [-0.44; 0.37]	<b>-0.45 [-0.72; -0.10]</b>	0.35 [-0.05; 0.63]
(B) Change of sinuosity in border area 2	0.29 [-0.11; 0.63]	0.15 [-0.31; 0.56]	0.19 [-0.20; 0.54]
(E) Area explored in area 1	<b>-0.60 [-0.79; -0.26] *</b>	0.01 [-0.40; 0.43]	-0.28 [-0.65; 0.16]
(E) Sinuosity in area 1	<b>0.63 [0.33; 0.82] *</b>	0.25 [-0.20; 0.62]	-0.03 [-0.43; 0.39]
<b>Personality scores</b>			
Exploration score 1 (PC1)	<b>-0.64 [-0.83; -0.29] *</b>	-0.09 [-0.52; 0.32]	-0.19 [-0.58; 0.24]
Activity score 2 (PC2)	-0.10 [-0.52; 0.39]	-0.22 [-0.66; 0.19]	<b>0.41 [0.01; 0.67]</b>

## Discussion

We investigated whether animal personality could be used to develop or improve phenotyping methods for the BCA *Trichogramma evanescens*. We first developed an automated phenotyping method based on automated pathway analysis, providing a set of behavioural trait measures that proved repeatable over time and heritable (i.e. personality traits). We then identified differences in life history strategies between individuals as behavioural traits were correlated together and combined them into personality scores, which were correlated with other life history traits. Finally, we observed differences in personality scores between the 24 genotypes of *T. evanescens* and found a negative genetic correlation between exploration and fecundity.

### ***Evidence of personality traits in Trichogramma evanescens***

Personality has never before been assessed in a species as small as *Trichogramma evanescens*. Based on other video-tracking studies in other species (Branson et al., 2009; Charalabidis, Dechaume-Moncharmont, Petit, & Bohan, 2017), we designed and developed a video-tracking approach measuring a large number of variables relating to the movements of *T. evanescens* individuals during their presence in the different areas (white, black and border areas) within an experimental arena. Here, we chose to work on seven variables that (i) could be calculated with methods commonly used in trajectory and movement studies (speeds, trajectory length and sinuosity estimates) (Mclean & Volponi, 2018) and (ii) we considered to be associated with some of the commonly defined personality traits defined by Réale et al. (2007): boldness, exploration and activity.

For each of the seven behavioural variables, we assessed repeatability, broad-sense heritability and phenotypic and genetic correlations between personality traits and between these traits and other life history traits, according to methods generally used in animal personality studies (Réale et al., 2007). For six of the seven behavioural variables, we observed significant repeatability (R) (values ranging from 0.10 to 0.35, Table 1). These six variables could therefore be considered as personality traits. The R values obtained were within the range of R values commonly observed for behavioural traits, although most were lower than the mean R value obtained for animal behaviour (0.35) (Bell et al., 2009). However, personality has rarely been studied in parasitoid insects, and a recent study on the parasitoid wasp *Venturia canescens* reported a similar R value for activity and a lower R value for exploration (about 0.10, whereas we obtained R values for exploration-related variables of 0.18 and 0.24 (Gomes et al., 2019)).

The broad-sense heritability of the variables (ranging from 0.06 to 0.11, Table 5) was lower than the mean value for animal behaviour (0.24) in the meta-analysis by Dochtermann et al. (2019). Stirling et al. (2002) found no significant differences in heritability between behavioural and life-history traits in their meta-analysis, whereas we found that heritability values for personality traits were lower than heritability values of two classical fitness-related traits (offspring number and longevity) in *T. evanescens* (Table 5).

Behavioural traits could be grouped together into two continuums or behavioural syndromes (Denis Réale et al., 2007; Sih et al., 2004; Sih, Cote, Evans, Fogarty, & Pruitt, 2012): a continuum extending from individuals with low levels of exploratory behaviour to highly exploratory individuals, and a continuum extending from individuals with low levels of activity to highly active individuals (Figure 3). Bold (or shy) behaviour and active behaviour have been shown to be correlated with fecundity traits in several species (Biro & Stamps, 2008), but rarely in insects (Monceau et al., 2017). In this study, we found a weak but significant phenotypic correlation between behavioural traits, fecundity and body length, as shy or active females produced more offspring, and had longer tibias (Table 4). The positive correlation between activity (with the variable “mean speed”) and the length of tibia is quite intuitive, as it should be easier for individuals with longer tibia to cover larger distance. Moreover, bigger females would have more energy to spend for both offspring production and activity. However, although these positive correlations might have been expected, they are equivocal in the literature and seem to depend on the function of personality traits in a given species (Biro & Stamps, 2008; Gu, Hughes, & Dorn, 2006). We can note that the variable for shyness on which we found a phenotypic correlation with fecundity and tibia length is the “change of speed in border area 2”, which is also directly linked with speed abilities. Finally, an analysis of genetic correlations showed that the lines with the most exploratory individuals had the smallest numbers of offspring (Table 6). These correlations seem to be compatible with the pace-of-life syndrome (POLS) hypothesis, a currently debated hypothesis (Royauté, Berdal, Garrison, & Dochtermann, 2018), according to which, behavioural traits are related to morphological, physiological and other life-history traits (Réale et al. 2010).

### ***Potential of personality traits for use in genetic improvement of biocontrol agents***

In this study, our aim was to evaluate the possibility of using personality traits as traits of interest in biological control, and of integrating these traits into genetic improvement programmes for the BCA *T. evanescens*. The six repeatable behavioural traits we measured were correlated with each other, and could be combined into two continuums. For each individual and continuum, we estimated a personality score

corresponding to the position of the individual along the continuum, a common method in animal personality studies (Mazué et al., 2015; Monceau et al., 2017). We found that it was possible to capture a large proportion of the behavioural trait variance with two scores (36.2% of the total variance explained by personality score 1, and 26.4% explained by personality score 2). This finding highlights the utility of calculating a few synthetic indices (or scores), rather than measuring large numbers of variables, to obtain relevant information for BC. We therefore systematically present our results considering all the traits individually and summarized as two personality scores.

The relevance of the behavioural traits or synthetic scores to the context of BC was demonstrated by the phenotypic correlations between these traits and scores and the traits classically measured in BC (fecundity, longevity and body length) (Hopper et al., 1993; Prezotti et al., 2004; Roitberg et al., 2001; Smith, 1996). In this study, active females (i.e. with high values for “mean speed in area 4” and “personality score 2”) produced more offspring and had longer tibias (Table 4). By contrast, we found that bold females (i.e. with low values for “change of speed in border area 2” and “change of sinuosity in border area 2”) produced a small number of offspring (Table 4). In several species, activity and boldness behaviours have been shown to be correlated with traits of ecological importance, such as dispersal (Sih et al., 2004), which is also a trait linked to field efficiency in BC (Fournier & Boivin, 2000). Our results indicate that active females produce more offspring, which is predictive of a high degree of efficiency in rearing conditions and, in the case of parasitoids, in the field. Note, however, that we did not assess survival or body condition in the offspring. The same females also displayed shy behaviour. The impact of a shy behaviour on an individual’s field efficiency would depend on the agrosystem conditions. Indeed, in the presence of high densities of predators intraguild predation may occur (Bennett, Gillespie, Shipp, & VanLaerhoven, 2009; Dumont et al., 2018). In this scenario, shy parasitoid individuals (i.e. the intraguild prey) might be less predated as they might be less willing to take risks, compared to bold individuals. However, in situations where intraguild predation is not a challenge, bolder individuals, more willing to take risks, could be faster in finding resources (i.e. egg patches in the case of *Trichogramma* species). Therefore, further studies are required to assess the full ecological relevance of the lines we studied in BC. The relevance of the variables measured will be confirmed only if they are shown to be correlated with BC performance in industrial and field and/or greenhouse conditions.

Most of our data analyses aimed to evaluate the added value of the measured behavioural traits for genetic improvement strategies, breeding programs. We found that personality scores differ among isogenic lines (Figure 4.a. and Figure 4.b.) and that these differences highlight contrasted behaviours, as evidenced by their distribution along the two personality scores in Figure 5. This may make it possible to differentiate between these behaviours and to select for them, should they prove relevant in terms of BC efficiency. We also observed a negative genetic correlation between the personality score relating to exploration and offspring production. It will probably be important to take this trade-off into account in BC, as it may oppose performance in rearing and performance in the field. Indeed, as for activity and boldness, exploration behaviours are also correlated with traits linked to field efficiency in BC, such as dispersal (Fournier & Boivin, 2000; Sih et al., 2004).

Given these results, and the ease with which all the traits can be assessed and personality scores obtained through short (90 seconds) automated video-tracking measurements, the new method described here may provide useful criteria for the selection of candidate BCA taxa (populations, strains, sibling species, etc.) or for quality control purposes. However, the high level of intra-isogenic line variability observed (Figure 4.a and

Figure 4.b), accounting for the relatively low broad-sense heritability of the traits and scores (between 0.01 and 0.11; Table 5), constrains the use of this method, as it may be necessary to phenotype large numbers of individuals for reliable comparisons between taxa or reared populations. The low heritability also constitutes an obstacle to the implementation of ambitious experimental evolution programmes. Oriented experimental evolution may be fastidious for traits displaying such a high degree of environmentally induced variability. As a comparison, breeding programmes for livestock animals generally make use of traits with higher heritability. Heritability values for morphological, physiological, behavioural or other traits linked to fitness and considered in these breeding programmes generally range from 0.17 to 0.70 in sheep, pigs, cows and fish (Juengel et al., 2019; Kavlak & Uimari, 2019; Moretti, de Rezende, Biffani, & Bozzi, 2018; Vargas Jurado, Leymaster, Kuehn, & Lewis, 2016). However, in order to select traits with low heritability values, the method of genomic selection is already used for livestock animals (e.g. Hayes, Bowman, Chamberlain, & Goddard, 2009). This method is based on the phenotyping and genotyping of a high number of individuals in order to establish a statistical equation between the genotype and the phenotype. Based on this equation, it is then possible to predict the phenotype of an individual, knowing only its genotype (Hayes et al., 2009). This method has never been applied to BCA, but has been recently suggested as a promising application to BCA selection (Leung et al., 2020), and could help considering behavioural – and personality – traits in BCA selection programs.

## Conclusion

In conclusion, the use of methods and concepts of animal personality to develop phenotyping methods and associated data analyses for BC led to the rapid phenotyping of traits rarely used in BC that were repeatable, heritable and correlated with fitness-related traits. Our results also provide support to investigate the interest of animal personality in other BCA species (parasitoids or predators). However, it will be possible to consider the actual potential of these traits and of the phenotyping method satisfactory only after investigating the relationships between the laboratory-measured traits and BC performance indices in real BC situations, in industrial production settings or in field releases. This first study has driven the launch of large-scale field experiments, which are currently underway and aim to generate field-release performance indices.

## Data accessibility

Data tables and code needed to re-do the analyses and figures are available online on Zenodo (<http://doi.org/10.5281/zenodo.4058218>).

## Acknowledgements

We would like to thank all the members of staff at Institut Sophia Agrobiotech who helped us when we were overwhelmed by the sheer numbers of *Trichogramma* individuals in our experimental tubes, including Léa Tregoat-Bertrand in particular. Special thanks to Maxime Dahirel for helpful advice for statistical analysis,

and to Morgane Bequet-Rennes and Simon Vaïsse, who contributed to this study by running previous experiments that led to our decision to design this new phenotyping assay. We thank the biocontrol company BIOLINE, in particular Paloma Martinez and Benoît Franck, and the INRAE biological resource centre “Egg-Parasitoids Collection” (CRB EP-Coll, Sophia Antipolis) for providing field-sampled populations for the establishment of some of the isogenic lines used in this study. We thank the Microscopy Platform of the Sophia Agrobiotech Institute, INRA, UNS, CNRS, UMR 1355-7254, INRA PACA, Sophia Antipolis for providing access to instruments and technical advice. This work was funded by the the French “Agence Nationale de la Recherche” under the “Investissements d’Avenir UCAJEDI” project with reference n ° ANR-15-IDEX-01. Silène Lartigue received financial support from the French Ministry in charge of Agriculture. Version 4 of this preprint has been peer-reviewed and recommended by Peer Community In Ecology (<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100069>). We thank Marta Montserrat, Bart A. Pannebakker, François Dumont, Joshua Patrick Byrne and Ana Pimenta Goncalves Pereira for their thoughtful comments.

## Conflict of interest disclosure

The authors of this article declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article. Jérôme Moreau, François-Xavier Dechaume-Moncharmont and Vincent Calcagno belong to the panel of *PCI Ecology* recommenders.

## References

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with imageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36–41.
- Amat, I., Desouhant, E., Gomes, E., Moreau, J., & Monceau, K. (2018). Insect personality: what can we learn from metamorphosis? *Current Opinion in Insect Science*, 27, 46–51.
- Ayvaz, A., Karasu, E., Karabörklü, S., Tunçbilek, A. Ş. (2008). Effects of cold storage, rearing temperature, parasitoid age and irradiation on the performance of *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Stored Products Research*, 44, 232–240.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771–783.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289–300.
- Bennett, J. A., Gillespie, D. R., Shipp, J. L., & VanLaerhoven, S. L. (2009). Foraging strategies and patch distributions: Intraguild interactions between *Dicyphus hesperus* and *Encarsia formosa*. *Ecological Entomology*, 34(1), 58–65.

- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(7), 361–368.
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., ... Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4), 183–192.
- Branson, K., Robie, A. A., Bender, J., Perona, P., & Dickinson, M. H. (2009). High-throughput ethomics in large groups of *Drosophila*. *Nature Methods*, 6(6), 451–457.
- Briese, D. T. (2000). Classical biological control. *Australian Weed Management Systems*, 161–192.
- Charalabidis, A., Dechaume-Moncharmont, F. X., Petit, S., & Bohan, D. A. (2017). Risk of predation makes foragers less choosy about their food. *PLoS ONE*, 12(11), 1–18.
- Cônsoli, F. L., & Parra, J. R. P. (1995). Effects of constant and alternating temperatures on *Trichogramma galloi* Zucchi (Hym., Trichogrammatidae) biology II.-parasitism capacity and longevity. *Journal of Applied Entomology*, 119, 667–670.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., & Sih, A. (2010). Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1687), 1571–1579.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Reale, D., & Wright, J. (2009). Behavioural reaction norms : animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(2), 81–89.
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., Anderson Bernal, M., Dalos, J., & Royauté, R. (2019). The heritability of behavior: a meta-analysis. *Journal of Heredity*, 110(4), 403–410.
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2014). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798).
- Dumont, F., Aubry, O., & Lucas, E. (2018). From evolutionary aspects of zoophytophagy to biological control. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1–15.
- Dumont, F., Réale, D., & Lucas, E. (2017). Isogroup selection to optimize biocontrol increases cannibalism in omnivorous (Zoophytophagous) bugs. *Insects*, 8(3).
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387–400.
- Fournier, F., & Boivin, G. (2000). Comparative dispersal of *Trichogramma evanescens* and *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in relation to environmental conditions. *Population Ecology*, 29(1), 55–63.
- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., ... Toulmin, C. (2010). Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, 327, 812–818.
- Gomes, E., Desouhant, E., & Amat, I. (2019). Evidence for risk-taking behavioural types and potential effects on resource acquisition in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 154, 17–28.

- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, *127*(1), 45–86.
- Gu, H., Hughes, J., & Dorn, S. (2006). Trade-off between mobility and fitness in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae). *Ecological Entomology*, *31*(1), 68–74.
- Hartig, F. (2019). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=DHARMA>
- Hassan, S. A. (1993). The mass rearing and utilization of *Trichogramma* to control lepidopterous pests, achievements and outlook. *Pesticide Science*, *37*, 387–391.
- Hayes, B. J., Bowman, P. J., Chamberlain, A. J., & Goddard, M. E. (2009). Invited review: Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. *Journal of Dairy Science*, *92*(2), 433–443.
- Hervé, M. (2020). RVAideMemoire: testing and plotting procedures for biostatistics. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=RVAideMemoire>
- Hopper, K. R., Roush, R. T., & Powell, W. (1993). Management of genetics of biological-control introductions. *Annual Review of Entomology*, *38*, 27–51.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, *50*(3), 346–363.
- Juengel, J. L., Hickey, S. M., Clarke, S. M., Cullen, N. G., McEwan, J. C., & Dodds, K. G. (2019). Heritability of ram mating success in multi-sire breeding situations. *Animal*, *13*(5), 917–923.
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2019). factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=factoextra>
- Kavlak, A. T., & Uimari, P. (2019). Estimation of heritability of feeding behaviour traits and their correlation with production traits in Finnish Yorkshire pigs. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *136*(6), 484–494.
- Kralj-fiser, S., & Schuett, W. (2014). Studying personality variation in invertebrates : why bother ? *Animal Behaviour*, *91*, 41–52.
- Kruitwagen, A., Beukeboom, L. W., & Wertheim, B. (2018). Optimization of native biocontrol agents, with parasitoids of the invasive pest *Drosophila suzukii* as an example. *Evolutionary Applications*, *11*(9), 1473–1497.
- Le, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, *25*(1), 1–18.
- Leung, K., Ras, E., Ferguson, K. B., Ariëns, S., Babendreier, D., Bijma, P., ... Pannebakker, B. A. (2020). Next-generation biological control: the need for integrating genetics and genomics. *Biological Reviews*, *95*(6), 1838–1854.
- Lirakis, M., & Magalhães, S. (2019). Does experimental evolution produce better biological control agents? A critical review of the evidence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *167*(7), 584–597.

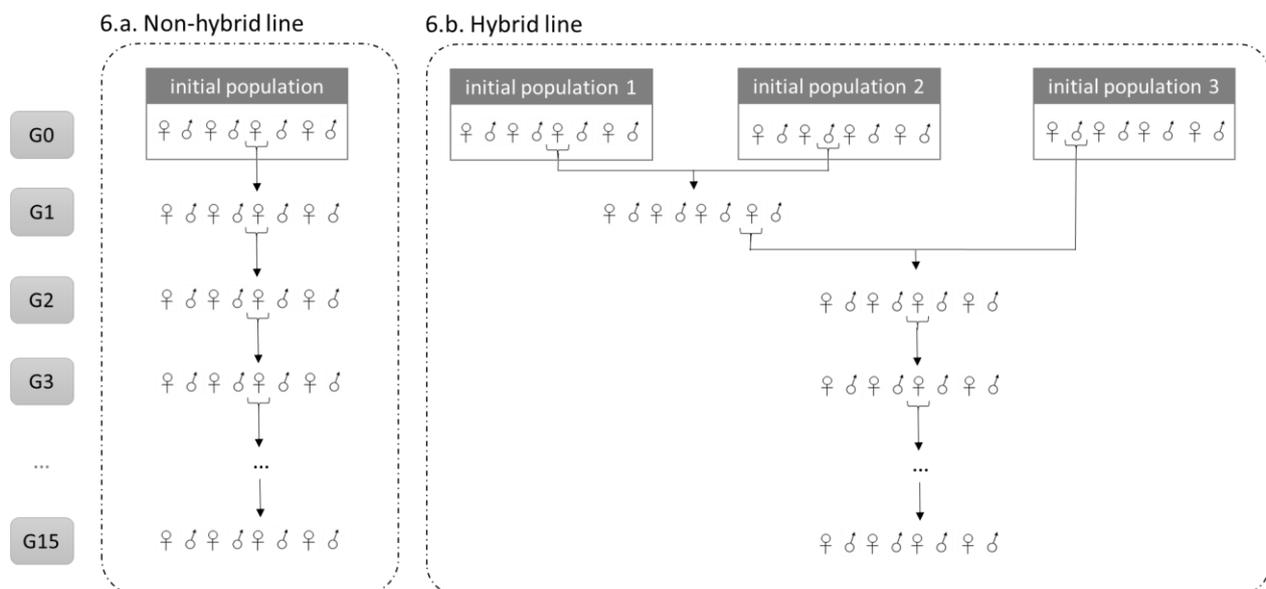
- Lommen, S. T. E., Jong, P. W. De, & Pannebakker, B. A. (2017). It is time to bridge the gap between exploring and exploiting: prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimize arthropods for augmentative pest control – a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *168*, 108–123.
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Mackauer, M. (1976). Genetic problems in the production of biological control agents. *Annual Review of Entomology*, *21*(1), 369–385.
- Mazué, G. P. F., Dechaume-Moncharmont, F. X., & Godin, J. G. J. (2015). Boldness-exploration behavioral syndrome: Interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behavioral Ecology*, *26*(3), 900–908.
- McClean, D. J., & Volponi, M. A. S. (2018). trajr: An R package for characterisation of animal trajectories, 440–448
- Michalko, R., Pekár, S., & Entling, M. H. (2019). An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. *Oecologia*, *189*(1), 21–36.
- Mills, Nicholas J., & Kean, J. M. (2010). Behavioral studies, molecular approaches, and modeling: methodological contributions to biological control success. *Biological Control*, *52*(3), 255–262.
- Mills, Nick J., & Wajnberg, E. (2008). Optimal foraging behaviour and efficient biological control methods. *Behavioural Ecology of Insect Parasitoids—From Theoretical Approaches to Field Applications*, 3–30.
- Monceau, K., Dechaume-Moncharmont, F. X., Moreau, J., Lucas, C., Capoduro, R., Motreuil, S., & Moret, Y. (2017). Personality, immune response and reproductive success: an appraisal of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, *86*, 932–942.
- Moretti, R., de Rezende, M. P. G., Biffani, S., & Bozzi, R. (2018). Heritability and genetic correlations between rumination time and production traits in Holstein dairy cows during different lactation phases. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *135*(4), 293–299.
- Nachappa, P., Margolies, D. C., Nechols, J. R., & Campbell, J. F. (2011). Variation in predator foraging behaviour changes predator-prey spatio-temporal dynamics. *Functional Ecology*, *25*(6), 1309–1317.
- Nachappa, P., Margolies, D. C., Nechols, J. R., & Morgan, T. J. (2010). Response of a complex foraging phenotype to artificial selection on its component traits. *Evolutionary Ecology*, *24*(4), 631–655.
- Nakagawa, S., & Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: A practical guide for biologists. *Biological Reviews*, *82*(4), 591–605.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, *85*, 935–956.
- Prezotti, L., Parra, J. R. P., Vencovsky, R., Coelho, A. S. G., & Cruz, I. (2004). Effect of the size of the founder population on the quality of sexual populations of *Trichogramma pretiosum*, in laboratory. *Biological Control*, *30*(2), 174–180.
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>

- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1560), 4051–4063.
- Réale, Denis, Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318.
- Robin, D. C., & Marchand, P. A. (2020). Macroorganismes de biocontrôle en France, état des lieux. *Innovations Agronomiques*, 79, 425–439.
- Roitberg, B. D. (2007). Why pest management needs behavioral ecology and vice versa. *Entomological Research*, 37, 14–18.
- Roitberg, B. D., Boivin, G., & Vet, L. E. M. (2001). Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. *The Canadian Entomologist*, 133, 429–438.
- Royauté, R., Berdal, M. A., Garrison, C. R., & Dochtermann, N. A. (2018). Paceless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72–64.
- Royauté, R., Buddle, C. M., & Vincent, C. (2014). Interpopulation Variations in Behavioral Syndromes of a Jumping Spider from Insecticide-Treated and Insecticide-Free Orchards. *Ethology*, 120(2), 127–139.
- Schöller, M., & Hassan, S. A. (2001). Comparative biology and life tables of *Trichogramma evanescens* and *T. cacoeciae* with *Ephestia elutella* as host at four constant temperatures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98(1), 35–40.
- Sforza, R. (2010). Recherche et évaluation des candidats pour la lutte biologique classique. In *La lutte biologique. Vers de nouveaux équilibres écologiques* (Quae-Educa, pp. 280–285).
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378.
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15, 278–289.
- Smith, S. M. (1996). Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology*, 41, 375–406.
- Stirling, D. G., Reale, D., & Roff, D. A. (2002). Selection, structure and the heritability of behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 277–289.
- Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1639–1644.
- Suverkropp, B. P., Bigler, F., & Van Lenteren, J. C. (2001). Temperature influences walking speed and walking activity of *Trichogramma brassicae* (Hym., Trichogrammatidae). *Journal of Applied Entomology*, 125(6), 303–307.
- Tabone, E., Bardon, C., Desneux, N., & Wajnberg, E. (2010). Parasitism of different *Trichogramma* species and strains on *Plutella xylostella* L. on greenhouse cauliflower. *Journal of Pest Science*, 83(3), 251–256.
- Thibierge. (2015). *Innovations Agronomiques* 46 (2015), 27-37, 46, 27–37.

- van Lenteren, J. C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: Plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57(1), 1–20.
- van Ooers, K., & Sinn, D. L. (2011). Toward a basis for the phenotypic gambit: Advances in the evolutionary genetics of animal personalities. In *From genes to animal behavior* (pp. 165–183). Springer, Tokyo.
- Vargas Jurado, N., Leymaster, K. A., Kuehn, L. A., & Lewis, R. M. (2016). Estimating heritability of wool shedding in a cross-bred ewe population. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 133(5), 396–403.
- Wajnberg, E. (2004). Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how? In *Genetics, Evolution and Biological Control*.
- Wajnberg, E. (2009). Genetics of the behavioral ecology of egg parasitoids. In *Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma* (pp. 149–165). Springer, Dordrecht.
- Wajnberg, E., Bernstein, C., & Alphen, J. J. M. Van. (2008). *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Blackwell Publishing.
- Wajnberg, E., Curty, C., & Jervis, M. (2012). Intra-population genetic variation in the temporal pattern of egg maturation in a parasitoid wasp. *PLoS ONE*, 7(9).
- Wajnberg, E., Roitberg, B. D., & Boivin, G. (2016). Using optimality models to improve the efficiency of parasitoids in biological control programmes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158, 2–16.
- Willer, H., & Lernoud, J. (2019). *The world of organic agriculture: Statistics and emerging trends 2019*. Bonn.
- Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities : consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452–461.

## Appendix

The initial populations were established from individuals sampled in different parts of France, from 2010 to 2016, by the INRAE “Egg-Parasitoids Collection” (CRB EP-Coll, Sophia Antipolis) biological resource centre or the company Bioline AgroSciences Ltd. The genetic and phenotypic differences between these populations were not known. As a means of obtaining populations with low levels of genetic variability, we established 14 lines from the initial populations, by brother x sister crossing over 15 generations (Figure 6.a.). As a means of obtaining lines with mixed genetic backgrounds, we established 10 lines from a mixture of three initial field-sampled populations. We achieved this by mating one virgin female from a first population with one virgin male from a second population. We then selected a virgin female from their offspring and mated it with a virgin male from a third population (Figure 6.b.). Over the next 13 generations, we performed inbred crosses, as explained above. The experiments described in this study were performed with these 24 lines.



**Figure 6.** Crossing design for non-hybrid (Fig. 6.a) and hybrid (Fig. 6.a) lines, over 15 generations (G1 to G15).

**Table 7.** Details on the origins and creation of the lines. Individuals were sampled by the INRAE “Egg-Parasitoids Collection” (CRB EP-Coll, Sophia Antipolis) biological resource centre or the company Bioline AgroSciences Ltd.

Line number	Line type	Number of inbred crosses	Initial population (ip)	Origin	Details of capture					Host plant name		
					Year	Longitude	Latitude	Altitude	Site (county)			
1	Non-hybrid	15	A	CRB	2015	7.36	48.20	210	-	<i>Olea europaea</i>		
2	Non-hybrid	15	B	CRB	2015	4.96	45.52	222	-	<i>Cydonia oblonga</i>		
3	Non-hybrid	15	D	CRB	2016	0.89	45.20	109	-	<i>Ulmus sp.</i>		
4	Non-hybrid	15	E	CRB	2016	0.89	45.20	109	-	<i>Ligustrum sp.</i>		
5	Non-hybrid	15	F	CRB	2016	0.89	45.20	109	-	<i>Diospyros kaki</i>		
6	Non-hybrid	7	H	CRB	2016	4.93	44.98	180	-	<i>Malus sp.</i>		
7	Non-hybrid	15	N	CRB	2016	-0.78	43.49	70	-	<i>Solanum lycopersicum</i>		
8	Non-hybrid	7	P	CRB	2016	6.50	43.96	899	-	<i>Prunus spinosa</i>		
9	Non-hybrid	7	Q	CRB	2015	3.58	45.67	628	-	<i>Prunus sp.</i>		
10	Non-hybrid	7	BIO_XA	BIOLINE	2010	-	-	-	Saint Jeannet (06)	-		
11	Non-hybrid	15	BIO_XE	BIOLINE	2013	-	-	-	Tanneron (83)	-		
12	Non-hybrid	7	BIO_XF	BIOLINE	2012	-	-	-	Maleville (12)	-		
13	Non-hybrid	15	BIO_XH	BIOLINE	2013	-	-	-	Fourques (30)	-		
14	Non-hybrid	7	BIO_XK	BIOLINE	2013	-	-	-	Vernoux (07)	-		
15	Hybrid	13	ip 1	F	CRB	2016	0.89	45.20	109	-	<i>Diospyros kaki</i>	
			ip 2	P	CRB	2016	6.50	43.96	899	-	<i>Prunus spinosa</i>	
			ip 3	O	CRB		43.49	-0.78	70	-	<i>Solanum tuberosum</i>	
16	Hybrid	13	ip 1	E	CRB	2016	0.89	45.20	109	-	<i>Ligustrum sp.</i>	
			ip 2	J	CRB	2016	43.77	7.18	178	-	<i>Vitis sp.</i>	
			ip 3	N	CRB	2016	-0.78	43.49	70	-	<i>Solanum lycopersicum</i>	
17	Hybrid	13	ip 1	H	CRB	2016	4.93	44.98	180	-	<i>Malus sp.</i>	
			ip 2	A	CRB	2015	7.36	48.20	210	-	<i>Olea europaea</i>	
			ip 3	L	CRB		6.94	43.61	519	-	<i>Calicotome spinosa</i>	
18	Hybrid	13	ip 1	B	CRB	2015	4.96	45.52	222	-	<i>Cydonia oblonga</i>	
			ip 2	D	CRB	2016	0.89	45.20	109	-	<i>Ulmus sp.</i>	
			ip 3	M	CRB		-0.78	43.49	70	-	<i>Olea europaea</i>	
19	Hybrid	13	ip 1	G	CRB		43.83	6.55	731	-	<i>Calicotome spinosa</i>	
			ip 2	Q	CRB	2015	3.58	45.67	628	-	<i>Prunus sp.</i>	
			ip 3	K	CRB		6.83	43.78	-	-	<i>Rosa canina</i>	
20	Hybrid	13	ip 1	BIO_XB	BIOLINE	2012	-	-	-	Cliousclat (26)	-	
			ip 2	BIO_XL	BIOLINE	2013	-	-	-	-	Douville (24)	-
			ip 3	BIO_XH	BIOLINE	2013	-	-	-	-	Fourques (30)	-
21	Hybrid	13	ip 1	BIO_XE	BIOLINE	2013	-	-	-	Tanneron (83)	-	
			ip 2	BIO_XI	BIOLINE	2013	-	-	-	-	Fourques (30)	-
			ip 3	BIO_XK	BIOLINE	2013	-	-	-	-	Vernoux (07)	-
22	Hybrid	13	ip 1	BIO_XG	BIOLINE	2012	-	-	-	Seillans (83)	-	
			ip 2	BIO_XF	BIOLINE	2012	-	-	-	-	Maleville (12)	-
			ip 3	BIO_XB	BIOLINE	2012	-	-	-	-	Cliousclat (26)	-
23	Hybrid	13	ip 1	BIO_XH	BIOLINE	2013	-	-	-	Fourques (30)	-	
			ip 2	BIO_XC	BIOLINE	2011	-	-	-	-	Mollèges (13)	-
			ip 3	BIO_XL	BIOLINE	2013	-	-	-	-	Douville (24)	-
24	Hybrid	13	ip 1	BIO_XJ	BIOLINE	2013	-	-	-	Vernoux (07)	-	
			ip 2	BIO_XA	BIOLINE	2010	-	-	-	-	Saint Jeannet (06)	-
			ip 1	BIO_XI	BIOLINE	2013	-	-	-	-	Fourques (30)	-



## CHAPITRE III :

Intérêt d'utiliser la personnalité pour prédire  
l'efficacité des agents de lutte biologique à  
contrôler les ravageurs en champ



Dans le chapitre précédent, nous avons montré qu'il est possible de mesurer chez *T. evanescens* des différences comportementales entre les individus qui sont répétables, et nous avons caractérisé des individus provenant de 24 lignées isogéniques. Nous avons montré que l'activité et l'exploration chez *T. evanescens* présentent une part héritable, et avons mis en évidence l'existence d'un compromis évolutif entre l'exploration et la fécondité. Cette précédente étude constitue une première étape à la considération de ces traits comportementaux comme nouveaux critères de sélection des agents de lutte biologique et ouvre la voie à de nouvelles opportunités pour améliorer la lutte biologique. Cependant, le réel intérêt de la prise en compte de la personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique repose sur le lien entre personnalité et (i) capacités à être élevé en masse et/ou (ii) efficacité à contrôler les ravageurs en champ. Ainsi, ce chapitre II franchit une étape supplémentaire vers une preuve de concept en étudiant l'influence des traits de personnalité de lignées isogéniques sur les caractéristiques mesurées au champ. Ces caractéristiques ne représentent pas encore directement l'efficacité de lutte biologique mais y sont très probablement corrélées.

Je présente dans ce chapitre les expérimentations menées afin de mesurer pour les 23 lignées susmentionnées un nombre de patches d'hôtes parasités sur chaque site de lâcher et les distances parcourues entre le point de lâcher et les points d'oviposition. Nous avons également comparé l'influence des traits de personnalité sur ces variables de terrain à celle d'autres traits d'histoire de vie classiquement mesurés en laboratoire (fécondité, longévité, taille). Nous avons également déterminé si une variable synthétisant l'ensemble des mesures de labos était plus explicative que les traits de personnalité seuls ou les autres traits phénotypiques seuls. Nous avons enfin discuté les perspectives que nos résultats apportent concernant l'intégration des traits de personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique afin d'améliorer leur efficacité.

Ce chapitre prend la forme d'un article qui sera prochainement soumis à la revue *Evolutionary Applications*. Il comporte également une partie annexe dans laquelle est présenté le protocole mis en place pour développer les marqueurs microsatellites qui nous ont permis d'attribuer à chaque individu récupéré sur le terrain la lignée à laquelle il appartenait.

**ARTICLE 2 : Interest of using personality traits rather than life-history traits to predict  
dispersion of field-released populations in the biocontrol agent *Trichogramma  
evanescens*.**

Silène Lartigue<sup>a,b,c</sup>, Didier Crochard<sup>b</sup>, Laurent Lamy<sup>b</sup>, Laurent Kremmer<sup>b</sup>, Natacha Bosshard<sup>b</sup>,  
Hyacinthe Philippo<sup>b</sup>, Léa Tregogat-Bertrand<sup>b</sup>, Camille Duraj<sup>b</sup>, Paloma Martinez-Rodriguez<sup>d</sup>,  
Benoit Frank<sup>d</sup>, Géraldine Groussier<sup>b</sup>, Philippe Louâpre<sup>c</sup>, François-Xavier Dechaume-  
Moncharmont<sup>e</sup>, Jérôme<sup>c,f</sup> Moreau, Thibaut Malausa<sup>b</sup>

<sup>a</sup> ENGREF AgroParisTech, Paris, France

<sup>b</sup> UMR Institut Sophia Agrobiotech, INRAE, UCA, CNRS, Sophia Antipolis, France

<sup>c</sup> UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard  
Gabriel, 21000 Dijon, France

<sup>d</sup> Bioline Agrosience, Valbonne, France

<sup>e</sup> Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, F-  
69622, Villeurbanne, France

<sup>f</sup> Centre d'Études Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS & La Rochelle Université, 79360  
Villiers-en-bois, France

\* **Corresponding author:** S. Lartigue, UMR Institut Sophia Agrobiotech, INRAE, UCA,  
CNRS, Sophia Antipolis, France. E-mail address: [silene.lartigue@gmail.com](mailto:silene.lartigue@gmail.com)

## **Introduction**

Animal personality refers to inter-individual behavioural differences that are consistent over time and context (Réale et al., 2007). In a wide variety of taxa, an increasing number of studies over the last decades has described that some individuals in a population are consistently more active or more willing to display an exploratory or risk-taking behaviour than others (Amat, Desouhant, Gomes, Moreau, & Monceau, 2018; Bell et al., 2009; Dingemanse et al., 2009; Gosling, 2001; Kralj-fiser & Schuett, 2014; Mazué, Dechaume-Moncharmont, & Godin, 2015; Monceau et al., 2017; Réale et al., 2007; Sih et al., 2004; van Ooers & Sinn, 2011). Five main categories of personality traits have been described : boldness, exploration, activity, aggressiveness and sociability (Réale et al., 2007). At a population or species level, animal personality studies frequently define behavioural syndromes resulting from a set of correlated personality traits (Sih et al., 2004).

Animal personality has many implications in ecology and evolution as (i) these behavioural syndromes are often linked to other life-history traits such as fecundity, growth and mortality, but also in morphological or physiological traits (Biro & Stamps, 2008, 2010; Réale, Garant, et al., 2010; Wolf & Weissing, 2012) and (ii) behavioural individual differences can display significant heritability (Dochtermann, Schwab, & Sih, 2014; Stirling et al., 2002). Therefore, personality can affect ecological and evolutionary processes such as population densities, biological invasions, interspecific interactions, etc. (Sih et al., 2012; Wolf & Weissing, 2012). The recent theory of pace-of-life syndrome (POLS) suggests that behavioural individual differences are related to morphological, physiological and other life-history traits, along a slow to fast pace-of-life continuum (Réale et al. 2010). Moreover, individual behavioural differences within a population may trigger non-random interactions between behavioural types (shy versus bold, non-aggressive versus aggressive, etc.) and lead to differences in spatial movement traits such as distribution within habitats, dispersal or invasion

(Cote, Fogarty, Weinersmith, Brodin, & Sih, 2010; Wolf & Weissing, 2012). Besides, personality traits have impacts on ecosystem biodiversity, as (i) they influence trophic interactions in ecosystems and (ii) populations with high variation in personality traits tend to be more stable and persistent (Réale et al., 2007; Wolf & Weissing, 2012). For instance, these populations may be less vulnerable to environmental change, and as they display a large panel of behavioural types, there are chances that one of these is suited to the novel conditions. Despite the importance of animal personality in these evolutionary and ecology processes, individual differences in behaviour are largely neglected in the field of ecology and biodiversity management, including pest management.

Biological control (BC) is one of the applied context in which considering and managing personality traits could be valuable (Sih et al., 2012). BC refers to the use or management of agents (BCA) such as bacteria, predatory or parasitoid insects, to control crop pest populations (Eilenberg et al., 2001). The increasing demand for such methods (Godfray et al., 2010; van Lenteren, 2012) is a current challenge for research and innovation as new approaches to select and use efficient BCA are key to their success (Lommen et al., 2017). To choose an optimal BCA, several traits of interest for BC can be taken into account. These BC traits must be measurable with phenotyping in laboratory or industrial settings, and must be related to the performance of BCA: (i) to their efficiency in the field to control pest populations, (ii) to their potential impact on local biodiversity and (iv) their ability to be mass-reared, stored and carried in industrial conditions (Kruitwagen et al., 2018; Sforza, 2010). Personality traits offer opportunities for genetic improvement of BCA. Indeed, they tackle several key weaknesses of current practices. First, they offer the opportunity to phenotype behavioural traits that have been neglected by practitioners so far, despite their likely influence on BC efficiency (Mills & Kean, 2010; Roitberg, 2007; Wajnberg et al., 2008). Second, while BC programmes generally consider average trait values for a species or a population, animal personality approaches take

into account inter-individual variations which would enable to more wisely choose the genotypes, strains or populations to be used as BCA (Kruitwagen et al., 2018; Lommen et al., 2017). Third, phenotyping combination of traits (i.e. syndromes *sensu* animal personality concepts) instead of considering phenotypic traits individually, could help better take into account trade-offs or life-history strategies that influence BC efficiency (Kruitwagen et al., 2018).

Assessing the perspectives open by the personality phenotyping for selection programmes in biocontrol requires to (i) develop phenotyping methods for personality traits in laboratory conditions, (ii) ensure that the phenotyped traits display variability and heritability, and (iii) investigate correlations between traits measured in the laboratory and field efficiency, while it is a crucial step to develop efficient BC programs (Kruitwagen et al., 2018; Lommen et al., 2017).

In a recent paper (Lartigue et al., 2020), we developed phenotyping methods for personality traits in the BCA *Trichogramma evanescens* Westwood, 1833 (Hymenoptera: Trichogrammatidae), a worldwide used egg-parasitoid against lepidopteran pests (Hassan, 1993; van Lenteren, 2012). We designed a videotracking protocol that revealed consistent individual differences in boldness, activity and exploration, measured on 1,049 individuals (on which we also measured fecundity, longevity and tibia length) from 24 isogenic lines. We evidenced that some behavioural traits were repeatable, heritable and correlated to fitness-related traits. However, to assess properly the interest of taking into account these personality traits in BCA selection programs, correlation between these lab-measured traits and relevant traits in field conditions are necessary.

