

**ÉCOLE DOCTORALE SSBCV : SANTÉ, SCIENCES BIOLOGIQUES ET
CHIMIE DU VIVANT**

INSTITUT DE RECHERCHE SUR LA BIOLOGIE DE L'INSECTE

THÈSE présentée par :
Rihab MOHAMAD

Soutenue le : 22 octobre 2012

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François-Rabelais, Tours**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie

**Compétition intra- et interspécifique chez
deux parasitoïdes sympatriques :
résolution des conflits et conséquences sur
les stratégies d'exploitation des hôtes**

THÈSE dirigée par :

M. Monge Jean-Paul

Professeur, université François-Rabelais, Tours

Co encadrée par :

Mme. Goubault Marlène

Maître de Conférences, université François-Rabelais, Tours

RAPPORTEURS :

M. Desouhant Emmanuel

Professeur, université USB Lyon 1

M. Hardy Ian C.W.

Associate Professor, university of Nottingham

JURY :

M. Desouhant Emmanuel

Professeur, université USB Lyon 1

M. Hardy Ian C.W.

Associate Professor, university of Nottingham, GB

M. Hemptinne Jean-Louis

Professeur, université de Toulouse

Mme. Goubault Marlène

Maître de Conférences, université François-Rabelais, Tours

M. Monge Jean-Paul

Professeur, université François - Rabelais, Tours

Je dédie ce modeste travail, à mon pays **Syrie** en témoignage de l'amour et du respect pour
toujours



Remerciements

Je profite de ces quelques lignes pour adresser mes sincères remerciements à toutes les personnes qui m'ont aidé à faire cette thèse et sans leur intervention tout ceci n'aurait pas été possible.

Je tiens tout d'abord à remercier **Jean-Paul Monge** pour avoir été mon directeur de thèse et pour m'avoir fait confiance dans tout ce que j'ai entrepris au cours de ma thèse et pour son soutien scientifique et humain. Je tiens également à remercier **Marlène Goubault** pour m'avoir co-encadré et toujours soutenu au cours de ces dernières années. Je n'oublierai jamais toutes ses interventions pour me soutenir à propos de mes résultats et de toutes les perspectives qu'ils ouvraient. Ses nombreux conseils et sa disponibilité ont permis la réalisation de ce travail.

Je souhaite avant tout remercier l'ensemble des membres de mon Jury, **Jean-Louis Hemptinne** et en particulier **Emmanuel Desouhant** et **Ian C.W. Hardy** qui m'ont fait l'honneur d'être rapporteurs de ma thèse. Je tiens également à remercier **Eric Wajnberg** qui nous a aidés à analyser les données de la dernière publication.

Je voudrais remercier également le directeur de l'IRBI, **Jean-Paul Monge** pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire. Merci aussi à **Jérôme Casas** pour m'avoir accueilli dans son équipe.

Je souhaite aussi remercier les membres de **mon comité de thèse** : **David Girom**, **Emmanuel Desouhant**, **Joan van Baaren** et **Nathalie Mondy**, pour leurs conseils fructueux.

Un grand merci à tous ceux qui ont directement participé à ce travail. Tout d'abord, merci à **Guy Bourdais** pour son aide technique et à **Fabrice Vannier** pour s'être occupé des élevages des insectes. Un grand merci aux stagiaires de M1: **Kévin Brizion**, **Mathilde Dallongeville**, **Mathieu Galvez-Lacaze**, pour leur aide précieuse dans les expériences amenées. Enfin, merci à **Aicha Belloufi** et **Séverine Pinard** pour leur soutien moral ces dernières années.

Je voudrais également remercier tous les autres doctorants avec qui j'ai partagé mon bureau pendant ma thèse, en particulier, **Gaëlle Bimbard** et **Mélanie Body**. Merci pour votre amitié, votre soutien et la bonne humeur qui a toujours régné au sein de ces bureaux.

Je remercie tout le personnel de l'**IRBI**. Je souhaite aussi remercier **Sonia Dourlot** pour avoir nous aider à faire des belles photos de nos parasitopides.

Un grand merci à l'**Université Al-Baath/Syrie** qui a financé mes études en master et en Doctorat et à tous mes amis syriens en Syrie et en France et dans tout le monde entier.

Je remercie tout particulièrement tous les membres de ma famille et belle famille qui me soutiennent et m'encouragent depuis toujours.