The aim of this paper is to test whether laboratory phenotypic measures field performances affect movements and parasitism behaviour of *T. evanescens* in field release conditions. We further investigated the relative influence of the two types of traits measured in

the lab – personality traits, classical life-history traits – on field-measured variables. To that purpose, we measured in 23 isogenic lines several traits in the field (average and maximum distance between the release point and oviposition on sentinel eggs, frequency of oviposition), by carrying out field releases in 38 Southern France cornfields. We then investigate which lab-measured trait, or combination of them, better explained the variability observed in field variables.

## **Methods**

### ***Description of *T. evanescens* isogenic lines used***

We used 23 near-isogenic lines (hereafter referred to as “lines”) of *Trichogramma evanescens*. These lines display low genetic diversity within lines (below 1.1 allele per locus at 19 microsatellite loci) and individuals are considered as genetically identical within lines in this study. Lines’ geographical origin and the design followed to create lines are detailed in Lartigue et al., 2020.

### ***Laboratory experiments: measurement of personality traits, offspring number, longevity and tibia length***

In our previous study (Lartigue et al., 2020), we developed a videotracking design to measure six variables linked to three main personality traits activity, exploration and boldness, on 1,049 females from 24 *T. evanescens* lines. The choice of these personality traits and development of the design to measure these traits are detailed in Lartigue et al. (2020). We also measured on the same females fitness-related traits such as offspring number, longevity and a proxy of the body size (tibia length), to evaluate phenotypic correlations between the personality traits and the fitness-related traits measured. In this present study, we used results from Lartigue et al. (2020) to assess the relationship between laboratory measurements

(personality traits, fitness-related traits) and field performance measurements on 23 *T. evanescens* isogenic lines.

### ***Field experiment***

#### Laboratory mass-rearing of *T. evanescens*

We reared *Trichogramma evanescens* individuals on *Ephestia kuehniella* Zeller 1879 (Lepidoptera : Pyralidae) sterilised eggs, renewed every ten days, at  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10$  % RH and 16:8 h L:D (Schöller & Hassan, 2001). We kept populations in different glass tubes (height: 73 mm, diameter: 11 mm), and fed adults with honey *ad libitum*. Each of the 23 lines was divided into four sub-lines in order to control for the effect of the rearing tube. Each sub-line was reared in a different box, resulting in four boxes (A, B, C and D) each containing one subline for each of the 23 lines. The adult emergences from the sets of boxes (and so the sub-lines emergences) were asynchronised, which made us able to better anticipate last minute changes in weather conditions.

#### Field experimental design

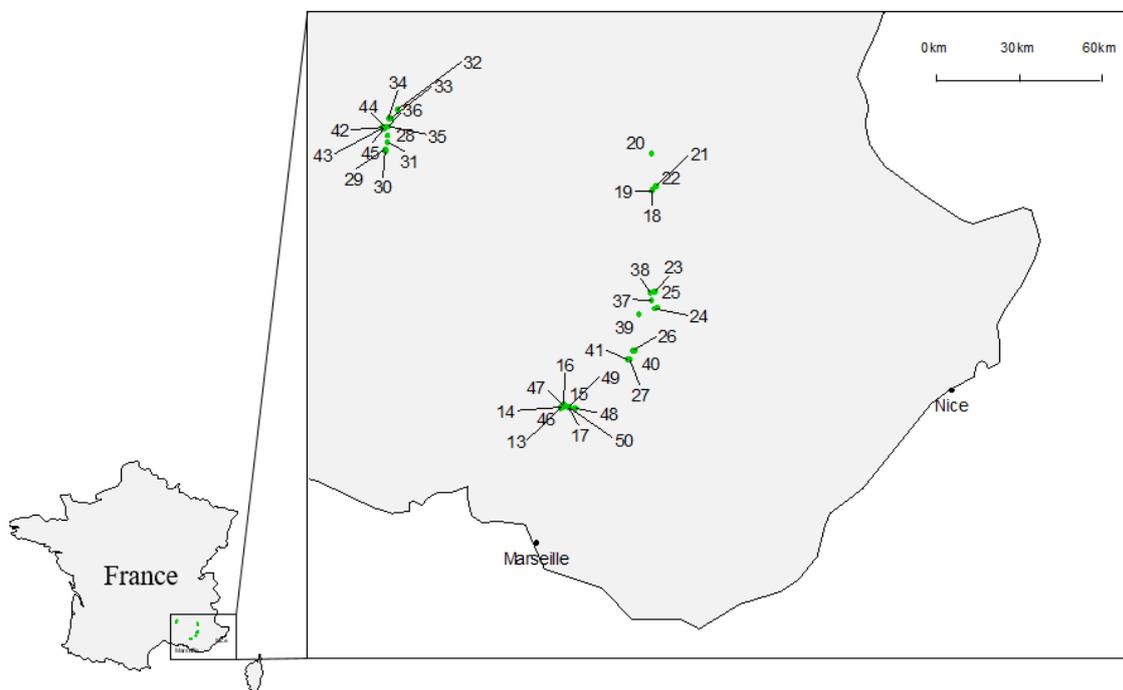
We conducted this experiment in cornfields in South of France (Figure 1) during flowering stage, from July to September 2019. We defined release points (Figures 1 and 2) that were at least 30 meters from the field edge. In total, we worked on 38 release points, divided into eight temporal sessions. We chose days of experiment with low probability of rain, and measured weather conditions (such as temperature, pressure, wind speed, wind direction, humidity and rainfall with meteorological stations PCE-FWS-20® placed at the release points). For each release point, we also recorded the hour of release, geographical location and corn row orientation.

In each release point, we released simultaneously *T. evanescens* adults from 14 to 19 lines. For each line, we placed a release tube (height: 95 mm, diameter: 19 mm) on the ground,

containing a patch with about 2,000 or 4,000 parasitized *E. kuehniella* eggs from which adults *T. evanescens* had emerged 24 hours before the release date. In order to estimate the exact number of *T. evanescens* female released, we kept for each session one tube per line (called “control tube”) in a climatic chamber at  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10$  % RH and 16:8 h L:D. For each control tube, we measured the number of parasitized eggs, and the number individuals that had emerged at the release date, and their sex ratio (proportion of females in the tube). We also recorded the number of parasitized eggs in each release tube. Parasitized egg number measurements were performed by taking a photo of egg patches using a Nikon© D750 camera and counting the number of black eggs using the software ImageJ (Abràmoff, Magalhães, & Ram, 2004). With the number of parasitized eggs released for each line release tube, and using the sex ratio measured in the control tube of the line, we estimated the number of females released per line and per release point.

At the release date, we pinned five 8 mm diameter patches of  $300 \pm 50$  *Ephestia kuehniella* sterilised eggs on 30 corn plants from five ranks: the rank where the release point was located and two ranks from either side (Figure 2). Doing so, we included all the plants within a radius of 2 to 5.20 m from the release point. We pinned the five patches for each plant on the rib of the leaves (Figure 3.a.) at heights of 50, 100, 150 and 200 cm (referred as “very low”, “low”, “high” and “very high”), and on the cob (Figure 3.b.). After 24 hours, we removed all patches, took off *Trichogramma* adult individuals still on the patches, and then kept patches in a climatic chamber at  $25.5 \pm 1$  °C,  $70 \pm 10$  % RH and 16:8 h L:D. After five days, we counted for each patch the number of parasitized eggs. We placed each patch with parasitized eggs in an Eppendorf tube and waited for the adult emergence. We checked the emergence of adults from the eighth day to the twelfth day in the climatic room, and then put the emerging adults in 95% ethanol. Then, for one individual per patch, we determined the line origin of its mother, by genotyping the individual using 19 microsatellite markers developed in this study (see the

microsatellite part of this thesis for detailed information about the method followed). Briefly, the DNA of each individual was extracted using the LUCIGEN QuickExtract™ kit (elution volume of 20  $\mu$ L), then we performed a DNA amplification at the 19 microsatellite loci identified using a single multiplex PCR assay using the QIAGEN Multiplex PCR with standard recommended protocols (see primers, concentrations and cycling conditions in the microsatellite section) and carried out a capillar electrophoresis on an automated sequencer ABI 3730. Genotypes were read using the program Genemarker 1.75 (SOFTGENETICS). Assignment of each genotype to one of the previously characterized 23 lines was performed with GeneClass, using simple distances as criterion since assignment was straightforward: individuals were either strictly identical to their mother (for males, or females when mating occurred in the release tube of the line) or were F1 hybrid between two lines when female originated to a mating occurring after the release (in this case, the individual could not be



assigned).

Figure 1: Geographical position of the 38 *Trichogramma evanescens* release points (in green points associated with the number of the release point). We conducted the experiment in cornfields during flowering stage, from July to September 2019.

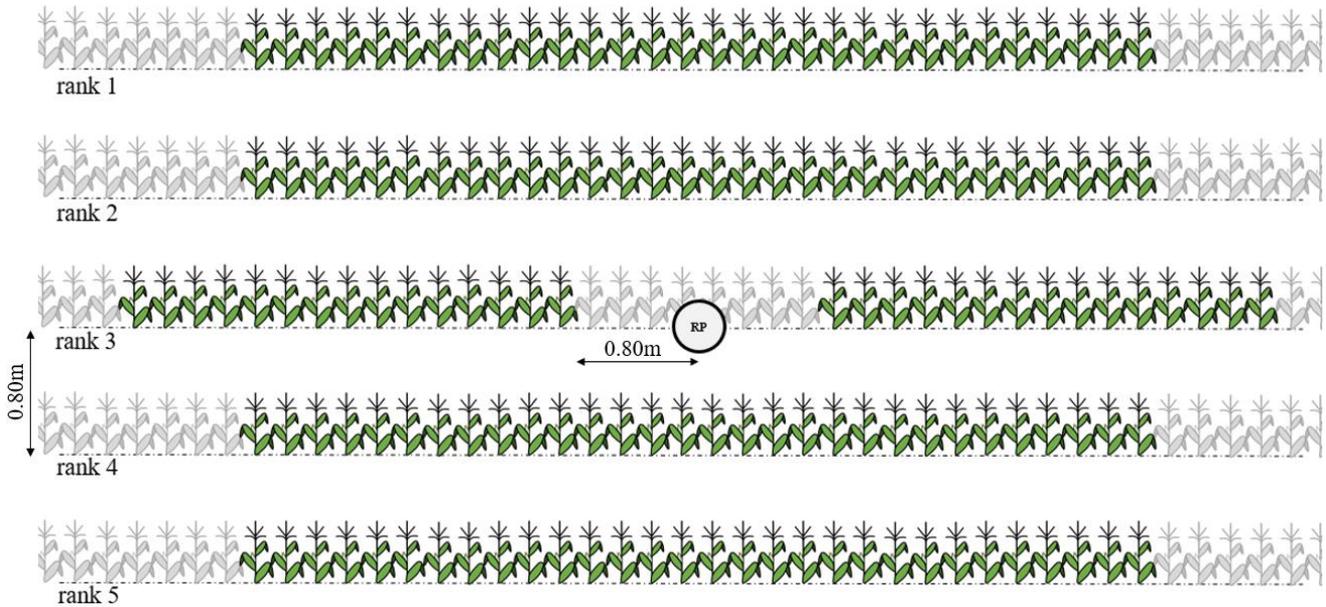


Figure 2: Distribution of corn plants with *E. kuenhiella* sterilised egg patches (as green corn plants) around the release point (RP). Horizontal dotted lines refer to plant ranks, with an inter-rank distance of 0.80m. The corn plants represented in grey are the ones with no *E. kuenhiella* sterilised egg patch. The distance between the release point and the first plant with egg patches in the same rank is 0.80m.

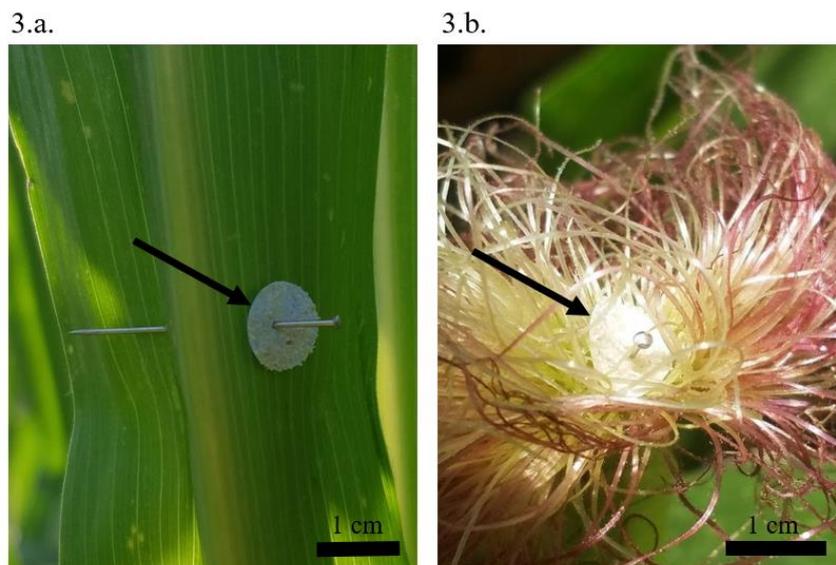


Figure 3: Photograph of an *Ephestia kuenhiella* eggs patch (indicated by a black arrow) pinned on a corn leaf (Figure 3.a) or a corncob at flowering stage (Figure 3.b).

### Variable measured in the field

In order to estimate the lines' biocontrol performances in the field, we measured three variables that we considered as indicators of field performances. As a proxy of the efficiency to control a high number of pests, we estimated the recapture rate of a line by considering the number of patches with parasitized eggs for which one egg has been identified for the given line. Then, we considered the distance of recapture of an individual as the distance between the release point and the corn plant on which the patch from which this individual comes from was. As a proxy of the range in which each line would show a high rate of ability to control the pests, we calculated the mean distance of recapture. As a proxy of the maximum range in which each line would be able to control the pests, we calculated the maximum distance of recapture.

### *Data analysis*

We used the R software v.3.6.1 (R Core Team, 2019) for all statistical analyses.

### **First part: Estimation of synthetic scores from lab-measured traits**

For each personality traits, we had two values per individual (see Lartigue et al. 2020 for the detailed method we followed). In order to obtain a single value for each trait for each individual, we calculated the mean value for each individual. We then performed one principal component analysis (PCA) from the six personality traits (the mean speed, activity rate, change of speed and sinuosity near the edge of a white and black border, sinuosity of the trajectory and explored surface), one PCA from the three life history traits (offspring number, longevity and tibia length), and the last PCA from both the six personality traits and the three life history traits. PCA were performed with the "PCA" function of the FactoMineR package (Le, Josse, &

Husson, 2008). For each of the three PCA conducted, we estimated for each individual two synthetic scores based on the first two axes of the PCA. Thus, we had two personality scores (P-1 and P-2), two life history scores (LHT-1 and LHT-2) and four scores that combined personality and life history traits (P-LHT-1, P-LHT-2, P-LHT-3 and P-LHT-2). We used the “fviz\_pca\_biplot” function of the factoextra package (Kassambara & Mundt, 2019) to obtain for each PCA a graphical representation of the correlation between personality and/or life history traits and the distribution of individuals along the two first axes of the PCA. Finally, for each score, we extracted linear predictors for each line, using the “ranef” function of the lme4 package (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2015).

## **Second part: estimation of the lab-measured synthetic scores that best predict field performances variables with a model selection approach**

### Choice of model structure for the field performance variables

We first fitted generalized linear mixed-effects models for the number of patches with parasitized eggs (following a Poisson distribution) and linear mixed-effects models for the mean and maximum distance of recapture with the lme4 package (Bates et al., 2015), with different combination of session, release point, box, line and subline (the combination of line and box) effects as random effects. We did not include in these analysis weather conditions variables as we considered their effect as redundant with the session effect. We validated each model after graphical inspection of the distribution of model residuals, estimated with the “simulateResiduals” function of the DHARMA package (Hartig, 2019). Based on the minimum value of the Akaike information criterion (AICc) to select the best model (Burnham & Anderson, 2004), we chose, for the number of patches with parasitized eggs and the mean distance of recapture, models with session, release point, and subline as random factors; and for the maximal distance of recapture, a model with line, session, site, and box as random factors. We then added to every model considered the number of female released as a fixed factor. As

we addressed several questions regarding the data, the different combinations of lab-measured scores (P-1, P-2, LHT-1, LHT-2, P-LHT-1, P-LHT-2, P-LHT-3 and P-LHT-2) we added as fixed factors to these models for each of these questions are presented below. Fixed-effect coefficients were extracted from the models. We estimated bootstrapped 95% confidence intervals from 1000 bootstraps to assess the significance of these coefficients, using the “confint” function of the lme4 package (Bates et al., 2015). The model chosen for each field performance variable was then used in the following analysis. Indeed, we checked in the analyses describes below if it was possible to make the models better predictors of field performances if we added personality traits or other life history traits as fixed factors.

#### Comparison of the prediction of models with lab-measured synthetic scores

*Question 1: Can we predict field performances with personality measurement in the laboratory?*

In order to check the possibility to predict field performances with personality traits measured in the lab, we compared for each variable three models: one without any personality score, and two with whether personality score 1 or personality score 2 as fixed factors. We used the Akaike information criterion (Burnham & Anderson, 2004) to select the model that best describe the variability observed in the field performance variables considered.

*Question 2: Is the contribution of personality phenotyping of interest to predict BCA field performances?*

In order to evaluate the interest of the phenotyping of personality traits to predict BCA field performances, we divided our analysis into two parts. We first aimed at investigate if models with personality traits as fixed factors explain better the variability observed in the field performance variables than models with other life history traits as fixed factors (this part is hereafter referred as Question 2a). We then aimed at investigate which combination of

laboratory-measured traits used as fixed factors in a model leads it to be the best to explain the variability observed in the field performance variables (this part is hereafter referred as Question 2b). The combination of laboratory-measured traits used as fixed effects tested in this part were the two personality scores, the two life history traits scores, the two personality and life-history traits combined scores, whether used separately or as co-variable. The selection of the best model was based on the Akaike information criterion (Burnham & Anderson, 2004).

## Results

### **First part: Estimation of synthetic scores from lab-measured traits**

#### *Contribution of each personality trait to the personality scores (P-1 and P-2)*

The sinuosity in area 1 (34.18%), the area explored in area 1 (33.18%) and the change of sinuosity in border area 2 (18.42%) are the variables that best contribute to the personality score 1 (Table 1). Highly positive values in personality score 1 corresponded to high exploration score (Figure 4). The personality score 2 is better explained by the mean speed in area 4 (44.17%), the change of speed in border area 2 (21.71%) and the activity rate in area 4 (20.07%) (Table 1). Highly positive values in personality score 2 corresponded to high activity scores (Figure 4).

Table 1: Parameters from the first two principal components (PC1 and PC2) of the PCA for the behavioural variables measured.

Parameter	PC1	PC2
Eigenvalue	1.94	1.53
Percentage of variance explained	32.41	25.58
Percentage of contribution for each variable		
<i>Activity rate in area 4</i>	13.42	20.07
<i>Mean speed in area 4</i>	0.44	44.17
<i>Sinuosity in area 1</i>	34.18	4.02
<i>Area explored in area 1</i>	33.18	0.08
<i>Change of speed in area 2</i>	0.35	21.71
<i>Change of sinuosity in area 2</i>	18.42	9.94

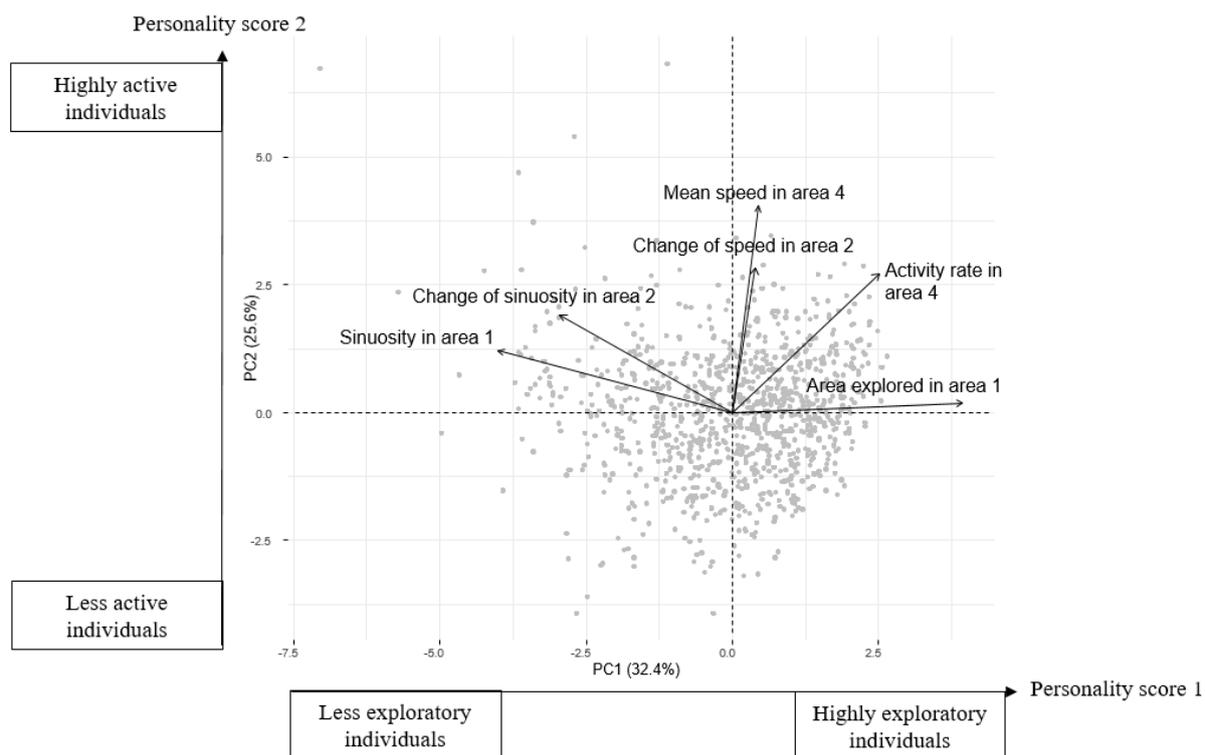


Figure 4: Graphical representation of the first two axis of the PCA conducted on the six personality traits (represented in black type) on individual values (in grey points).

#### *Contribution of each life history traits to the life history scores (LHT-1 and LHT-2)*

The life history score 1 is better explained by the offspring number (by 45.35%) and the tibia length (38.86%). The life history score 2 is explained by the longevity (79.68%) and the tibia length (18.74%) (Table 2 and Figure 5).

Table 2: Parameters from the first two principal components (PC1 and PC2) of the PCA for the life history traits measured.

Parameter	PC 1	PC 2
Eigenvalue	1.20	0.97
Percentage of variance explained	40.04	32.33
Percentage of contribution for each variable		
<i>Fecundity</i>	45.35	1.59
<i>Longevity</i>	15.79	79.68
<i>Tibia length</i>	38.86	18.74

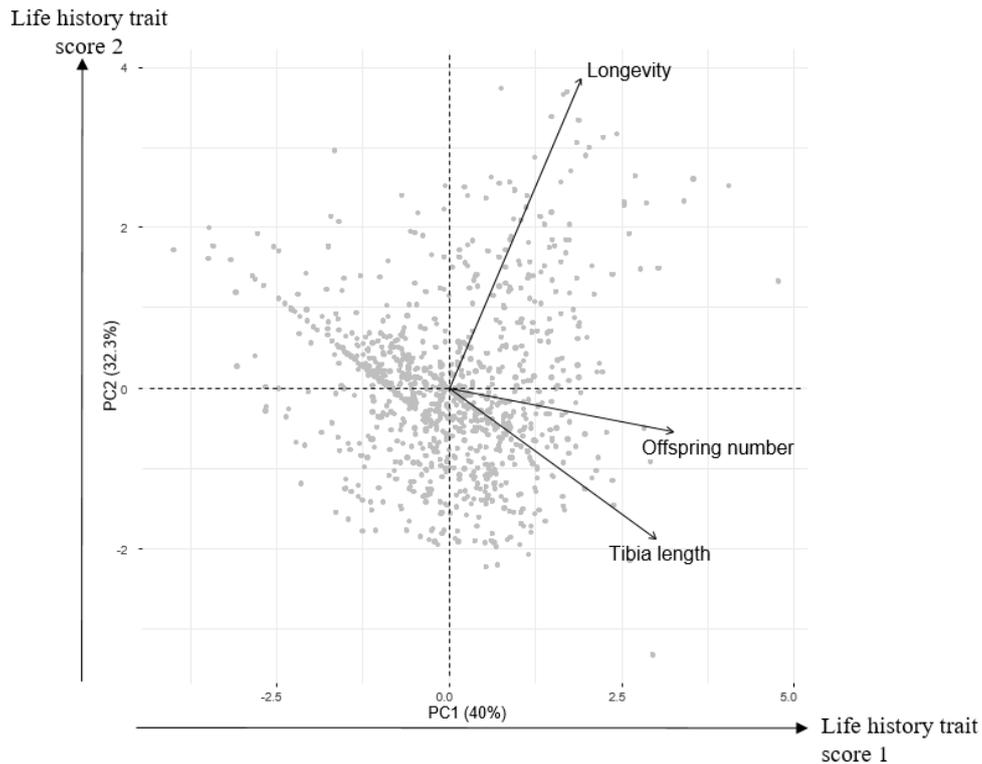


Figure 5: Graphical representation of the first two axis of the PCA conducted on the five life history traits (represented in black type) on individual values (in grey points).

*Contribution of each lab-measured traits to the combined personality and life history traits scores (P-LHT-1, P-LHT-2, P-LHT-3 and P-LHT-4)*

The first lab-measured traits score is better explained by the sinuosity in area 1 (by 33.72%), the area explored in area 1 (29.90 %), and the change of sinuosity in border area 2 (20.04 %). The second lab-measured traits score is better explained by the mean speed in area 4 (38.39%), the change of speed in border area 2 (20.55 %) and the activity rate in area 4 (18.53%) (Table 3 and Figure 6a). The third lab-measured traits score is better explained by the longevity (41.41 %) and the offspring number (27.42 %). The fourth lab-measured traits score is better explained by the longevity (30.81 %), the activity rate in area 4 (25.25 %) and the change of speed in border area 2 (18.32 %) (Table 3 and Figure 6b).

Table 3: Parameters from the first four principal components (PC1, PC2, PC3 and PC4) of the PCA for the six personality traits and the three life history traits measured.

Parameter	PC1	PC2	PC3	PC4
Eigenvalue	1.99	1.68	1.11	0.99
Percentage of variance explained	22.16	18.71	12.31	10.98
Percentage of contribution for each variable				
<i>Offspring number</i>	4.03	5.16	27.42	1.42
<i>Longevity</i>	0.09	0.25	41.41	33.81
<i>Tibia length</i>	2.97	12.48	15.02	9.72
<i>Activity rate in area 4</i>	8.86	18.53	4.50	25.25
<i>Mean speed in area 4</i>	0.29	38.39	2.07	4.91
<i>Sinuosity in area 1</i>	33.72	0.00	3.30	5.05
<i>Area explored in area 1</i>	29.90	2.73	0.36	0.35
<i>Change of speed in area 2</i>	0.10	20.55	0.17	18.33
<i>Change of sinuosity in area 2</i>	20.04	1.90	5.76	1.17

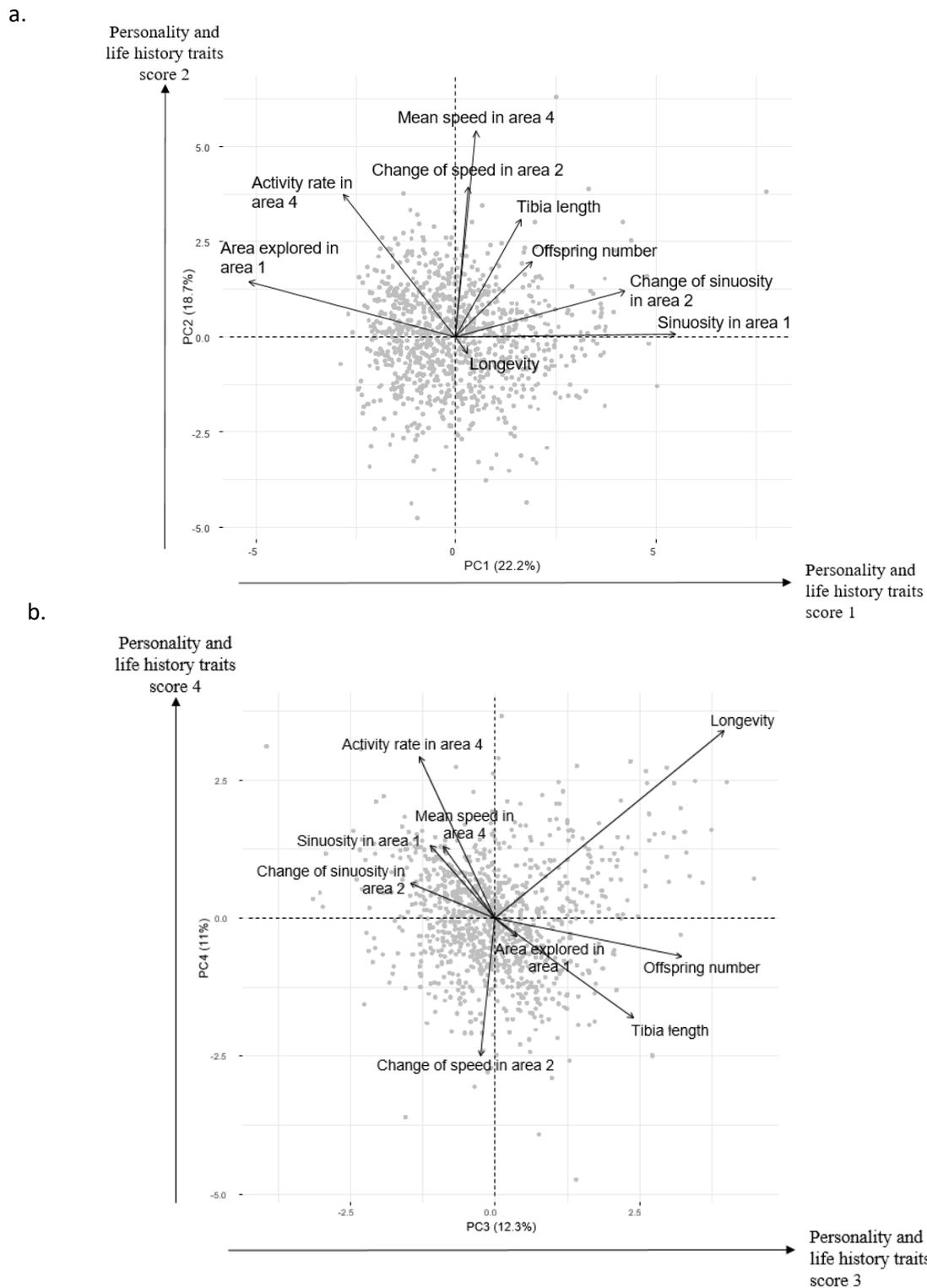


Figure 6: Graphical representation of the first two axis of the PCA (Figure 6.a.) and the third and fourth axis (Figure 6.b.) conducted on the six personality traits and the three life history traits (represented in black type) on individual values (in grey points).

**Second part: estimation of the lab-measured synthetic scores that best predict field performances variables with a model selection approach - Comparison of the prediction of models with lab-measured synthetic scores**

*First proxy of field performance: the number of patches with parasitized eggs*

The model with the number of female released as a fixed factor is the best model to explain the variability observed in the number of patches with parasitized eggs (lowest AICc value, Table 4). However, this model and the model with the exploration score as a second fixed factor can be considered to have substantial support to explain this variability (differences of AICc lower than two, Table 4). The models with the exploration score, activity score or life history scores can be considered to have substantial support to explain this variability (differences of AICc lower than two, Table 4). Finally, the models with a combination of several lab-measured traits can be considered to have same or lower support than the previous models described in this paragraph (Table 4).

*Second proxy of field performance: the mean distance of recapture*

The best models to explain the variability observed in the mean distance of recapture are the model with the score 1 of the combination of personality and life history traits, and the models with the exploration score and/or the activity score (Table 4). Except for the one with the activity score, these models are better than the model with the number of female released only (differences of AICc higher than two, Table 4). Both personality scores show positive fixed effects coefficients, and the 95% confidence interval (95% CI) for the exploration score coefficient excludes zero (exploration score coefficient and 95% CI: 12.71 [2.02; 23.92]; activity score coefficient and 95% CI: 13.98 [-0.26; 28.26]). The models with the personality scores are better to explain the variability observed in the mean distance of recapture than the models with the life history scores (differences of AICc higher than two, Table 1).

*Third proxy of field performance: the maximum distance of recapture*

The model with the number of female released and the exploration score is the best to explain the maximum distance of recapture (lowest AICc value, Table 1), and is better than the model with the number of female released and the activity score (differences of AICc higher than two, Table 1). Note that only the exploration score displays a coefficient that is significantly different from zero, and positive (exploration score coefficient and 95% CI associated: 37.86 [1.67; 59.99]). Both the number of female released and the activity score effects coefficient are not significantly different from zero (number of female released coefficient and 95% CI associated: 0.02 [0.00; 0.04]; activity score coefficient and 95% CI associated: 24.24 [-16.38; 62.61]). The model with the exploration score is also better to predict the variability of the maximum distance of recapture than the models with the life history scores. Finally, it has the same support than other models such as the model with the score 1 of the combination of the personality and life history traits, and also the model with both personality scores (exploration and activity), with close AICc values (Table 1).

Table 4: Akaike information criterion (AICc) estimated from generalized linear mixed-effects models of the number of patches with parasitized eggs (following a Poisson distribution) and linear mixed-effects models of the mean and maximum distance of recapture, as a function of the number of females released (FEM) and different lab-measured traits. Lab-measured traits were whether first or second principal components of PCA realised on personality traits (P-1 or P-2), on other life history traits (LHT-1 or LHT-2) or on both personality and other life history traits (P-LHT-1, P-LHT-2, P-LHT-3 or P-LHT-4). For the models of the number of patches with parasitized eggs and the mean distance, we used session, release point, and subline as random effects, and for the model with the maximal distance, we used line, session, site, and box as random effects. For each of the three field performances variables, the minimum AICc value between the considered models is shown in bold, and the AICc values that are underlined have a difference with the minimum AICc value that is lower than two.

Models fixed effects	Number of patches with parasitized egg(s)	Mean distance	Maximum distance
<i>FEM</i>	<b><u>1807.80</u></b>	2893.16	<u>3247.045</u>
<i>FEM + P-1 (exploration score)</i>	<u>1808.97</u>	<u>2890.41</u>	<b><u>3245.11</u></b>
<i>FEM + P-2 (activity score)</i>	1809.82	<u>2891.55</u>	3247.87
<i>FEM + LHT-1</i>	<u>1809.51</u>	2895.28	3249.21
<i>FEM + LHT-2</i>	<u>1809.39</u>	2895.22	3249.09
<i>FEM + P-LHT-1</i>	<u>1809.09</u>	2892.34	<u>3246.21</u>
<i>FEM + P-LHT-2</i>	<u>1809.54</u>	<b><u>2890.20</u></b>	<u>3247.02</u>
<i>FEM + P-LHT-3</i>	<u>1809.26</u>	2895.29	3249.24
<i>FEM + P-LHT-4</i>	<u>1809.76</u>	2894.09	3248.34
<i>FEM + P-1 + P-2</i>	1811.12	<u>2890.28</u>	<u>3246.61</u>
<i>FEM + LHT-1 + LHT-2</i>	1811.39	2897.37	3251.16
<i>FEM + P-LHT-1 + P-LHT-2 + P-LHT-3 + P-LHT-4</i>	1815.03	2893.48	3250.22

## Discussion

We investigated whether animal personality could be used and was of interest to predict field efficiency of the BCA *Trichogramma evanescens*. We first conducted a study to measure six personality traits linked to activity, exploration and boldness, and three other life history traits (offspring number, longevity and tibia length) on 1,049 females from 23 isogenic lines, which results are presented in a previous paper (Lartigue et al., 2020). In this previous paper,

we found differences in personality and life history traits between the 23 lines. This intra-line variability made it possible to test in the field whether these lab-measured traits are linked to biocontrol efficiency. In this paper, we developed and conducted field experiments to measure biocontrol-efficiency variables in the field (such as the number of parasitized patches and the mean and maximum distance of recapture) and evaluated, using a model selection approach, which combination of the lab-measured traits better explained the variability observed in the field-efficiency variables. We found interest for personality scores to predict the mean distance (with a significant effect) and maximum distance of recapture, but found no high interest for personality scores to predict the number of parasitized patches. Moreover, for all field-efficiency variables, we found that the combinations of several lab-measured scores was of no high interest to predict field efficiency in comparison of single personality scores, as the models including these combinations whether explained lesser or equally the variability observed in the field-efficiency variables than the models with single personality scores. We showed, to our knowledge for the first time, that personality traits can be linked to biocontrol performances in the field, and can be used in biocontrol programs.

Personality traits have been shown to be linked with fecundity in several species (Biro & Stamps, 2008) and in *Trichogramma evanescens* (Lartigue et al., 2020). In our companion paper, we found positive phenotypic correlation between activity and offspring number, and negative genetic correlation between exploration and offspring number, in *T. evanescens* females. Considering these results, we expected to find correlation between personality traits and the number of parasitized egg patches recaptured in the field. However, we found in this study that neither an exploration score nor an activity score could be of interest to predict the number of parasitized egg patches, rather than the number of individual released. In fact, our results show that the fecundity trait (included in both life history scores) measured in the laboratory is not of interest either to predict the number of parasitized egg patches. This is

intriguing as fecundity is a trait widely considered to select BCA, including *Trichogramma* species. Fecundity traits measured in the laboratory has been shown to be good predictors of parasitism field performances in *Trichogramma pretiosum*, *Trichogramma brassicae* and *Trichogramma minutum* (Bourchier & Smith, 1996; Coelho et al., 2016; Dutton, Cerutti, & Bigler, 1996). In *Trichogramma carverae*, Thomson and Hoffmann (2002) found that line differences in lab-measured fecundity did not influence field-efficiency in parasitism. One of Thomson and Hoffmann's interpretation to explain why they did not have the same results as the other studies mentioned above is that the inter-strain variation in fecundity is lower in their study. As we found a broad sense heritability for fecundity (around 12% (Lartigue et al., 2020)) that was quite similar to Thomson and Hoffman's study's (around 10%), this existing but low variation between strains could be one explanation to our results. Thomson and Hoffman also discussed that parasitism success in the field is highly dependent on other phenotypic traits, such as longevity. In our study however, fecundity and longevity are both included in the life history scores we considered. Another explanation to the fact that neither of the lab-measured traits we tested were of interest to predict field-parasitism efficiency is that we identified in this study only one emerged-individual per parasitized-egg patch, due to feasibility reasons. A larger number of identified offspring from the field-released lines would most certainly allow a better visibility on field-parasitism performance. Finally, we found no difference between the exploration score and the activity score to predict the number of parasitized egg patches. This could suggest that lines with high values in exploratory score and lines with high values in activity score parasitize the same amount of pest eggs in the field.

Personality traits have been previously shown to be good predictors of dispersal abilities (Cote, Clobert, Brodin, Fogarty, & Sih, 2010; Wolf & Weissing, 2012). Indeed, exploration, boldness and activity traits have been shown to be linked to dispersion in mammals (e.g. Krackow 2003; Cooper et al. 2017), birds (Dingemanse, Both, Van Noordwijk, Rutten, &

Drent, 2003), fishes (Fraser, Gilliam, Daley, Le, & Skalski, 2001) and, less frequently, insects (Gyuris et al., 2011). Indeed, in their study, Gyuris et al. (2011) found that the individuals of the firebug (*Pyrrhocoris apterus*) that displayed higher dispersal tendencies were also the more exploratory and the bolder. In our study, we found that personality scores are of interest to predict the mean distance of recapture since lines with high exploratory values or high activity values would display high dispersal distances in the BCA *T. evanescens*. Furthermore, we found that the exploration score predicts significantly more the variability observed in the maximum distance than the activity score. In other words, lines with high values in exploratory score will disperse further than lines with high values in activity score, but, as discussed above, the more exploratory lines will not display a decrease in their efficiency of parasitizing the same amount of pest eggs in the field compared to the more active lines. The fact that, in the same time interval, exploratory individuals parasitize the same amount of eggs but disperse further than active individuals could suggest that exploratory individuals are better to find egg-patches than active individuals. This might be of high interest for biocontrol programs, as more exploratory lines will suppress pest in a larger area. Indeed, taking into account the exploration behaviour of *T. evanescens* in selection programs could have a positive impact on the release strategy by reducing the number of released points.