Enfin, une énorme merci pour mes filles **Timaa** et **Petra** et mon amoureux **Firas** qui me rendent la vie tellement belle et agréable. Je destine ces mots en témoignage de l'amour, et de ma profonde et éternelle gratitude que je leurs porte en ma reconnaissance par leurs soutiens, je ne les remercierai jamais assez, pour tout ce qu'ils m'ont fait.



Résumé en français

Quand deux espèces exploitent la même niche écologique, elles entrent en compétition. Cette compétition interspécifique peut conduire à l'exclusion de l'une d'entre elles. Toutefois, il est possible qu'un équilibre s'installe et que les deux espèces coexistent en sympatrie.

Eupelmus vuilleti et *Dinarmus basalis* sont deux espèces de parasitoïdes solitaires, exploitant la même niche écologique, les larves et les nymphes de *Callosobruchus maculatus* un coléoptère séminivore. En situation de **compétition par exploitation**, les femelles de *D. basalis* rejettent les hôtes parasités par *E. vuilleti* alors que celles d'*E. vuilleti* acceptent ceux parasités par *D. basalis*, voire les recherchent et les préfèrent aux hôtes sains. De surcroît, à ces capacités de multiparasitisme est associé un comportement d'ovicide et de larvicide. Ainsi *E. vuilleti* présente les caractéristiques d'une espèce dominante, potentiellement capable d'exclure *D. basalis*. Aussi, nous nous sommes demandés comment *D. basalis* peut se maintenir dans la même niche écologique qu'*E. vuilleti*, comme cela est observé dans certaines zones africaines ?

Ce travail de thèse nous apporte des informations sur les stratégies comportementales des femelles parasitoïdes d'*E. vuilleti* et de *D. basalis*, lorsqu'elles exploitent un hôte ou un patch en présence d'autres femelles conspécifiques ou interspécifiques (i.e. **compétition par interférence**). En présence de compétitrices, les femelles des deux espèces expriment des comportements agonistiques. Leur but est de protéger leurs ressources et donc leurs descendants pour augmenter leurs chances de survie. Par ailleurs, les femelles modifient leurs stratégies d'exploitation des hôtes ainsi que leur temps de résidence dans les patch en fonction de leur état physiologique, de la qualité des hôtes rencontrés (i.e. acceptation/rejet d'hôtes sains ou parasités) et du niveau de compétition (i.e. présence/absence d'une compétitrice et contacts avec la rivale). Nous avons également mis en évidence l'effet de différents facteurs modifiant la valeur placée dans la ressource (i.e. hôte), la capacité à obtenir et à garder une ressource et le statut de propriétaire sur l'intensité et la résolution des conflits. Toutefois, la résolution des conflits est principalement influencée par la valeur que les femelles placent dans la ressource.

Nous montrons finalement que dans les conditions de compétition interspécifique directe, les femelles de *D. basalis* sont plus agressives : elles empêchent leurs compétitrices d'accéder aux hôtes en les gardant un certain temps et font du self-superparasitisme pour augmenter leur

gain en fitness. Au contraire, les femelles d'*E. vuilleti* s'éloignent et attendent pour finalement revenir multiparasiter et souvent détruire de l'œuf de la compétitrice après le départ de cette dernière. La stratégie de *D. basalis* semble permettre de maintenir des populations importantes au sein des greniers. En conséquence, la coexistence de ces deux espèces est le résultat d'un équilibre entre les stratégies adoptées par les femelles dans ces deux situations de compétition.

Mots-clés : Écologie comportementale, compétition par interférence, kleptoparasitoïde, ovicide, comportements agonistiques entre femelles, coexistence, temps de résidence dans les patches, *Eupelmus vuilleti*, *Dinarmus basalis*, *Callosobruchus maculatus*.

Résumé en anglais

When two species exploit the same ecological niche, interspecific competition may lead to the exclusion of one of them. For the two species to co-exist, resource exploitation strategies developed by both species must somehow counter-balance each other.

Eupelmus vuilleti and *Dinarmus basalis* are two solitary parasitoid species exploiting the same hosts, larvae and pupae of *Callosobruchus maculatus*. In tropical Africa, this coleopteran species is an important pest attacking cowpea seeds stored in granaries. Within these relatively closed storage systems, hosts can be abundant and parasitoid populations may highly fluctuate, potentially leading to high intra- and interspecific competition levels. When confronted to already parasitized hosts (i.e. **exploitative competition**), *D. basalis* females tend to avoid superparasitism and multiparasitism. In contrast, *E. vuilleti* females tend to accept parasitized hosts, even sometimes preferring them to healthy hosts. They also often commit ovicide before ovipositing. *Eupelmus vuilleti* therefore seems to be dominant and potentially able to exclude *D. basalis*. Here, we aim at understanding how *E. vuilleti* and *D. basalis* can coexist when in sympatry. More particularly, we investigate the behavioral strategies adopted by females of both species when exploiting the resource (i.e. host) in presence of a competitor female (conspecific or interspecific) (i.e. **interference competition**).

When exploiting a host in presence of a competitor female, *E. vuilleti* and *D. basalis* females display agonistic behaviors in order to defend the hosts or the patch that they are exploiting. Additionally, they modify their host exploitation strategies and patch residence time in relation to their physiological status, the quality of the hosts encountered (i.e. ovipositions or host rejections) and the competition level (i.e. presence/absence and aggressive interactions with the opponent females). Moreover, we highlight the effect of certain factors affecting the competitive abilities of females, the value that they place on the resource (i.e. host) and their ownership status on females' aggressiveness and contest resolution. Our study reveals that contest resolution is mainly influenced by the value that contestants place on the resource.

Finally, under interspecific direct competition, *D. basalis* females tend to outcompete *E. vuilleti* females: they are more aggressive, protect actively the hosts that they exploit and do more of self-superparasitism. In contrast, *E. vuilleti* females adopt a waiting strategy, waiting for the opponent female's departure to multiparasitize hosts after committing an ovicide.

Thus, *E. vuilleti* seems to mainly invest in the exploitation of already-parasitized hosts whereas *D. basalis* mainly invests in host defense. Thus, both species seem to show counterbalancing strategies which could promote their coexistence in nature and granaries.

Key-words: Behavioral ecology, contest competition, kleptoparasitoid, ovicide, agonistic behaviors between females, coexistence, patch residence time, *Eupelmus vuilleti*, *Dinarmus basalis*, *Callosobruchus maculatus*.

Table des matières

Introduction générale	15
La compétition chez les parasitoïdes.....	17
Contexte de l'étude, objectif de la thèse et plan du mémoire.....	20
Chapitre 1 La compétition pour l'accès aux ressources : stratégies et conséquences adaptatives	24
Compétition intraspécifique	26
La compétition par exploitation	26
La compétition par interférence	27
Facteurs influençant l'issue des combats	28
Compétition interspécifique	32
Stratégies d'exploitation des patches	33
Influence des caractéristiques du patch sur les stratégies de ponte.....	33
Influence des caractéristiques du patch sur le temps de résidence dans les patches	34
Compétition et coexistence	37
Chapitre 2 Présentation du système tritrophique	40
Présentation du système tritrophique	41
La plante : <i>Vigna unguiculata</i> (Walp).....	42
Description	42
Cycle biologique et stockage.....	43
Importance agronomique et alimentaire du Niébé	43
Le phytophage (hôte) : <i>Callosobruchus maculatus</i> (Fab).....	44
Description	44
Cycle biologique	45
Condition d'élevage au laboratoire	46
Les parasitoïdes	46
<i>Eupelmus vuilleti</i>	46
<i>Dinarmus basalis</i>	49
Condition d'élevage des deux espèces de parasitoïdes au laboratoire	51
Chapitre 3 Les stratégies comportementales des femelles en situation de compétition intraspécifique	53
Contexte de l'étude.....	54

Effet de la valeur de la ressource (effet de la qualité de l'habitat précédent et de la charge en œufs) et le statut propriétaire sur l'agressivité et l'issue des combats chez <i>Eupelmus vuilleti</i>	55
ARTICLE 1	57
Can subjective resource value affect aggressiveness and contest outcome in parasitoid wasps?	57
Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène	57
Effet de la valeur subjective de la ressource sur l'agressivité et l'issue des conflits chez une guêpe parasitoïde.....	58
Abstract	60
Introduction	61
Methods	64
Results	67
Discussion	72
Conclusion.....	76
References	76
ARTICLE 2	82
Wait or fight? Ownership asymmetry affects contest behaviors in a parasitoid wasp.	82
Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène	82
Se battre ou attendre ? Effet de l'asymétrie au niveau du statut de propriétaire sur les stratégies comportementales d'une guêpe parasitoïde	83
Abstract	85
Introduction	86
Methods	88
Results	91
Discussion	95
Conclusion.....	99
References	100
Effet de la valeur de la ressource (effet de la qualité de l'habitat précédent et de la charge en œufs) et le statut propriétaire sur l'agressivité et l'issue des combats chez <i>Dinarmus basalis</i>	106
ARTICLE 3	108