In this study, we found that personality predicts more -for the mean and maximum distance of recapture- or equally -for the number of parasitized patches- the variability observed in these variables than the life history scores. Moreover, all of the models with life history scores (LHT-1 or LHT-2) are less good to predict field-efficiency variables than the models with the number of female released only. This is not the case for personality scores as, for the mean of recapture (and for the maximum distance of recapture although it is not significant), the model with personality (exploration) and the number of female released predicts better the variability of the field-efficiency variable significantly than the model with the number of

female released only. These results are interesting for two main reasons. First, the life history traits we measured (offspring number, longevity and tibia length) are traits commonly considered in BCA selection programs. However, the correlation between several life-history traits measured in laboratory and/or industrial conditions and biocontrol efficiency traits has not often been evidenced in real field conditions. In this study, we expected the tibia length (represented in both life history scores LHT-1 and LHT-2), which is a proxy of body size, to be correlated to the dispersion of individuals in the field (evaluated as the mean and maximum distance of recapture). Indeed, bigger individuals could be considered to be faster (Peters, 1986), hence to cover more distance. In *Trichogramma carverae*, Bennett and Hoffmann (1998) found a correlation between body size and field fitness. Furthermore, as described and discussed above, we expected fecundity (also represented in both life history scores) to predict the variability observed in the number of parasitized eggs recaptured (evaluated as the number of parasitized patches). However, our results suggest that these three life history traits considered are not of interest to predict field efficiency. Second, our results suggest that unlike life history traits, personality scores are of interest to predict field dispersion. This contrasts with the large amount of studies actually available on life history traits to study BCA efficiency and the low consideration of behaviour in BCA selection programs, and support the suggestion to consider more often BCA behaviour in biocontrol (Lommen et al., 2017; Wajnberg et al., 2008). Including traits in BCA selection programs also depends on their correlation to other traits of interest (in order to avoid or to be careful to eventual trade-offs) and the possibility to select these traits (i.e. if these traits are heritable) (Kruitwagen et al., 2018). In our previous study, we found a negative genetic correlation between exploration and fecundity (Lartigue et al., 2020). This trade-off is not an alarming point if we focus only on the prediction of field-efficiency, as we showed in this current study that fecundity does not predict the field-efficiency variables considered. In our previous study, we also found that these personality scores display a low but

significant broad-sense heritability (Lartigue et al., 2020), which could restrain the possibility to select these traits. However, even with low heritability values, we were able to evidence a significant effect of personality traits on field-efficiency predictions. Moreover, the difference we observed in the ability to predict field-performances variation between models with personality scores and models with life-history scores may be reinforced by the fact that we found a lower inter-line variability on personality traits (broad-sense heritability ranges from 5 to 11%) than on life-history traits (broad-sense heritability ranges from 5 to 28%). In other words, even a low inter-line variation in personality has a larger influence on field-performances than a greater inter-line variation in life-history traits. Testing lines that display a greater inter-line variation in personality could lead to a stronger effect on field-performances predictions. This is encouraging for further studies on this very species or other BCA species, as personality traits with higher heritability values might lead to stronger effects on biocontrol field-efficiency predictions.

Several recent studies strongly recommend the consideration of an optimal set of BC traits to select BCA (Kruitwagen et al., 2018). In this study, we evaluated the interest of several combinations of the personality and life history traits to predict the field-efficiency variables. Interestingly, our results do not support the interest of using an optimal set of BC traits. Indeed, models with the combinations of traits were either less or equally good to predict the variability observed in the field-efficiency variables than the models with the single personality scores. Yet, we still took into account several traits in each personality or life-history traits score.

## **Conclusion**

In conclusion, we studied for the first time the link between lab-measured personality traits and biocontrol efficiency in the field. Our study supports the fact that personality is linked to field-dispersion; with field-experiments conducted over 38 released points and 23 isogenic *Trichogramma evanescens* lines. We also studied the interest of lab-measured life-history traits

generally considered in biocontrol (offspring number, longevity and tibia length) as predictors of field-efficiency variables. The link between these life-history traits generally considered of interest in biocontrol programs and the actual biocontrol efficiency in the field has rarely been done with such a large dataset. We found that offspring number, longevity and tibia length were not interesting predictors of biocontrol efficiency in the field. This study highlights the fact that individual and/or line differences in behaviour should largely be given more attention in biocontrol selection programs, and consists in the first step and proof of the interest of developing methods to consider personality traits in pest management programs.

### **Acknowledgements**

We would like to thank all the members of staff at Institut Sophia Agrobiotech who helped us when we were overwhelmed in the different parts of the field experiments, including Aurélie Blin, Claire Caravel, Thomas Guillemaud and Louise Jeandroz. We also thank Suzanne Baron, Jocelyn Lartigue, Claudie Masson and Didier Masson who helped to us to count this huge number of black eggs. We thank Morgane Becquet-Rennes, Jean Belliard, Margarita Correa, Marjorie Haond, Corentin Manière, Etienne Minaud, Bastien Quaglietti, Simon Vaïsse and Myriam Yalaoui who contributed to this study by running previous experiments. Special thanks to Maxime Dahirel and Elodie Vercken for interesting discussions on the data analysis. We thank the INRAE biological resource centre “Egg-Parasitoids Collection” (CRB EP-Coll, Sophia Antipolis) for providing field-sampled populations for the establishment of some of the isogenic lines used in this study. We thank the biocontrol company BIOLINE, in particular Corinne Frenoy and Jacques Frandon, for providing field-sampled populations and for their help during the developing and organisation of the field experiment. Acknowledgements are expressed to the French Ministry of Agriculture, which funded the research activities.

### **Conflict of interest disclosure**

The authors of this article declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

## Supplementary material:

### Development of 19 microsatellite markers of *Trichogramma evanescens*

#### **Introduction**

In this research project, we needed *T. evanescens* lines that were genetically different from one another, for mainly two reasons. The first reason was that we aimed at measuring intraspecific variability in personality and other life history traits in the laboratory, in order to discriminate the lines on these traits and compare their potential biocontrol efficiencies. The second reason was that we had to be able to distinguish the lines genetically. Indeed, in order to have several field performance's estimates per line, we released several lines at the same time and site during the field experiments. Thus, we needed to distinguish the offspring's line we collected in the field. We therefore needed DNA markers to easily control and estimate whether the 24 lines we reared and used in the laboratory and field experiments were genetically different and distinguishable. Microsatellite markers (or simple sequence repeats (SSRs)) are frequently used in a large panel of species and ecological studies (Guichoux et al., 2011). They are (i) cheap compared to other genotyping methods, (ii) benefit from laboratory's expertise helping their development and (iii) easy to use, which make them good candidates as useful tools to quickly get genetic information on a large number of individuals and/or populations (Malausa et al., 2011). Microsatellite markers have already been developed in other *Trichogramma* species (e.g. Lü & Han, 2016), but never in *T. evanescens*. In this work, we isolated and characterised 19 microsatellite markers of *T. evanescens*, and assessed its usefulness to distinguish several population with a known history.

#### **Materials and Methods**

##### *Creation of a DNA library and design of PCR primers*

Total genomic DNA of *Trichogramma evanescens* was isolated from a pool of 100 individuals, using DNAeasy Blood & Tissue kit (QIAGEN, Hilden, Germany), and sent to

GenoScreen, Lille, France ([www.genoscreen.fr](http://www.genoscreen.fr)). Then 1 µg of DNA was used for the production of a DNA library using the Illumina MiSeq platform generating 250 bp paired-end reads, following manufacturer's instructions from MiSeq Reagent Nano Kit v2. The resulting paired-end reads quality was checked with FastQC v0.11.7 software. A total of 1,020,312 reads were obtained, merged in 3,536 contigs with Usearch v8.1 software (Edgar, 2010).

The bioinformatics program QDD v3 (Megléczy et al., 2014) was used to analyze sequences. QDD treats all bioinformatics steps from raw sequences until the design of PCR primers: removing adapters/vectors, detection of microsatellites, detection of redundancy/possible mobile element association, selection of sequences with target microsatellites and primer design by using BLAST, ClustalW and Primer3 programs. 2,378 primer pairs were finally designed on suitable microsatellite flanking regions. Criteria for microsatellites sequences selection and primers design used were similar to those of Malausa *et al.* (2011): (i) the motif of the microsatellite they target, in order to obtain a balanced frequency of motifs, (ii) microsatellites with at least 10 repeats, (iii) the size of the expected PCR products (we selected primers amplifying markers homogeneously distributed in terms of size within the range 80 bp - 400 bp).

A selection of 433 primer pairs was made, by keeping only perfect di/tri/tetra microsatellite motifs and with at least 20 bp between primer and microsatellite.

#### *Test of the PCR primers and multiplex protocols*

Microsatellites markers for *T. evanescens* were developed by testing and multiplexing part of the PCR primers selected after the QDD analysis. In total, 120 primer pairs were tested for DNA amplification in seven individuals of *T. evanescens* of different geographical origins (Table 1). The DNA of these individuals was extracted using the DNAeasy Blood & Tissue kit (QIAGEN, Hilden, Germany). They were identified as belonging to *T. evanescens* by DNA

sequencing using the COI region by the Centre of Biological Resources “CRB EpColl” from Institut Sophia Agrobiotech, INRAE/UCA/CNRS, Sophia Antipolis. Polymerase chain reactions (PCR) for each primer pair were performed in a total volume of 10  $\mu$ L containing 1x of the buffer QIAGEN Multiplex PCR kit, 2  $\mu$ M of each primer, and 2 $\mu$ L of extracted genomic DNA (approximately 2-10 ng). The PCR cycling conditions consisted of an initial denaturation step of 15 min at 95 °C, followed by 35 cycles with 30 s at 94 °C for denaturation, 90 s at 60 °C for hybridization and 60 s at 72 °C for elongation, and a final extension step of 30 min at 60 °C. The PCR products were then electrophoresed in Qiaxcel Advanced System QIAGEN (Hilden, Germany). We retained for the following steps only those PCR primer pairs that allowed microsatellite amplification at the expected size for all the seven individuals tested. For the retained pairs, a fluorescent-labeled version of the forward primer was ordered (Applied Biosystems, Woolston, UK). The fluorescent 5' labeled forward primer and the associated reverse primer were used to amplify again the DNA of the same individuals as above. PCR conditions were the same as mentioned above, but with 30 cycles instead 35. Two  $\mu$ L of the obtained PCR products plus 9  $\mu$ L of a mix of formamide and 500 LIZ GeneScan™ (Applied Biosystems, Woolston, UK) size standard (25  $\mu$ L of LIZ 500 size standard for 1 mL of formamide) were separated by electrophoresis using an ABI 3700 sequencer (Applied Biosystems). Sizes of the amplified fragments were scored with Genemarker™ version 1.75 software (SoftGenetics LLC).

Primer pairs that provided an unambiguous genotype were kept for the design of multiplex kits. These kits consisted of multiplex PCR combining between 15 and 20 compatible markers in terms of expected size range and fluorescent colour (NED, FAM, VIC or PET). Around 10 combinations were tested, until a combination allowed simultaneous amplification of all markers. Primer concentrations were then adjusted to reach homogeneous fluorescence intensities for all markers.

The resulting multiplex PCR reactions used cycling conditions as described above, but with the number of cycles reduced to 25. These PCR were then tested on three *T. evanescens* populations. The populations were mixes of several strains from the CRB EpColl that were let synchronized in terms of phenology and let crossing freely for 10 generations.

GenePop version 4.2 (Rousset 2008) was used to test deviations from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE), to estimate the expected and observed heterozygosities and to test for genotypic linkage disequilibrium. Null alleles detection and frequency estimation were made using Micro-Checker (Van Oosterhout *et al.* 2004).

#### *Cross-species amplification*

The multiplex PCR reaction was further tested using DNA from 5 other *Trichogramma* species: *Trichogramma brassicae*, *Trichogramma chilonis*, *Trichogramma cordubensis*, *Trichogramma daumalae*, *Trichogramma cacoeciae*.

## **Results and Discussion**

### **Test of primers**

Out of the 120 primer pairs tested, 110 amplified the expected DNA fragments in the 15 *T. evanescens* test individuals. We selected 25 of these primer pairs for integration in a multiplex PCR design and ordered fluorescent forward primers for these 25 pairs. Unambiguous electrophoregrams after capillary electrophoresis in an automated sequencer was obtained for all of them. The best multiplexing protocol enabled to amplify 19 markers in one single PCR (Table 2).

### **Selected Multiplex PCR protocol and validation of integrated markers**

Applying the designed multiplex PCR protocol on the samples from the three test populations revealed total numbers of alleles (NA) ranging from 5 to 14, depending on the locus. Nei's gene diversity (expected heterozygosity) ranged from 0.54 to 0.85. After applying False Discovery Rate (FDR) corrections on P values (Benjamini & Hochberg, 1995), deviations from HW equilibrium were detected in four markers (TE070 and TE094 in two populations, and TE014 and TE101 in one population). Micro-Checker suggested the presence of null alleles as the most probable cause of the deviation. After Bonferroni corrections significant linkage disequilibrium across the three populations was detected among several markers (TE006 with TE094, TE105 and TE115; TE094 with TE098, TE112, TE115 and TE076; TE003 with TE076; TE009 with TE050, TE094, TE098 and TE112, TE050 with TE094 and TE112; TE115 with TE105 and TE112, TE050 with TE098 and TE014 with TE116).

Removing all markers displaying deviations from Hardy-Weinberg equilibrium and all markers in linkage disequilibrium would result in a final selection of 13 markers. However, since linkage disequilibrium patterns were not identical in all three populations, it is difficult to determine whether the detected linkage disequilibrium is caused by the structure of the population or by the markers themselves. At this stage, we propose to retain all markers not deviating from HW and check for linkage disequilibrium problems in studies including more populations.

#### *Cross-species amplification*

All the 19 microsatellite markers designed amplified DNA fragments in at least one other *Trichogramma* species (Table 3). Six markers, TE003, TE006, TE014, TE075, TE076 and TE116 amplified at least one allele in all species. These markers may be good candidates for use in the other species tested.

Table 1. Populations used to test the microsatellite markers: strain code (CRB EpColl), species, GPS coordinates and country of collection place, plant from which it was collected, collection date. *T. evanescens* populations were used to prepare the DNA library and test the primers. Populations from other species were used to check cross-amplifications.

Strain code	Species	lon	lat	pays	Plant	Collection date
ACJYR0002	<i>T. cordubensis</i>	3.09	42.45	France	<i>Salix sp.</i>	2015
ACJYR0127	<i>T. cacoeciae</i>	6.63	45.55	France	<i>Abies sp.</i>	2015
TDaum_ext	<i>T. daumalae</i>	7.75	48.57	France	Rearing	1987
BL065	<i>T. evanescens</i>	0.89	45.20	France	<i>Malus sp.</i>	2016
ISA1797	<i>T. evanescens</i>	6.83	43.78	France	<i>Rosa canina</i>	2015
Citron	<i>T. cacoeciae</i>	6.93	43.66	France	<i>Citrus sp.</i>	2012
AF017	<i>T. evanescens</i>	7.36	48.20	France	<i>Olea europaea</i>	2015
AM002	<i>T. evanescens</i>	4.96	45.52	France	<i>Cydonia oblonga</i>	2015
ESP468	<i>T. evanescens</i>	-2.20	42.88	Espagne	<i>Phaseolus vulgaris</i>	2016
GOT0093	<i>T. evanescens</i>	4.93	44.98	France	<i>Malus sp.</i>	2016
CASP35	<i>T. evanescens</i>	43.83	6.55	France	Calicotome spinosa	2016
TSM004	<i>T. evanescens</i>	3.58	45.67	France	<i>Prunus sp.</i>	2015
PR002	<i>T. brassicae</i>	5.43	43.59	France	Rearing	2015
PUG029	<i>T. cordubensis</i>	5.13	43.74	France	<i>Malus sp.</i>	2015
ESP467	<i>T. evanescens</i>	-2.20	42.88	Espagne	<i>Phaseolus vulgaris</i>	2016
Taiwan	<i>T. chilonis</i>	120.96	23.70	Taiwan	Rearing	1987
Tbra	<i>T. brassicae</i>	-	-	France	Rearing	1980
MURU0222	<i>T. evanescens</i>	-0.78	43.49	France	<i>Solanum lycopersicum</i>	2016
ESP462	<i>T. evanescens</i>	-2.20	42.88	Espagne	<i>Cucurbita pepo</i>	2016
ISA 26202	<i>T. evanescens</i>	-	-	France	Rearing	2019

Table 2. List of the 19 markers integrated in the multiplex PCR: name, fluorescent dye, target motif, expected PCR size according to the sequence detected in the initial DNA library, primer sequences, concentration ( $\mu\text{M}$ ), total number of alleles detected (NA), and for each population: number of individuals genotyped, number of alleles, expected heterozygosity He, observed heterozygosity Ho (\* when deviation from Hardy-Weinberg equilibrium is significant).

Marker name	Dye	Ms motif in the DNA library	PCR product expected size	Foward and Reverse primer 5'-3' sequence	[C] in PCR	Total NA	Population 1				Population 2				Population 3			
							N	NA	He	Ho	N	NA	He	Ho	N	NA	He	Ho
TE003	VIC	(AG)13	99	F: CCGGCTCGAGTGTTCATTA R: CGACTCGTTGCACAATCGTT	0.1	10	21	5	0.79	0.81	47	5	0.75	0.75	43	5	0.69	0.72
TE006	FAM	(AG)12	109	F: CAGCTGACGTACGAATTCGC R: TATACGTCGAGTGCTGCTGG	0.1	10	21	5	0.76	0.71	47	6	0.81	0.81	43	5	0.75	0.77
TE009	PET	(AC)14	115	F: AGCTTCTGTATAAATATCGGAGCT R: AGATCGTCGTAACCTGCCG	0.2	6	20	6	0.73	0.55	47	3	0.67	0.64	43	4	0.36	0.40
TE014	NED	(AG)19	127	F: CGTCGTGTTAGTAGGTGTGCT R: CGCATAGATTTGCCCGAGGA	0.2	14	21	6	0.77	0.91	47	8	0.86	0.85	43	6	0.77	0.79
TE025	PET	(AG)18	146	F: CGAGAAATCAAACGCTTCTCC R: CGTACTTCGTACAGCGCACT	0.1	12	20	8	0.83	1.00	47	5	0.72	0.66	43	5	0.78	0.74
TE047	FAM	(AG)15	186	F: TGCCGGGATTAATTCGACGA R: CAATCGCACTCAGCTTGCTC	0.1	10	21	7	<b>0.77</b>	<b>0.62*</b>	47	5	0.75	0.79	43	5	0.75	0.65
TE050	PET	(AG)16	190	F: CCGAGACGGTCTTTATGAGC R: TACGCGCAATGAACGATGT	0.1	11	21	7	0.77	0.71	47	6	0.79	0.57	43	6	0.79	0.72
TE051	NED	(AG)23	190	F: GTCGACGTTCTCCTCCTTCG R: ACTTGGCTCATCCGTTGTC	0.1	10	21	7	0.82	0.67	47	3	0.56	0.51	43	6	0.79	0.72
TE053	VIC	(AC)18	194	F: AGAGCGAGCGCAAGTAGATC R: GCTGCCAATTCTCTTTCGCC	0.1	10	21	6	0.83	0.95	47	5	0.79	0.81	43	6	0.77	0.81
TE070	NED	(AC)22	240	F: CCCTCGGCTCGAAACTTT R: TGAATTTAGATGGATAATTGTGCAGT	0.3	9	17	5	<b>0.74</b>	<b>0.24*</b>	46	4	0.75	0.65	40	5	<b>0.57</b>	<b>0.20*</b>
TE075	FAM	(AG)28	248	F: GCGCGCTGCATGTATAAATC R: CGGAGAGGAGGAAGAAGGGA	0.2	10	20	7	0.81	0.60	47	4	0.74	0.77	43	4	0.61	0.67
TE076	VIC	(AGC)10	250	F: CGCTCGACAGATTCCCGTTA R: GGCACAAGACTCGGCTAGAC	0.1	5	21	3	0.66	0.62	47	3	0.45	0.43	43	3	0.64	0.65
TE094	FAM	(AG)15	292	F: GTCCCTTTGACGTCGTCCC R: CTGCACGTTAGAGAGCTGCT	0.2	8	21	5	<b>0.79</b>	<b>0.57*</b>	47	4	0.68	0.77	43	5	<b>0.64</b>	<b>0.58*</b>
TE098	PET	(AG)18	296	F: AGCTCAAATTGAAGGATTGCAGG R: GCCATCGAGTCTAATTTGGCA	0.3	12	21	9	0.86	0.81	47	5	0.79	0.72	43	5	0.68	0.67
TE101	NED	(AC)18	297	F: CCGATCTCGAGTCGCCAA R: GTTCAATGCGCTCGCGAG	0.4	11	21	7	0.78	0.76	47	6	0.80	0.79	43	5	<b>0.67</b>	<b>0.40*</b>
TE105	VIC	(AG)16	300	F: GCTCAGTGTGTATGTGCACG R: ACGTGCGAATATGTAGGAGTGA	0.3	8	21	6	0.78	0.62	47	4	0.73	0.77	43	2	0.19	0.21
TE112	NED	(ATC)12	330	F: AGTCGTTTTCTTGAGCAGTCC R: TAGTCGATGATGGGCTCTGC	0.4	5	21	4	0.74	0.62	47	4	0.54	0.60	43	3	0.58	0.47
TE115	FAM	(AG)12	337	F: GGTTGGCCGTTGATTTTCGA R: AGACTGGAAAATTGCGACCTCT	0.4	8	21	5	0.63	0.67	47	2	0.29	0.30	43	6	0.78	0.74
TE116	PET	(AG)15	340	F: CGCGTGCAGTCGCTATG R: AGACTTGCTTATGTGCCCG	0.4	8	21	7	0.83	0.95	47	6	0.78	0.79	43	4	0.65	0.70

Table 2. Size (in base pairs) of microsatellite alleles amplified in 5 other species of *Trichogramma*. The number of populations tested (10 individuals per population) is within brackets.