Do resource value and ownership status affect intensity and resolution of contests in a parasitoid wasp?	108
Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène	108
Effet de la valeur de la ressource et du statut de propriétaire sur la résolution des conflits chez un insecte parasitoïde.	109
Abstract	111
Introduction	112
Materials and Methods	114
Results	117
Discussion	123
Conclusion.....	128
References	128
Chapitre 4 Stratégies des femelles en situation de compétition interspécifique	135
Contexte de l'étude.....	137
ARTICLE 4	139
Agonistic interactions and their implications for parasitoid species coexistence	139
Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène	139
Les combats permettent-ils à deux espèces parasitoïdes de coexister?.....	140
Abstract	142
Introduction	143
Materials and methods	146
Results	148
Discussion	154
Conclusion.....	158
References	158
ARTICLE 5	167
Patch exploitation strategies under interspecific direct competition in parasitoid wasps	167
Mohamad Rihab, Wajnberg Eric, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène	167
Stratégies d'exploitation des patches en situation de compétition interspécifique directe entre deux espèces de guêpes parasitoïdes	168
Abstract	171
Introduction	172
Materials and methods	175

Results	180
Discussion	187
References	191
Discussion générale & Perspectives	197
Conséquence de la présence de femelles compétitrices	198
Facteurs influençant la résolution des conflits	199
Les facteurs influençant (RV) sont plus importants que les facteurs influençant (RHP) pour déterminer l'issue des conflits	200
Mécanismes d'estimation de la valeur subjective de la ressource : RV.....	201
Influence du taux d'hormones circulant (JH et/ou ecdysteroïdes) sur la résolution des conflits.....	204
La plasticité comportementale lors des confrontations	205
Compétition et coexistence	207
Bibliographie.....	212

Liste des tableaux

Tableau 1 : Résumé de certaines propriétés biologiques et des stratégies comportementales de <i>D. basalis</i> et d' <i>E. vuilleti</i>	21
Tableau 2 : Exemples de facteurs qui favorisent la coexistence d'espèces animales partageant la même ressource	38
Tableau 3 : Bilan des différences connues entre <i>E. vuilleti</i> et <i>D. basalis</i>	209

Liste des figures

Figure 1 : Cycle de développement d'un parasitoïde solitaire	19
Figure 2 : la probabilité qu'un individu gagne la compétition en fonction de ses capacités relatives de combat (RHP) par rapport à l'adversaire (d'après Leimar & Enquist 1984).	29
Figure 3 : Probabilité qu'un individu gagne la compétition en fonction de son estimation de la valeur de la ressource (d'après Leimar & Enquist 1984).	30
Figure 4 : Probabilité qu'un individu gagne la compétition en fonction de son statut de résidence et de sa taille par rapport à l'adversaire (d'après Field & Calbert 1999).	32
Figure 5 : <i>Vigna unguiculata</i> (Walp).	42
Figure 6 : Greniers traditionnels de stockage du niébé au Niger.	44
Figure 7 : <i>Callosobruchus maculatus</i> adultes : (a) femelle (b) mâle (Grossissement : x18)..	45
Figure 8 : <i>Eupelmus vuilleti</i> adulte femelle (Grossissement : x16).....	47
Figure 9 : <i>Dinarmus basalis</i> adulte femelle (Grossissement : x16).	50
Figure 10 : Cage d'élevage des parasitoïdes	52
Figure 11 : Comportement « coup de pattes » d'une femelle <i>E. vuilleti</i> envers une conspécifique.....	198
Figure 12 : la probabilité qu'une femelle gagne la compétition en fonction de sa charge en œufs et de la qualité de l'habitat précédent rencontré par cette femelle (d'après nos résultats). Cette probabilité est estimée entre niveaux: 0 la femelle perd, 1 femelle gagne.	201
Figure 13 : Répartition mondiale de <i>D. basalis</i> et <i>E. vuilleti</i>	207

Introduction générale



La lutte biologique est l'un des moyens de protection des cultures contre les phytophages qui, bien qu'ancienne, devient une alternative aux autres méthodes de protection. La signification coutumière de cette expression est l'utilisation des ennemis naturels des ravageurs afin de réduire leurs populations à des niveaux rendant tolérables les pertes économiques qu'ils entraînent (Kumar 1991). Les ennemis naturels sont habituellement des auxiliaires parmi lesquels on compte des insectes entomophages (parasites ou prédateurs), des acariens entomophages ou des agents pathogènes des ravageurs.