	<i>T. brassicae</i> (2)	<i>T. cacoeciae</i> (2)	<i>T. chilonis</i> (1)	<i>T. cordubensis</i> (2)	<i>T. daumalae</i> (1)
TE003	88	92,94,96	96	90,115	117
TE006	94	101,107, 109	105	105	105
TE009	108	-	-	-	112
TE014	105	111,112,114,118	112	109,111	120
TE025	-	-	-	-	160
TE047	174,182	166	167	169	-
TE050	-	174,196,201,208	168	177,182	204
TE051	-	154	164	172,183	168
TE053	169	169	-	169	192
TE070	-	-	-	-	211
TE075	212,229	207, 209	211	215,219	201
TE076	252	248,251	248	245	241
TE094	281	284	288	-	284
TE098	291	-	274	269	278
TE101	282,284	-	279	275	293
TE105	303	-	298	277	296
TE112	-	-	-	320,356,365	342
TE115	-	-	330	335,344	329
TE116	353	324,328,330	330	326	330

## CHAPITRE IV :

### Discussion générale



Les traits de personnalité présentent plusieurs caractéristiques qui en font de bons candidats pour améliorer l'utilisation des agents de lutte biologique. Tout d'abord, ils diffèrent de manière stable entre les individus. Considérer les traits de personnalité revient donc à prendre en compte une variabilité intra-spécifique, puisqu'il est possible de distinguer les individus (et les populations) de la même espèce selon leurs traits de personnalité. Prendre en compte la variabilité intra-spécifique dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique, c'est précisément une des méthodes préconisées par de récentes études pour améliorer la lutte biologique (Kruitwagen et al., 2018; Lommen et al., 2017). Ensuite, les traits de personnalité peuvent présenter une part d'héritabilité : il est donc possible de les intégrer dans des programmes de sélection. Enfin, les traits de personnalité sont généralement corrélés à des traits d'histoire de vie considérés comme ayant un fort intérêt pour l'amélioration des programmes de lutte biologique, que ce soit pour les élevages de masse en laboratoire des agents de lutte biologique (fécondité, longévité, etc.) ou pour leur efficacité à contrôler les ravageurs en champ (fécondité, longévité, dispersion en champ, etc.) (Hopper, Roush, & Powell, 1993b). De plus, au vu de l'importance de la personnalité dans le fonctionnement des écosystèmes (notamment dans les interactions inter et intra-spécifiques, dans la dispersion et dans les réponses des organismes face aux changements environnementaux) (Wolf & Weissing, 2012), les traits de personnalité des agents de lutte biologique sont susceptibles de jouer un rôle important dans leur efficacité à contrôler des ravageurs en champ.

Le premier objectif majeur de cette thèse était de mettre au point pour la première fois des protocoles de mesure de traits de personnalité animale chez une espèce de trichogramme, *Trichogramma evanescens*. Le deuxième objectif majeur de cette thèse était d'évaluer l'intérêt de la prise en compte de ces mesures de personnalité pour améliorer les programmes de lutte biologique, en prenant pour cas d'étude *T. evanescens*. Il s'agit d'une étude novatrice puisque, bien que suggéré à plusieurs reprises (Bolnick et al., 2011; Michalko et al., 2019; Sih et al., 2012), l'intérêt de la prise en compte de la personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique n'a encore jamais été étudié.

Les différences comportementales entre les individus d'une même population, stables au cours du temps et des situations (i.e. la personnalité), n'avaient jamais été mises en évidence chez une espèce du genre *Trichogramma*, ni chez une espèce de si petite taille (un individu de *T. evanescens* fait environ 0,4 millimètre). Avant d'obtenir le protocole final de mesure de personnalité chez *T. evanescens* utilisé dans ces travaux de thèse et présenté dans le chapitre II, plusieurs tentatives de protocoles ont été réalisées. Étant donné que cette mise au point a

nécessité plus d'un an et demi de travail, et que ce travail de l'ombre n'a pas fait l'objet d'une partie spécifique dans ce document, la première partie de cette conclusion générale se focalisera sur le cheminement qui a permis d'aboutir au protocole final.

Une fois le protocole de mesure de personnalité mis en place, deux grandes séries d'expérimentations ont été conduites. Durant la première expérience, menée au sein du laboratoire de l'Institut Sophia Agrobiotech, nous avons réalisé le phénotypage de 24 lignées isogéniques de *T. evanescens* selon six variables comportementales pouvant être attribuées à trois traits de personnalité (l'activité, l'exploration et l'audace) et trois traits d'histoire de vie (fécondité, longévité et taille corporelle). Nous avons ainsi étudié pour la première fois chez cette micro-guêpe des traits de personnalité, leur corrélation entre eux (et ainsi la mise en évidence de syndromes comportementaux), leur héritabilité et leur corrélation (phénotypique et génétique) avec d'autres traits d'histoire de vie mesurés en laboratoire. Cette première étape de thèse a permis (i) de montrer l'existence de traits de personnalité chez *T. evanescens*, et (ii) d'étudier l'intérêt et la possibilité de les intégrer dans les programmes de sélection d'agents de lutte biologique, en estimant leur potentialité de sélection (via l'héritabilité) et l'existence d'éventuels compromis évolutifs (via la corrélation entre traits) susceptibles d'affecter l'efficacité de ces agents à être élevés en masse ou à contrôler les ravageurs sur le terrain. Ces expérimentations et leurs résultats ont été présentés et discutés dans le chapitre II de cette thèse, et seront abordés en deuxième partie de cette conclusion générale. Durant la deuxième série d'expérimentations, réalisée dans différentes parcelles de culture de maïs dans le sud-est de la France, le lâcher de 23 des 24 lignées de *T. evanescens* a été réalisé sur 38 sites différents en 2019 (une lignée sur les 24 phénotypées en laboratoire n'a pu être utilisée car elle n'a pu être maintenue en élevage de masse), afin d'évaluer l'efficacité de ces lignées en champ via l'estimation de variables telles que la dispersion et le taux de recapture de chaque lignée (estimé suite à l'identification génétique possible des descendants récupérés sur le terrain grâce au développement de microsatellites obtenus durant cette thèse). Cette deuxième étape de thèse a permis d'étudier le lien entre les variables mesurées en laboratoire (traits de personnalités et autres traits d'histoire de vie) et les variables de performances sur le terrain de 23 lignées de *T. evanescens*. Nous avons ainsi pu comparer l'intérêt d'utiliser la personnalité pour prédire l'efficacité en lutte biologique de ces lignées par rapport à des traits d'histoire de vie plus classiques (fécondité, longévité, taille corporelle). Ces expérimentations et leurs résultats ont été présentés et discutés dans le chapitre III de cette thèse, et seront abordés en troisième partie de cette conclusion générale.

Dans la dernière partie de cette discussion générale, nous aborderons, en mettant en perspectives les résultats de cette thèse, les possibilités et les points clés qui pourraient être considérés pour améliorer la sélection et l'utilisation des agents de lutte biologique via le phénotypage de leur personnalité.

## **I. Rétrospective sur la mise au point de protocoles de mesure de la personnalité chez *Trichogramma evanescens***

Le premier objectif de cette thèse était de mettre au point des protocoles standardisés pour mesurer des différences comportementales entre les individus qui sont stables au cours du temps et/ou des situations, chez *Trichogramma evanescens*. Bien qu'elle ait été mesurée chez d'autres guêpes parasitoïdes (e.g. Gomes, Desouhant, & Amat, 2019), la personnalité n'avait jamais été mesurée chez des espèces du genre *Trichogramma*. De plus, la taille (inférieure à un millimètre) du modèle biologique utilisé dans ces travaux de thèse constituait une contrainte forte pour la mise en place de protocoles de mesure de la personnalité qui soient facilement utilisables sur un grand nombre d'individus.

Dans un premier temps, une réflexion autour de la définition des variables comportementales à mesurer a été réalisée. Nous nous sommes appuyés sur les définitions classiques des cinq principaux traits de personnalité définis par Réale et al. (2007) : l'activité, l'audace, l'exploration, l'agressivité et la sociabilité. Si la mise en place de protocoles de mesure de l'activité ou de l'exploration n'ont pas posé de problème de faisabilité majeur, cela est moins le cas pour les autres traits de personnalité.

L'agressivité (la réaction antagoniste d'un individu envers un ou plusieurs conspécifiques) et la sociabilité (la réaction d'un individu à la présence ou à l'absence d'un conspécifique) sont susceptibles jouer un rôle dans l'efficacité des agents de lutte biologique (par exemple, l'agressivité et les capacités de dispersion peuvent être corrélés (Cote, Fogarty, et al., 2010)). La mesure de ces traits implique de mettre l'individu focal en présence d'autres individus, tout en étant capable de le distinguer et le récupérer à la suite de l'expérience pour pouvoir répéter la mesure afin d'estimer la répétabilité du trait comportemental considéré. La taille des individus de *Trichogramma evanescens* rend très difficile ce dernier point puisqu'il existe peu de techniques de marquage d'individus de si petite taille qui ne sont pas susceptibles d'affecter leur comportement et qui permettent de les distinguer entre eux. Nous avons tout de même imaginé un protocole pour mesurer la sociabilité des femelles trichogrammes en disposant dans des compartiments différents, et séparés par un tissu aux mailles très fines (type tulle),

l'individu étudié et un groupe de 30 individus, et nous avons cherché à estimer le temps passé par l'individu étudié dans la zone proche du groupe. Les premiers tests réalisés pour valider ce protocole ont été sans succès (absence de répétabilité des traits, importante manipulation des individus, temps nécessaire à la préparation très long, nécessité d'un grand nombre d'individus pour former les groupes, etc.). Face à ce constat d'échec et après plusieurs répétitions, nous avons préféré nous orienter vers les mesures, plus abordables en termes de manipulation et de temps nécessaires, des autres traits de personnalité.

Afin de mesurer l'audace (la réaction d'un individu face à une situation risquée) chez les femelles *T. evanescens*, nous avons imaginé et testé plusieurs protocoles pour créer une situation qui pouvait être perçue comme « risquée » par les individus. Dans un premier temps, nous avons cherché à les faire s'immobiliser, afin de mesurer le temps qu'ils mettaient pour se remettre en mouvement. Cette immobilisation suite à un stress est une mesure relativement classique que l'on trouve dans des études en comportement animal (e.g. Kortet, Rantala, & Hedrick, 2007; Moscicki & Hurd, 2015) : plus le temps mis par l'individu qui vient de subir un stress bref à se remettre en mouvement est court, plus cet individu sera considéré comme « audacieux ». Les protocoles testés pour créer ce stress (flash lumineux ou courte vibration par exemple) ne nous ont pas permis de réussir à immobiliser les individus de façon certaine. Par ailleurs, l'application de l'intensité de ce stress était difficile à contrôler, ce qui ne permettait pas de disposer d'une mesure standardisée nécessaire à la mesure des traits de personnalité. En revanche au cours de ces différentes expérimentations, nous avons observé que certains individus semblaient marquer une hésitation voire s'arrêtaient avant d'entrer dans une zone sombre. Un comportement similaire a été observé chez le papillon *Pieris brassicae*, dans une étude au cours de laquelle les auteurs notaient si les individus volaient ou non au travers d'un tunnel sombre, afin de mesurer leur audace (Ducatez et al., 2012). Nous avons donc décidé de tenter d'exploiter cette réponse face à une zone sombre afin de mesurer l'audace des individus.

Un des points délicats rencontrés dans l'ensemble des protocoles testés concernait le suivi à l'œil nu d'individus de si petite taille. Nous avons alors décidé de nous orienter vers une mise au point des protocoles incluant des prises vidéos des individus permettant d'obtenir des mesures plus détaillées du comportement face à un stress, comme les changements de trajectoires et de vitesses, en prenant exemple sur des études de suivi de mouvements chez des insectes (Branson, Robie, Bender, Perona, & Dickinson, 2009; Burte, 2018; Schtickzelle, Joiris, Van Dyck, & Baguette, 2007). Ces enregistrements vidéo avaient le double avantage de nous offrir la possibilité de mesurer de nouveaux indices pouvant être liés à la personnalité

(notamment liés à la trajectoire des individus (e.g. Branson, Robie, Bender, Perona, & Dickinson, 2009)), et de combiner la mesure de plusieurs traits de personnalité dans le même protocole expérimental tout en minimisant la manipulation des individus, réduisant ainsi le stress, le temps de manipulation et le risque de perte des individus. De plus, l'archivage des comportements réels sous forme de vidéos a permis d'éviter les risques d'erreur de mesure ou de perte de l'individu qu'implique le suivi à l'œil nu d'un individu de très petite taille.

Nous avons ainsi développé le protocole de suivi vidéo présenté dans le chapitre II, afin d'évaluer le comportement des individus à la frontière entre une zone blanche et une zone sombre. Afin d'estimer « l'hésitation » des individus à cette frontière, nous avons mesuré le temps mis par les individus pour entrer pour la première fois dans la zone sombre, et nous avons étudié le changement de comportement (changement de sinuosité et de vitesse) dans la zone proche de la frontière. Nous avons également mesuré l'activité et l'exploration des individus à l'aide du même protocole et au cours de la même expérience. Afin de séparer au mieux dans le temps et dans l'espace les mesures, nous avons décidé de ne pas mesurer l'audace, l'activité et l'exploration dans la même zone de l'arène utilisée dans le protocole. Ainsi, l'exploration a été mesurée dans la zone blanche (la zone d'arrivée de l'individu), l'audace a été mesurée à proximité de la frontière entre les deux zones, et l'activité a été mesurée dans la zone sombre. Nous avons ainsi pu atteindre notre premier objectif : mesurer des différences comportementales entre les individus qui sont stables au cours du temps et/ou des situations, chez *Trichogramma evanescens*. Ce protocole a été utilisé pour réaliser le phénotypage de femelles provenant des 24 lignées de *T. evanescens*. Cette première phase de la thèse est loin d'avoir été négligeable puisque pour atteindre ce protocole standardisé, il a fallu plus d'un an et demi de mise au point. La phase de développement des scripts nécessaires au traitement des vidéos (à l'aide des logiciels Ctrax (Branson et al., 2009), ImageJ (Schneider, Rasband, & Eliceiri, 2012) et R (R Core Team, 2019)) afin d'obtenir des données de mouvement analysables a également pris plusieurs mois et fera prochainement l'objet d'une publication.

## **II. Les traits de personnalité chez *Trichogramma evanescens* sont mesurables, en partie héréditaires et corrélés à des traits d'intérêt pour la lutte biologique mesurés en laboratoire**

Le phénotypage des femelles des 24 lignées de *T. evanescens* réalisé à partir du protocole de suivi vidéo présenté a permis de mettre en évidence l'existence de six variables comportementales répétables au cours du temps chez les femelles de cette espèce. Nous avons considéré que ces variables pouvaient être reliées à trois des cinq traits de personnalité définis

par Réale et al. (2007) : l'activité, l'audace et l'exploration. Nous avons pu montrer que ces six variables étaient corrélées entre elles et avons pu les résumer en deux continuum (ou « syndrome comportementaux ») : un continuum distinguant à ses extrémités des individus peu actifs des très actifs, et l'autre continuum distinguant à ses extrémités des individus peu explorateurs des très explorateurs. Les traits de personnalité que nous avons étudiés sont en partie héréditaires (avec des valeurs d'héritabilité inférieures à 10 %). Nous avons ainsi mesuré pour la première fois des traits de personnalité chez une espèce de trichogramme, alimentant ainsi le corpus bibliographique traitant de la personnalité chez les insectes. La personnalité a de plus été rarement mesurée chez des guêpes parasitoïdes (voir toutefois Gomes et al., 2019), et chez une espèce de si petite taille.

Au cours de ces expériences nous avons également mis en évidence l'existence de corrélations phénotypiques et génétiques entre les traits de personnalité et des traits d'histoire de vie liés à la fécondité, la longévité et la taille des individus (estimés via la mesure de la taille du tibia de chaque individu). Nous avons montré que les femelles *T. evanescens* les plus actives (ou rapides) ont une taille plus importante et pondent un plus grand nombre d'œufs que les femelles les moins actives. Ces corrélations ne sont pas surprenantes : un individu de plus grande taille, et en particulier avec de plus grands tibias, est généralement capable de couvrir de plus grandes distances et/ou possède davantage de réserves énergétiques qu'il peut utiliser à la fois pour la reproduction et pour l'activité. Nos résultats semblent être compatibles avec l'hypothèse de l'existence d'un syndrome de « rythme de vie » (Dammhahn et al., 2018; Réale, Garant, et al., 2010), c'est-à-dire un continuum discriminant à une extrémité des individus peu actifs, peu audacieux, petits et avec une fécondité modérée (donc ayant un rythme de vie plutôt « lent ») et à l'autre extrémité des individus très actifs, audacieux, de grande taille et avec une forte fécondité (ayant donc un rythme de vie plutôt « rapide »). Au niveau génétique, nous avons observé, comme au niveau phénotypique, une corrélation positive entre l'activité et taille des tibias, ce qui suggère que les lignées avec des individus plus actifs sont aussi les lignées avec les individus de plus grande taille. Cependant, nous avons également mis en évidence que les lignées avec des individus très explorateurs sont les lignées avec les individus qui ont une faible fécondité, mettant en évidence un éventuel compromis évolutif entre l'exploration et la fécondité. Les corrélations entre traits de personnalité et traits d'histoire de vie ont été étudiées et mises en évidence chez de nombreuses espèces appartenant à de nombreux taxa et semblent dépendre de la fonction biologique des traits de personnalité considérés chez une espèce (Biro & Stamps, 2008). En effet, pour des traits de personnalité qui sont liés aux capacités de

dispersion (comme le sont l'activité et l'exploration (Cote, Clobert, et al., 2010; Wolf & Weissing, 2012)), des études comme celle de Gu et collaborateurs (2006) chez le lépidoptère *Cydia pomonella*, ont montré une corrélation négative, et non positive comme on pourrait s'y attendre (et décrit plus haut), entre l'activité et la fécondité. Gu et collaborateurs considèrent ainsi l'existence d'un compromis entre la dispersion et la fécondité, les femelles les plus sédentaires étant les plus grosses, avec une plus grande capacité de ponte, et les femelles se dispersant davantage étant plus petites avec une plus faible capacité de ponte. Cependant, nos résultats ne suggèrent pas de corrélation génétique négative entre la taille et les traits de personnalité souvent liés à la dispersion que sont l'activité et l'exploration (nous n'avons pas trouvé de corrélation entre l'exploration et la taille des tibias, et avons trouvé une corrélation positive entre la taille des tibias et l'activité).

Cette première série d'expérimentations en laboratoire nous a ainsi permis de mettre en évidence l'existence de traits de personnalité chez *Trichogramma evanescens*, qui sont de plus (i) en partie héréditaires et (ii) corrélés à des traits d'histoire de vie (notamment la fécondité). Les 24 lignées que nous avons utilisées diffèrent selon les traits de personnalité et les traits d'histoires de vie étudiés. Ainsi, dans le cadre de la lutte biologique, nos résultats suggèrent qu'il est possible de distinguer et éventuellement de sélectionner les lignées selon leurs traits de personnalité. Malgré la mise en évidence de corrélations entre la personnalité et des traits d'intérêt pour la lutte biologique (fécondité et taille), ainsi que l'attention particulière qui doit être portée à l'existence du compromis entre exploration et fécondité à l'échelle de la lignée, le potentiel réel du phénotypage de la personnalité pour améliorer l'utilisation des agents de lutte biologique ne peut être évalué qu'après avoir étudié la corrélation entre personnalité et performances (i) en production de masse et/ou (ii) à contrôler les ravageurs sur le terrain. Nous avons ainsi développé des protocoles de mesure de performances des différentes lignées dans des champs de maïs.

### **III. La personnalité chez *Trichogramma evanescens* influence la dispersion en champ**

Les expérimentations réalisées dans des champs de maïs nous ont permis d'estimer pour chaque lignée phénotypée au préalable en laboratoire des variables liées à la performance de l'agent au champ, à savoir le nombre de plaquettes avec au moins un œuf parasité, la distance moyenne et la distance maximale entre le lâcher et l'oviposition. Nos résultats suggèrent que la personnalité, mieux que d'autres traits d'histoire de vie classiquement utilisés en lutte biologique, pourrait permettre de prédire la distance moyenne de dispersion des lignées, voire

leur distance maximale de dispersion, mais n'influe pas sur le nombre de plaquettes parasitées. De plus, nous avons observé une différence entre les scores de personnalité considérés, puisque les lignées avec les individus les plus explorateurs semblent avoir une distance maximale de dispersion qui est plus importante que celle des lignées avec les individus les plus actifs. Nous n'avons cependant pas observé de différence entre l'influence de l'activité ou de l'exploration sur le nombre de plaquettes parasitées. Ainsi, les lignées actives et les lignées exploratrices ont la même efficacité de parasitisme (selon la variable que nous avons mesurée), mais les lignées exploratrices vont plus loin que les lignées actives, et ce pendant la même durée. Nous pouvons supposer que les lignées exploratrices sont plus efficaces pour trouver des plaquettes d'œufs hôtes, et/ou qu'elles passent moins de temps sur les plaquettes d'œufs.

Notre objectif était non seulement d'évaluer l'intérêt de la prise en compte de la personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique pour améliorer leur utilisation en champ, mais également de vérifier si les traits de personnalité avaient un intérêt inférieur, équivalent ou supérieur à celui d'autres traits d'histoire de vie classiquement considérés dans les programmes de lutte biologique. Ainsi, après avoir évalué le potentiel des traits de personnalité à prédire les variations observées dans les variables de performance en champ, nous l'avons comparé avec le potentiel de prédiction des autres traits d'histoire de vie (fécondité, longévité et longueur des tibias). Nos résultats suggèrent que les combinaisons des trois traits d'histoire de vie mesurés sont moins efficaces que les traits de personnalité pour prédire les variations observées dans les distances moyennes et maximales de dispersion. Curieusement, nous avons également montré qu'il n'y a pas d'intérêt à utiliser les combinaisons des trois traits d'histoire de vie mesurés comme prédicteurs des variations observées dans les trois variables de terrain considérées. Ce résultat est étonnant car ces traits font partie des traits considérés classiquement comme d'intérêt pour la lutte biologique (Hopper et al., 1993a), et nous avons abordé ce point dans la discussion du chapitre III.

Nous avons ainsi étudié pour la première fois l'intérêt d'utiliser la personnalité pour prédire l'efficacité d'un agent de lutte biologique en champ. Nous avons montré que la personnalité est liée à la dispersion en champ chez *T. evanescens*, et que les lignées les plus exploratrices semblent plus efficaces en termes de dispersion que les lignées les plus actives. Ces résultats ne sont pas étonnants : de nombreuses études suggèrent que la personnalité et notamment des traits comme l'exploration jouent un rôle dans la dispersion et dans les invasions biologiques (Chapple, Simmonds, & Wong, 2012; Modlmeier et al., 2015). Cependant, cette relation entre personnalité et mouvement en champ chez un insecte de si petite taille et utilisé comme agent

de lutte biologique n'avait encore jamais été montré. Nos résultats soulignent l'importance de considérer davantage les variabilités intra-spécifiques comportementales dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique. Cette piste prometteuse est largement appuyée dans de récentes publications (Kruitwagen et al., 2018), et notre étude y apporte un des rares jeu de données à si grande échelle (23 lignées, 38 sites de lâchers sur le terrain, plusieurs traits comportementaux et d'histoire de vie mesurés). Plusieurs points restent à étudier et/ou discuter afin de pouvoir intégrer le phénotypage de la personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique, et la partie qui suit a pour but d'évoquer en partie ces différents points.

#### **IV. Perspectives**

Ce travail de thèse repose sur l'étude de l'intérêt de l'intégration des traits de personnalité dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique afin d'améliorer leur efficacité à être produits en masse et à contrôler les ravageurs des cultures. Nous avons (i) caractérisé le comportement, la fécondité, la longévité et la taille, sur près de 1000 femelles provenant de 24 lignés isogéniques de *T. evanescens* et avons (ii) lâché ces mêmes lignées en champ afin d'évaluer leur capacité à parasiter des œufs hôtes et à se disperser. Ces expérimentations nous ont permis de mettre en évidence (i) l'existence de traits de personnalité liés à l'activité, l'exploration et l'audace pour la première fois chez l'agent de lutte biologique *T. evanescens*, (ii) que l'exploration et l'activité présentait une héritabilité faible mais significative, (iii) l'existence de corrélation entre ces traits de personnalité et la fécondité et la taille, et (iv) l'existence d'un lien entre personnalité et dispersion en champ. Nos résultats constituent une base prometteuse pour la poursuite de recherches et développement de méthodes de sélection des agents de lutte biologique selon leur comportement et en particulier selon leur personnalité. Ces résultats posent un certain nombre de points clés et de perspectives à prendre en compte dans la poursuite des recherches sur l'intégration de la personnalité dans des programmes de lutte biologique, et certaines de ces perspectives sont abordées dans cette partie.

Les valeurs estimées d'héritabilité au sens large des traits de personnalité considérés dans cette thèse sont relativement faibles (inférieures ou autour de 10%), même pour des variables comportementales (la valeur moyenne de l'héritabilité en comportement animal est autour de 0.24 (Dochtermann et al., 2019)) ainsi que pour des traits considérés dans les programmes de sélection des élevages en agriculture, comme discuté dans le chapitre II. Dans l'optique d'un potentiel développement de programmes de sélection de lignées basées sur les traits de personnalité, cette héritabilité relativement faible risque de constituer un frein au

développement de programmes efficaces de sélection d'agents de lutte biologique. Plusieurs solutions peuvent être envisagées et explorées pour contourner cette faible héritabilité. Une première piste repose sur le fait que les lignées que nous avons utilisées, bien que différentes génétiquement entre elles, sont issues de populations qui ont été maintenues dans des conditions de laboratoire similaires pendant un nombre important de générations, augmentant ainsi les risques de réduction de la diversité génétique initialement présente dans les populations échantillonnées sur le terrain (Fauvergue, Vercken, Malausa, & Hufbauer, 2012). Ainsi, les différences de personnalité (et des autres traits d'histoire de vie) observées entre les lignées pourraient ne pas être représentatives des différences que l'on pourrait observer *in natura* entre des populations différentes. Or, l'héritabilité au sens large que nous avons calculé repose sur le rapport entre les variations intra-lignée et les variations interlignées observées. Si de faibles variations entre les lignées sont observées, la valeur de l'héritabilité estimée est plus faible que si les variations entre les lignées sont plus importantes. Dans ce cas, phénotyper des lignées présentant davantage de différences interlignées pourraient permettre d'obtenir non seulement des valeurs d'héritabilités plus élevées, mais également un plus large panel de valeurs dans les traits de personnalité (et d'histoire de vie) considérés. Cependant, si la variabilité interlignée observée dans cette étude est similaire à la variabilité interlignée présente *in natura*, la méthode de sélection génomique (Hayes, Bowman, Chamberlain, & Goddard, 2009), évoquée dans la discussion du chapitre II de cette thèse, pourrait permettre de sélectionner les traits de personnalité malgré leur faible valeur d'héritabilité. Cette méthode repose sur l'établissement, après un phénotypage et génotypage d'un grand nombre d'individus, d'une équation statistique liant génotype et phénotype, permettant ainsi de prédire le phénotype d'un individu en connaissant uniquement son génotype. Cette méthode est déjà utilisée dans les programmes de sélection de bétail et constitue une piste prometteuse pour les programmes de sélection des agents de lutte biologique (Leung et al., 2020). Ainsi, bien qu'elles puissent être au premier abord considérées comme un frein à l'intégration des traits de personnalité dans des programmes de sélection, il semble important de ne pas s'arrêter aux faibles valeurs d'héritabilité estimées sur les traits de personnalité considérés dans le cadre de cette thèse. En effet, ces faibles valeurs peuvent être le reflet d'une faible diversité génétique interlignées qui pourrait ne pas être représentatif de la diversité génétique présente *in natura* entre les populations. Si tel est le cas, prendre en compte des populations présentant des plus grandes différences génétiques pourraient permettre de révéler des valeurs d'héritabilité plus élevées. Si ce n'est pas le cas, des nouvelles méthodes de sélection de traits présentant des valeurs d'héritabilité faibles sont déjà utilisées dans des programmes de sélection de bétail et sont en

cours de développement pour être intégrés dans les programmes de sélection des agents de lutte biologique.

Concernant l'étude du lien entre personnalité et traits de performance sur le terrain chez *T. evanescens*, nos résultats suggèrent que les lignées les plus exploratrices dispersent plus loin tout en parasitant le même nombre de plaquettes par rapport aux lignées les plus actives. Ainsi, nous pouvons supposer que (i) les lignées exploratrices sont plus efficaces pour trouver des plaquettes d'œufs hôtes que les lignées actives, et/ou (ii) les lignées exploratrices passent moins de temps sur les plaquettes d'œufs que les lignées actives. Les lignées les plus exploratrices seraient donc susceptibles de contrôler les ravageurs sur de plus grandes surfaces. Ce point est tout d'abord important à prendre en compte dans les programmes de lutte biologique car lâcher des lignées qui contrôlent une plus grande surface permettrait de réduire la densité et le nombre de lâchers par champ et donc potentiellement de gagner en efficacité. De plus, l'efficacité et l'intérêt des lignées exploratrices par rapport aux lignées actives peut dépendre des conditions de l'agrosystème (conditions météorologiques, présence/absence et quantité de prédateurs, ravageur visé, etc.) dans lequel elles sont lâchées. Par exemple, les femelles *T. evanescens* sont relativement généralistes et peuvent parasiter différentes espèces de lépidoptères ravageurs, dont la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) et la noctuelle de la tomate (*Helicoverpa armigera*) (Oztemiz, 2008; Smith, 1996). Ces deux lépidoptères ont des comportements de ponte différents : la pyrale du maïs pond des œufs par paquets à la base des feuilles du maïs (Thiery, 2008) tandis que la noctuelle de la tomate dépose ses œufs séparément à différents endroits de la plante et notamment dans les soies des épis de maïs en fleurs (Barber, 1943; European Food Safety Authority, 2014). Connaître l'influence de la répartition des œufs hôtes sur les capacités des lignées exploratrices ou actives à les parasiter permettrait de mettre au point des stratégies de sélection et de lâchers d'agents de lutte biologique plus efficaces. Dans les résultats présentés dans cette thèse, pour des raisons de faisabilité et de coûts, nous n'avons pas intégré le nombre d'œufs parasités par lignée et par plaquette récupérée sur le terrain. Nous ne pouvons donc pas conclure sur l'influence de l'activité ou de l'exploration sur le nombre d'œufs parasité par plaquette. Toutefois, si les lignées les plus actives passent davantage de temps sur chaque plaquette d'œufs par rapport aux lignées exploratrices, elles seraient probablement en mesure de parasiter davantage d'œufs hôtes, et seraient donc plus efficaces pour lutter contre un lépidoptère qui pond ses œufs par agrégats, comme la pyrale du maïs. A l'inverse, si les lignées les plus exploratrices ont tendance à trouver plus facilement les œufs mais n'en parasitent que très peu par agrégat, elles seraient plus efficaces pour lutter contre un lépidoptère qui pond des

œufs de manière plus sporadique. Il serait également intéressant d'étudier l'influence de la personnalité sur les capacités des trichogrammes à contrôler des ravageurs qui pondent à différentes hauteurs et sur différents organes d'une plante (feuille, épis, etc.).

Nos résultats soulignent l'intérêt de considérer les traits de personnalité de *T. evanescens* afin d'améliorer leur utilisation en champ, mais constituent aussi une piste prometteuse à appliquer chez d'autres espèces d'agents de lutte biologique, qu'ils soient parasitoïdes ou prédateurs. La prise en compte de la variabilité comportementale interindividuelle chez les ravageurs (proies ou hôtes) pourrait également permettre d'améliorer les programmes de lutte biologique, puisque la personnalité influe sur les relations inter-spécifiques (Wolf & Weissing, 2012). Cela est particulièrement le cas pour les relations entre les proies (les ravageurs) et les prédateurs (les agents de lutte biologique). En effet, en présence de prédateurs (i.e. lors d'un lâcher d'agents de lutte biologique), les proies les moins enclines à prendre des risques (i.e. les plus timides) pourraient être favorisées par rapport à des proies plus audacieuses, qui se cacheraient moins. Dans ce cas, il s'agirait d'utiliser des agents de lutte biologique prédateurs supposément plus explorateurs, donc plus enclins à trouver les proies. Par ailleurs, si les populations de proies présentent une grande diversité de personnalités, il s'agirait alors de lâchers des agents de lutte biologique prédateurs présentant un large panel de personnalités différentes, comme suggéré par Royauté & Pruitt, 2015. La prise en compte de la variabilité comportementale interindividuelles chez les hôtes dans le cadre de l'utilisation d'agents de lutte biologique parasitoïdes oophages est moins importante sur le court terme, puisque les agents de lutte biologique attaquent les ravageurs à un stade où ils sont immobiles (i.e. le stade œuf). Cependant, une adaptation sur le long terme du comportement de ponte des ravageurs pourrait être observée en fonction de la personnalité des agents de lutte lâchés. Par exemple, la descendance des individus pondant des œufs en agrégats serait favorisée si les parasitoïdes lâchés sont des individus qui ne passent pas beaucoup de temps sur un agrégat et donc ne parasitent pas tous les œufs de l'agrégat. Dans tous les cas, une meilleure connaissance de la personnalité des populations ou lignées d'agents de lutte utilisées, ainsi que la mise en place de stratégies de lutte (prospections régulières sur le terrain pour connaître les diversités comportementales des ravageurs, définition de mélanges optimaux de personnalités des agents de lutte biologique en fonction de chaque situation, etc.) permettraient de mieux faire face aux variations environnementales rencontrées en champ et d'améliorer les programmes de lutte biologique.

Nous avons évalué et discuté de l'intérêt du phénotypage de la personnalité pour améliorer les programmes de sélection des agents de lutte biologique, en prenant l'exemple de *T. evanescens*. Il s'agit de traits nouveaux, jusqu'ici jamais pris en compte en lutte biologique. Cependant, la prise en compte de la personnalité en lutte biologique n'est pas incompatible avec l'étude d'autres traits comportementaux jusque-là considérés, comme les stratégies de recherche d'hôtes et de proies. Au contraire, étudier les relations entre la personnalité, les stratégies de recherche d'hôtes et d'autres traits physiologiques ou d'histoire de vie permettraient de mieux connaître la biologie des agents de lutte biologique utilisés ainsi que les mélanges de traits optimaux qui sont d'intérêt pour la lutte biologique. C'est dans cette idée que les 24 lignées de *T. evanescens* utilisées au cours de cette thèse sont actuellement maintenues au sein du Centre de Ressources Biologiques INRAE « Egg Parasitoids Collection » à Sophia Antipolis. L'utilisation de ces lignées, déjà caractérisées selon leur personnalité, leur fécondité, leur longévité, leur longueur de tibias, leur dispersion et leur taux de recapture en champ notamment, permettrait de rendre plus facile et accessible toute étude visant à étudier la corrélation entre un ou plusieurs traits précédemment listés et un nouveau trait comportemental, physiologique ou d'histoire de vie.



## Références bibliographiques



- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with imageJ. *Biophotonics International*, *11*(7), 36–41. <https://doi.org/10.1201/9781420005615.ax4>
- Alphen, J. J. M. Van, Bernstein, C., & Driessen, G. (2003). Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology and Evolution*, *18*(2), 81–87.
- Amat, I., Desouhant, E., Gomes, E., Moreau, J., & Monceau, K. (2018). Insect personality: what can we learn from metamorphosis? *Current Opinion in Insect Science*, *27*, 46–51. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.014>
- Ayvaz, A., Karasu, E., Karabörklü, S., Tunçbilek, A. Ş. (2008). Effects of cold storage, rearing temperature, parasitoid age and irradiation on the performance of *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Stored Products Research*, *44*, 232–240.
- Barber, G. W. (1943). Oviposition habits of the earworm moth in relation to infestation in the ears and to control. *Journal of Economic Entomology*, *36*(4), 611–618.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, *77*(4), 771–783. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, *57*(1), 289–300.
- Bennett, D. M., & Hoffmann, A. A. (1998). Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00218.x>
- Best, R. L., Beegle, C. C., Owens, J. C., & Ortiz, M. (1981). Population density, dispersion, and dispersal estimates for *Scarites substriatus*, *Pterostichus chalcites*, and *Harpalus pennsylvanicus* (Carabidae) in an Iowa Cornfield. *Environmental Entomology*, *10*, 847–856.
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history

- productivity? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(7), 361–368.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.003>
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2010). Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology and Evolution*, 25(11), 653–659. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.003>
- Blight, O., Díaz-mariblanca, G. A., Cerdá, X., & Boulay, R. (2016). A proactive – reactive syndrome affects group success in an ant species. *Behavioral Ecology*, 27, 118–125.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arv127>
- Boivin, G., Fauvergue, X., & Wajnberg, E. (2004). Optimal patch residence time in egg parasitoids: innate versus learned estimate of patch quality. *Oecologia*, 138(4), 640–647.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-003-1469-z>
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., ... Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4), 183–192.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bourchier, R. S. L., & Smith, S. M. (1996). Influence of environmental conditions and parasitoid quality on field performance of *Trichogramma minutum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80, 461–468.
- Bourguet, D., & Guillemaud, T. (2016). The hidden and external costs of pesticide use. In *Sustainable Agriculture Reviews* (pp. 35–120). <https://doi.org/10.1007/978-3-319-26777-7>
- Branson, K., Robie, A. A., Bender, J., Perona, P., & Dickinson, M. H. (2009). High-throughput ethomics in large groups of *Drosophila*. *Nature Methods*, 6(6), 451–457.  
<https://doi.org/10.1038/nmeth.1328>
- Briese, D. T. (2000). Classical biological control. *Australian Weed Management Systems*, 161–192.
- Brodin, T., & Johansson, F. (2004). Conflicting selection pressures on the growth/predation-risk trade-off in a damselfly. *Ecology*, 85(11), 2927–2932. <https://doi.org/10.1890/03-3120>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC

- in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33(2), 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Burte, V. (2018). *Étude des stratégies de mouvement chez les parasitoïdes du genre Trichogramma: apports des techniques d'analyse d'images automatiques*. Université Côte d'Azur.
- Carere, C., & Gherardi, F. (2013). Animal personalities matter for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(1), 5–6. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.006>
- Casas, J., Swarbrick, S., & Murdoch, W. W. (2004). Parasitoid behaviour: predicting field from laboratory. *Ecological Entomology*, 29, 657–665.
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., & Wong, B. B. M. (2012). Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1), 57–62. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.010>
- Charalabidis, A. (2017). *Effect of inter-individual variabilities and intraguild interferences on the foraging strategies of seed-eating carabid species*. Université de Bourgogne France-Comté.
- Cock, M. J. W., van Lenteren, J. C., Brodeur, J., Barratt, B. I. P., Bigler, F., Bolckmans, K., ... Parra, J. R. P. (2010). Do new access and benefit sharing procedures under the convention on biological diversity threaten the future of biological control? *BioControl*, 55(2), 199–218. <https://doi.org/10.1007/s10526-009-9234-9>
- Coelho, A., Rugman-Jones, P. F., Reigada, C., Stouthamer, R., & Parra, J. R. P. (2016). Laboratory performance predicts the success of field releases in inbred lines of the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *PLoS ONE*, 11(1), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146153>
- Collier, T., & Van Steenwyk, R. (2004). A critical evaluation of augmentative biological control. *Biological Control*, 31(2), 245–256. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.05.001>
- Cooper, E. B., Taylor, R. W., Kelley, A. D., Martinig, A. R., Boutin, S., Humphries, M. M., ... McAdam, A. G. (2017). Personality is correlated with natal dispersal in North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behaviour*, 154(9–10), 939–961. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003450>

- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., & Sih, A. (2010). Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1560), 4065–4076. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0176>
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., & Sih, A. (2010). Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1687), 1571–1579. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2128>
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, *7*(8), 734–739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>
- Dammhahn, M., Dingemanse, N. J., Niemelä, P. T., & Réale, D. (2018). Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *72*(3). <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2473-y>
- Dijken, M. J. Van, & Waage, J. K. (1987). Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *43*, 183–192.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., & Drent, P. J. (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *270*(1516), 741–747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Reale, D., & Wright, J. (2009). Behavioural reaction norms : animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, *25*(2), 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2010). Recent models for adaptive personality differences : a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*, 3947–3958. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0221>
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., Anderson Berdal, M., Dalos, J., & Royauté, R. (2019). The heritability of behavior: a meta-analysis. *Journal of Heredity*, *110*(4), 403–410. <https://doi.org/10.1093/jhered/esz023>

- Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2014). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2201>
- Ducatez, S., Legrand, D., Chaput-Bardy, A., Stevens, V. M., Fréville, H., & Baguette, M. (2012). Inter-individual variation in movement: is there a mobility syndrome in the large white butterfly *Pieris brassicae*? *Ecological Entomology*, 37(5), 377–385. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01375.x>
- Dutton, A., Cerutti, F., & Bigler, F. (1996). Quality and environmental factors affecting *Trichogramma brassicae* efficiency under field conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81(1), 71–79. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1996.tb02016.x>
- Edgar, R. C. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, 26(19), 2460–2461. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461>
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387–400. <https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>
- Eisele, I., & Meyhöfer, R. (2014). Adding “personality” to biocontrol: characterization and suitability of microsatellites for sibship reconstruction in the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae*. *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9643-2>
- European Food Safety Authority. (2014). Scientific opinion on the pest categorisation of *Helicoverpa armigera* (Hübner). <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2014.3833>
- Fauvergue, X., Rusch, A., Barret, M., Bardin, M., Jacquin-Joly, E., Malausa, T., & Lannou, C. (2020). *Biocontrôle : éléments pour une protection agroécologique des cultures* (Quae).
- Fauvergue, X., Vercken, E., Malausa, T., & Hufbauer, R. A. (2012). The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary Applications*, 5(5), 424–443. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00272.x>
- Flanders, S. E. (1937). Notes on the life history and anatomy of *Trichogramma*. *Annals of the Entomological Society of America*, 30(2), 304–308.
- Flatt, T., & Heyland, A. (2011). *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. OUP Oxford.