Les méthodes de lutte biologique à l'aide d'insectes parasitoïdes s'avèrent être un moyen efficace de protection des plantes cultivées. L'utilisation des parasitoïdes en lutte biologique offre plusieurs avantages : ils ont une bonne capacité de dispersion et de découverte de l'hôte, une bonne capacité à s'établir dans un habitat donné, ils sont très sécuritaires pour la santé des utilisateurs et des consommateurs, ils respectent l'environnement et ils ont, pour la plupart, une grande spécificité (Boivin 2001).

Pour autant, il existe encore des limites à la mise en œuvre de cette méthode de phytoprotection dont, par exemple, la compétition intra- et/ou interspécifique (Wajnberg and Ris 2007). Aussi il est préconisé d'étudier la communauté des parasites/prédateurs des ravageurs avant l'introduction d'auxiliaires pour en déterminer les conséquences. Parfois, des expérimentations doivent également être menées, en laboratoire, pour identifier les conséquences de la compétition intra- et interspécifique pour l'accès aux hôtes (Wajnberg and Ris 2007).

La théorie de l'approvisionnement optimal (Optimal Foraging Theory, Charnov 1976), tout comme d'autres modèles, détermine comment un animal doit se comporter afin de maximiser sa fitness (Charnov 1976a; Parker and Stuart 1976). Ce modèle prédit donc la stratégie optimale d'exploitation d'une ressource qu'un individu devrait adopter lorsqu'il exploite seul l'environnement. Or, dès que plusieurs individus exploitent la même ressource et que celle-ci est en quantité limitée, ils entrent en **compétition**. Ainsi, la stratégie optimale employée par un individu dépendra des stratégies employées par les autres individus (Maynard Smith 1974). La compétition peut apparaître aussi bien entre individus de la même espèce qu'entre individus d'espèces différentes (i.e. situation de compétition intraspécifique et interspécifique, respectivement). La compétition peut intervenir sous deux formes : la **compétition par exploitation**, où la simple exploitation d'une ressource par des individus réduit sa disponibilité pour les concurrents et la **compétition par interférence**, lorsque les individus exploitent simultanément et interagissent directement pour l'accès à la ressource disputée.

La compétition chez les parasitoïdes

Les insectes parasitoïdes (voir encart 1) se reproduisent en pondant leurs œufs sur d'autres organismes appelé hôtes. Ces hôtes représentent alors la seule ressource nutritive disponible pour le développement de la larve (Godfray 1994). La qualité de l'hôte influence donc directement le succès de développement de la larve parasitoïde. La fitness des femelles parasitoïdes dépend donc de leurs capacités à localiser précisément et rapidement des hôtes de bonne qualité. Ceci est d'autant plus important qu'elles sont en situation de compétition et que les hôtes se trouvent en quantité limitée (Godfray 1994).

Chez les parasitoïdes, contrairement aux prédateurs, l'hôte (= proie) reste disponible pour des compétiteurs qui peuvent tenter à leur tour de le parasiter. La présence de plusieurs individus sur un même hôte va induire une compétition. Elle est tout particulièrement exacerbée chez les espèces solitaires, puisqu'une seule larve, au mieux, peut effectuer son développement complet sur un hôte. La ponte sur un hôte déjà parasité entraîne alors l'élimination des individus surnuméraires lors des combats larvaires et/ou par suppression physiologique (Fisher 1961; Wai and Fujii 1990). Le superparasitisme et le multiparasitisme (voir encart 1 pour les définitions) peuvent donc être à l'origine de la perte d'une partie de la descendance.