- Food and Agriculture Organization. (2010). *Feeding the world in 2050*. Rome: Food and Agriculture Organization. (Vol. 62).
- Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Daley, M. J., Le, A. N., & Skalski, G. T. (2001). Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist*, *158*(2), 124–135. <https://doi.org/10.1086/321307>
- Gaillard, J., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J. D., Trouvilliez, J., & Clobert, J. (1989). An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, *56*(1), 59–76.
- Giunti, G., Canale, A., Messing, R. H., Donati, E., Stefanini, C., Michaud, J. P., & Benelli, G. (2015). Parasitoid learning: current knowledge and implications for biological control. *Biological Control*, *90*, 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.007>
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press.
- Godfray, H. C. J. (2016). Four decades of parasitoid science. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *159*, 135–146. <https://doi.org/10.1111/eea.12413>
- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., ... Toulmin, C. (2010). Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, *327*, 812–818. Retrieved from [10.1126/science.1185383](https://doi.org/10.1126/science.1185383)
- Gomes, E., Desouhant, E., & Amat, I. (2019). Evidence for risk-taking behavioural types and potential effects on resource acquisition in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, *154*, 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.002>
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, *127*(1), 45–86. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, *8*, 69–75.
- Gu, H., Hughes, J., & Dorn, S. (2006). Trade-off between mobility and fitness in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae). *Ecological Entomology*, *31*(1), 68–74. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2006.00761.x>
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., ... Petit, R. J.

- (2011). Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*, 11(4), 591–611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., & Barta, Z. (2011). Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705), 628–633. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1326>
- Hartig, F. (2019). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=DHARMA>
- Hassan, S. A. (1993). The mass rearing and utilization of *Trichogramma* to control lepidopterous pests, achievements and outlook. *Pesticide Science*, 37, 387–391.
- Hawltzky, N. (1992). La lutte biologique à l'aide de Trichogrammes. *Le Courrier de La Cellule Environnement*, 16, 1–21. Retrieved from <http://www7.inra.fr/lecourrier/assets/C16Hawltzky.pdf>
- Hayes, B. J., Bowman, P. J., Chamberlain, A. J., & Goddard, M. E. (2009). Invited review: Genomic selection in dairy cattle: progress and challenges. *Journal of Dairy Science*, 92(2), 433–443. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1646>
- Heimpel, G. E., & de Boer, J. G. (2008). Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53(1), 209–230. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093441>
- Hopper, K. R., Roush, R. T., & Powell, W. (1993a). Management of genetics of biological-control introductions. *Annual Review of Entomology*, 38, 27–51.
- Hopper, K. R., Roush, R. T., & Powell, W. (1993b). Management of genetics of biological-control introductions. *Annual Review of Entomology*, 38, 27–51.
- International Plant Protection Convention. (1996). *Code of conduct for the import and release of exotic biological control agents*.
- Johnson, J. C., & Sih, A. (2005). Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(4), 390–396. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0943-5>
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., ... Coulson, T. (2008). Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11(7), 664–673. <https://doi.org/10.1111/j.1461->

0248.2008.01187.x

- Jourdheuil, P., Grison, P., & Fraval, A. (1991). La lutte biologique : un aperçu historique. *Courrier de La Cellule Environnement de l'INRA*, 15, 37–60.
- Kapranas, A., & Tena, A. (2015). Encyrtid parasitoids of soft scale insects: biology , behavior, and their use in biological control. *Annual Review of Entomology*, 60, 195–211. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021053>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2019). factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=factoextra>
- Khan, S., Yousuf, M., & Ikram, M. (2020). Morphometric based differentiation among *Trichogramma* spp. *PLoS ONE*, 15(8), 1–41. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236422>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(7), 925–935.
- Kortet, R., Rantala, M. J., & Hedrick, A. (2007). Boldness in anti-predator behaviour and immune defence in field crickets. *Evolutionary Ecology Research*, 9(1), 185–197.
- Krackow, S. (2003). Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*). *Ethology*, 109(8), 671–689. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00913.x>
- Kralj-Fišer, S., Sanguino Mostajo, G. A., Preik, O., Pekár, S., & Schneider, J. M. (2013). Assortative mating by aggressiveness type in orb weaving spiders. *Behavioral Ecology*, 24(4), 824–831. <https://doi.org/10.1093/beheco/art030>
- Kralj-Fišer, S., & Schneider, J. M. (2012). Individual behavioural consistency and plasticity in an urban spider. *Animal Behaviour*, 84(1), 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.032>
- Kralj-fiser, S., & Schuett, W. (2014). Studying personality variation in invertebrates: why bother ? *Animal Behaviour*, 91, 41–52. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.02.016>
- Kruitwagen, A., Beukeboom, L. W., & Wertheim, B. (2018). Optimization of native biocontrol agents, with parasitoids of the invasive pest *Drosophila suzukii* as an example.

*Evolutionary Applications*, 11(9), 1473–1497. <https://doi.org/10.1111/eva.12648>

- Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175–201.
- Lartigue, S., Yalaoui, M., Belliard, J., Caravel, C., Jeandroz, L., Groussier, G., ... Moreau, J. (2020). Consistent variations in personality traits and their potential for genetic improvement of biocontrol agents: *Trichogramma evanescens* as a case study. *Peer Community In Ecology*, 1–26. <https://doi.org/https://doi.org/10.1101/2020.08.21.257881>  
Posted:
- Laubu, C. (2018). *Emotions et personnalité : au cœur des décisions chez un poisson monogame*. Université de Bourgogne Franche-Comté.
- Le, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leung, K., Ras, E., Ferguson, K. B., Ariëns, S., Babendreier, D., Bijma, P., ... Pannebakker, B. A. (2020). Next-generation biological control: the need for integrating genetics and genomics. *Biological Reviews*, 95(6), 1838–1854. <https://doi.org/10.1111/brv.12641>
- Lirakis, M., & Magalhães, S. (2019). Does experimental evolution produce better biological control agents? A critical review of the evidence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 167(7), 584–597. <https://doi.org/10.1111/eea.12815>
- Lommen, S. T. E., Jong, P. W. De, & Pannebakker, B. A. (2017). It is time to bridge the gap between exploring and exploiting : prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimize arthropods for augmentative pest control – a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168, 108–123. <https://doi.org/10.1111/eea.12510>
- Lü, X., & Han, S. (2016). Isolation and characterisation of 26 polymorphic microsatellite markers for the parasitoid wasp *Trichogramma dendrolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Biocontrol Science and Technology*, 26(7), 1020–1024. <https://doi.org/DOI:10.1080/09583157.2016.1174769>
- Malausa, T., Gilles, A., Megléczy, E., Blanquart, H., Duthoy, S., Costedoat, C., ... Martin, J.-F. (2011). High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. *Molecular Ecology Resources*, 11, 638–644. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02992.x>

- Marohasy, J. (1998). The design and interpretation of host-specificity tests for weed biological control with particular reference to insect behaviour. *Biocontrol*, *19*(1), 13–21.
- Mazué, G. P. F., Dechaume-Moncharmont, F. X., & Godin, J. G. J. (2015). Boldness-exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behavioral Ecology*, *26*(3), 900–908. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv030>
- Megléczy, E., Pech, N., Gilles, A., Dubut, V., Hingamp, P., Trilles, A., ... Martin, J. F. (2014). QDD version 3.1: a user-friendly computer program for microsatellite selection and primer design revisited: experimental validation of variables determining genotyping success rate. *Molecular Ecology Resources*, *14*(6), 1302–1313. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12271>
- Michalko, R., Pekár, S., & Entling, M. H. (2019). An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. *Oecologia*, *189*(1), 21–36. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4313-1>
- Mills, N. J., & Kean, J. M. (2010). Behavioral studies, molecular approaches, and modeling: methodological contributions to biological control success. *Biological Control*, *52*(3), 255–262. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.03.018>
- Mills, N. J., & Wajnberg, E. (2008). Optimal foraging behaviour and efficient biological control methods. *Behavioural Ecology of Insect Parasitoids—From Theoretical Approaches to Field Applications*, 3–30.
- Ministère de la transition écologique et solidaire. (2018). *Plan Ecophyto II+*.
- Modlmeier, A. P., Keiser, C. N., Wright, C. M., Lichtenstein, J. L. L., & Pruitt, J. N. (2015). Integrating animal personality into insect population and community ecology. *Current Opinion in Insect Science*, *9*, 77–85. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.03.008>
- Monceau, K., Dechaume-Moncharmont, F. X., Moreau, J., Lucas, C., Capoduro, R., Motreuil, S., & Moret, Y. (2017). Personality, immune response and reproductive success: an appraisal of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, *86*, 932–942. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12684>
- Montiglio, P. O., Dammhahn, M., Dubuc Messier, G., & Réale, D. (2018). The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast

- continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7). <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2526-2>
- Moscicki, M. K., & Hurd, P. L. (2015). Sex, boldness and stress experience affect convict cichlid, *Amatitlania nigrofasciata*, open field behaviour. *Animal Behaviour*, 107, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.027>
- Mostafalou, S., & Abdollahi, M. (2013). Pesticides and human chronic diseases; evidences, mechanisms, and perspectives. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 268(2), 157–177. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2013.01.025>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85, 935–956. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x>
- Nelson, J. M., & Roitberg, B. D. (1995). Flexible patch time allocation by the leafminer parasitoid, *Opius dimidiatus*. *Ecological Entomology*, 20(3), 245–252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1995.tb00454.x>
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01), 31. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Oztemiz, S. (2008). Natural parasitism rate of *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and its release efficacy against the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) in the Cukurova region, Turkey. *Entomological News*, 119(1), 19–33. [https://doi.org/10.3157/0013-872X\(2008\)119\[19:NPROTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3157/0013-872X(2008)119[19:NPROTE]2.0.CO;2)
- Pervin, L. A., & John, O. P. (1999). *Handbook of personality Theory and Research (second edition)* (Guilford).
- Peters, R. H. (1986). *The ecological implications of body size (Vol. 2)*. (Cambridge).
- Pintureau, B. (1993). Morphometric analysis of the genus *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in Europe. *The Canadian Entomologist*, 125(2), 367–378. <https://doi.org/10.4039/Ent125367-2>
- Plecas, M., Gagi, V., Jankovic, M., Petrovic-Obradovic, O., Kavallieratos, N. G., Tomanovic, Z., ... Cetkovic, A. (2014). Landscape composition and configuration influence cereal aphid – parasitoid – hyperparasitoid interactions and biological control differentially

- across years. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 183, 1–10.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.016>
- Querino, R. B., Zucchi, R. A., & Pinto, J. D. (2010). Systematics of the Trichogrammatidae ( Hymenoptera: Chalcidoidea ) with a focus on the genera attacking Lepidoptera.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9110-0>
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Raymond, L., Ortiz-martínez, S. A., & Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *BIOLOGICAL CONTROL*, 90, 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.011>
- Reale, D., & Dingemanse, N. J. (2012). Animal Personality. In *eLS. John Wiley & Sons* (pp. 1–8). Chichester. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023570>
- Réale, D., & Dingemanse, N. J. (2010). Personality and individual social specialisation. In *Social behaviour: genes, ecology and evolution* (pp. 417–441).
- Réale, D., Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., & Wright, J. (2010). Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(November). <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 365(1560), 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Ricklefs, R. E., & Wikelski, M. (2002). The physiology/life-history nexus. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 17(10), 462–468.
- Roitberg, B. D. (2007). Why pest management needs behavioral ecology and vice versa. *Entomological Research*, 37, 14–18. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2007.00045.x>
- Roitberg, B. D., Boivin, G., & Vet, L. E. M. (2001). Fitness, parasitoids, and biological control:

- an opinion. *The Canadian Entomologist*, 133, 429–438.
- Roitberg, B. D., & Mangel, M. (1988). On the evolutionary ecology of marking pheromones. *Evolutionary Ecology*, 2(4), 289–315. <https://doi.org/10.1007/BF02207562>
- Royauté, R., Berdal, M. A., Garrison, C. R., & Dochtermann, N. A. (2018). PACELESS life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72–64.
- Royauté, R., Buddle, C. M., & Vincent, C. (2015). Under the influence: sublethal exposure to an insecticide affects personality expression in a jumping spider. *Functional Ecology*, 29(7), 962–970. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12413>
- Royauté, R., & Pruitt, J. N. (2015). Varying predator personalities generates contrasting prey communities in an agroecosystem. *Ecology*, 96(11), 2902–2911. <https://doi.org/10.1890/14-2424.1.sm>
- Russo, J., & Pintureau, B. (1981). Etude biométrique du dimorphisme sexuel chez *Trichogramma maidis* et *T. nubillale* (Hym. Trichogrammatidae). *Bulletin Mensuel de La Société Linnéenne de Lyon*, 6, 193–201.
- Salt, G. (1940). Experimental studies in insect parasitism. VII. The effects of different hosts on the parasite *Trichogramma evanescens* Westw. (Hym. Chalcidoidea.). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 15(10–12), 81–95.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 676–682.
- Schöller, M., & Hassan, S. A. (2001). Comparative biology and life tables of *Trichogramma evanescens* and *T. cacoeciae* with *Ephestia elutella* as host at four constant temperatures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98(1), 35–40. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00754.x>
- Schtickzelle, N., Joiris, A., Van Dyck, H., & Baguette, M. (2007). Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 1–15. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-4>
- Sforza, R. (2010). Recherche et évaluation des candidats pour la lutte biologique classique. In *La lutte biologique. Vers de nouveaux équilibres écologiques* (Quae-Educa, pp. 280–285).

- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*(7), 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, *15*, 278–289. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x>
- Smith, S. M. (1996). Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology*, *41*, 375–406.
- Stamps, J. (2007). Growth-mortality tradeoffs and “personal traits” in animals. *Ecology Letters*, (August). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stirling, D. G., Reale, D., & Roff, D. A. (2002). Selection, structure and the heritability of behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, *15*, 277–289.
- Suty, L. (2010). *La lutte biologique: vers de nouveaux équilibres écologiques* (Editions Q).
- Tabone, E., Bardon, C., Desneux, N., & Wajnberg, E. (2010). Parasitism of different *Trichogramma* species and strains on *Plutella xylostella* L. on greenhouse cauliflower. *Journal of Pest Science*, *83*(3), 251–256. <https://doi.org/10.1007/s10340-010-0292-7>
- Thibierge, J. (2015). Mise en œuvre du biocontrôle par les agriculteurs : retour d’expérience sur le succès du trichogramme contre la pyrale du maïs. Quels enseignements pour développer de nouvelles solutions ? *Innovations Agronomiques*, *46*, 95–104.
- Thiery, D. (2008). Les Tordeuses nuisibles à la vigne. *Féret Publication*, 2–54.
- Thiéry, D., Delbac, L., Villemant, C., & Moreau, J. (2011). Control of grape berry moth larvae using parasitoids: should it be developed? *Integrated Protection and Production in Viticulture IOBC/Wrps Bulletin*, *67*, 189–196.
- Thomson, L. J., & Hoffmann, A. A. (2002). Laboratory fecundity as predictor of field success in *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Economic Entomology*, *95*(5), 912–917. <https://doi.org/10.1093/jee/95.5.912>
- Tremmel, M., & Müller, C. (2013). Insect personality depends on environmental conditions. *Behavioral Ecology*, *24*(2), 386–392. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars175>

- UIPP. (2014). Biocontrôle : un marché en croissance.
- van Alphen, J. J. M., & Bernstein, C. (2008). Information acquisition, information processing, and patch time allocation in insect parasitoids. *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids*, 172–192.
- van Baalen, M., & Hemerik, L. (2008). Parasitoid fitness: from a simple idea to an intricate concept. In *Behavioral ecology of insect parasitoids*.
- van Lenteren, J. C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
- van Lenteren, J. C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W. J., & Urbaneja, A. (2018). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 63(1), 39–59. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9801-4>
- van Ooers, K., & Sinn, D. L. (2011). Toward a basis for the phenotypic gambit: advances in the evolutionary genetics of animal personalities. In *From genes to animal behavior* (pp. 165–183). Springer, Tokyo.
- Waage, J. (1990). Ecological theory and the selection of biological control agents. In *Critical issues in biological control* (pp. 135–157). Andover, Hants: Intercept, 1990.
- Waage, J. K., & Ming, S. S. (1984). The reproductive strategy of a parasitic wasp: I. Optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology*, 53(2), 401–412. [https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2007.00905\\_3.x](https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2007.00905_3.x)
- Wajnberg, E. (2004). Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how? In *Genetics, Evolution and Biological Control*.
- Wajnberg, E. (2009). Genetics of the behavioral ecology of egg parasitoids. In *Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma* (pp. 149–165). Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9110-0>
- Wajnberg, E., Bernstein, C., & Alphen, J. J. M. Van. (2008). *Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Blackwell Publishing.
- Wajnberg, E., & Cristiana, M. (1999). Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, 68, 121–133.

- Wajnberg, E., Curty, C., & Jervis, M. (2012). Intra-population genetic variation in the temporal pattern of egg maturation in a parasitoid wasp. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045915>
- Wajnberg, E., Roitberg, B. D., & Boivin, G. (2016). Using optimality models to improve the efficacy of parasitoids in biological control programmes. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158, 2–16. <https://doi.org/10.1111/eea.12378>
- Wiersma, P., Muñoz-Garcia, A., Walker, A., & Williams, J. B. (2007). Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(22), 9340–9345. <https://doi.org/10.1073/pnas.0702212104>
- Wikelski, M., Spinney, L., Schelsky, W., Scheuerlein, A., & Gwinner, E. (2003). Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1531), 2383–2388. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2500>
- Wolf, M., Van Doorn, G. S., Leimar, O., & Weissing, F. J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447(7144), 581–584. <https://doi.org/10.1038/nature05835>
- Wolf, M., & Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 3959–3968. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0215>
- Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452–461. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>
- Zboralski, A., Vilarelle, M., Colombel, E., Tabone, E., & Vercken, E. (2016). Density-dependent dispersal in biological control agents: a reflexion on the side-effects of mass-rearing conditions. *BioControl*, 61(1), 13–22. <https://doi.org/10.1007/s10526-015-9696-x>