Plusieurs facteurs sont décrits comme pouvant être à l'origine du superparasitisme, Van Lenteren (1976, 1981) suggère :

1. La femelle pond plusieurs œufs successivement au cours d'un même acte de ponte, mais très souvent un seul œuf est émis par acte de ponte.
2. La femelle ne reconnaît pas les hôtes parasités. Cependant, la reconnaissance intraspécifique est fréquemment décrite chez les hyménoptères.
3. La femelle dépose un second œuf durant la période nécessaire à la mise en place du marquage permettant l'évitement du superparasitisme ou du multiparasitisme. Or, les marquages (surtout les marquages externes) sont souvent immédiatement perceptibles.
4. La tendance à pondre augmente lorsque les femelles n'ont pas rencontré d'hôtes adéquats pour la ponte depuis une longue période (van Lenteren 1976; van Lenteren 1981).

ENCART 1 : Qu'est ce que un parasitoïde ?

Le parasitisme, association entre deux organismes vivants dont l'un héberge l'autre et le nourrit, est un mode de vie très commun chez les arthropodes. Mais lorsqu'il entraîne la mort de leur hôte, les parasites sont nommés parasitoïdes et parmi ces derniers on trouve de très nombreuses espèces d'insectes qui pondent leurs œufs sur ou dans le corps d'autres organismes. Les hyménoptères parasitoïdes peuvent être regroupés dans plusieurs sous catégories en fonction de deux paramètres : les modalités de l'installation du parasitisme et le type d'hôte attaqué:

- La localisation du parasitoïde en développement par rapport à son hôte. Les espèces qui pondent leurs œufs dans des hôtes et se développent à l'intérieur même de l'hôte sont nommées **endoparasitoïdes**, alors que celles qui se développent à la surface, voire à côté de l'hôte sont nommées **ectoparasitoïdes**.

- Une espèce parasitoïde est dite **grégaire** si plusieurs individus conspécifiques peuvent se développer sur un même hôte, et **solitaire** lorsqu'un seul individu peut se développer par hôte (figure- 1). Deux situations particulières peuvent être rencontrées quand il y a parasitisme d'un même hôte par un nombre de parasitoïdes supérieur à celui dont cet hôte peut assurer le développement (Doutt 1964). Si les individus sont conspécifiques, on parle de superparasitisme, et plus précisément de self-superparasitisme quand les individus ont été pondus par la même femelle. Si les individus sont allospécifiques, on parle de multiparasitisme (Smith 1916).

- Tous les stades de développement des insectes (œuf, larve, nymphe et adulte) peuvent potentiellement être attaqués par une ou plusieurs espèces de parasitoïdes. Le degré de spécificité varie beaucoup selon l'espèce, qui peut être strictement monophage, oligophage ou polyphage.

- Si l'une des caractéristiques d'un parasitoïde est qu'il tue son hôte, la mort de ce dernier peut intervenir au début ou à la fin du développement de la larve parasitoïde. Ceux qui tuent ou paralysent définitivement leur hôte dès la ponte sont nommés **idiobiontes**. Les parasitoïdes qui laissent leur hôte se développer après la ponte sont nommés **koïnobiontes** (Askew and Shaw 1986). La plupart des koïnobiontes sont des endoparasitoïdes, la mort de l'hôte survient généralement lors de l'émergence des parasitoïdes adultes.

- De plus, selon la maturation des ovocytes, il existe deux types de parasitoïdes : les espèces pro-ovigéniques et les espèces synovigéniques (Flanders 1950; Jervis and Kidd 1986). Chez

des espèces **pro-ovigéniques**, la maturation de la quasi-totalité des ovocytes a lieu durant le développement larvaire. Ces femelles se caractérisent par un nombre élevé d'ovocytes de petite taille dès l'émergence. Au contraire, les femelles **synovigéniques** n'ont produit, au moment de l'émergence, qu'un faible nombre d'ovocytes mûrs et de plus grande taille, la maturation de ces ovocytes s'effectue au cours de la vie imaginale.

Le succès reproducteur d'un parasitoïde va dépendre de sa capacité à franchir 5 étapes successives (Figure : 1) : 1 - la localisation de l'habitat de l'hôte, 2 - la localisation de l'hôte, 3 - l'acceptation de l'hôte caractérisée par l'identification et la discrimination de la qualité de l'hôte (espèce, taille, stade de développement et statut parasitaire), 4 - développement larvaire et émergence de l'hôte. Un parasitoïde susceptible d'être utilisé dans la régulation d'insectes nuisibles est un parasitoïde capable de s'affranchir des barrières présentes à chaque étape et de maximiser les chances de survie de sa descendance (Doutt et al. 1976).

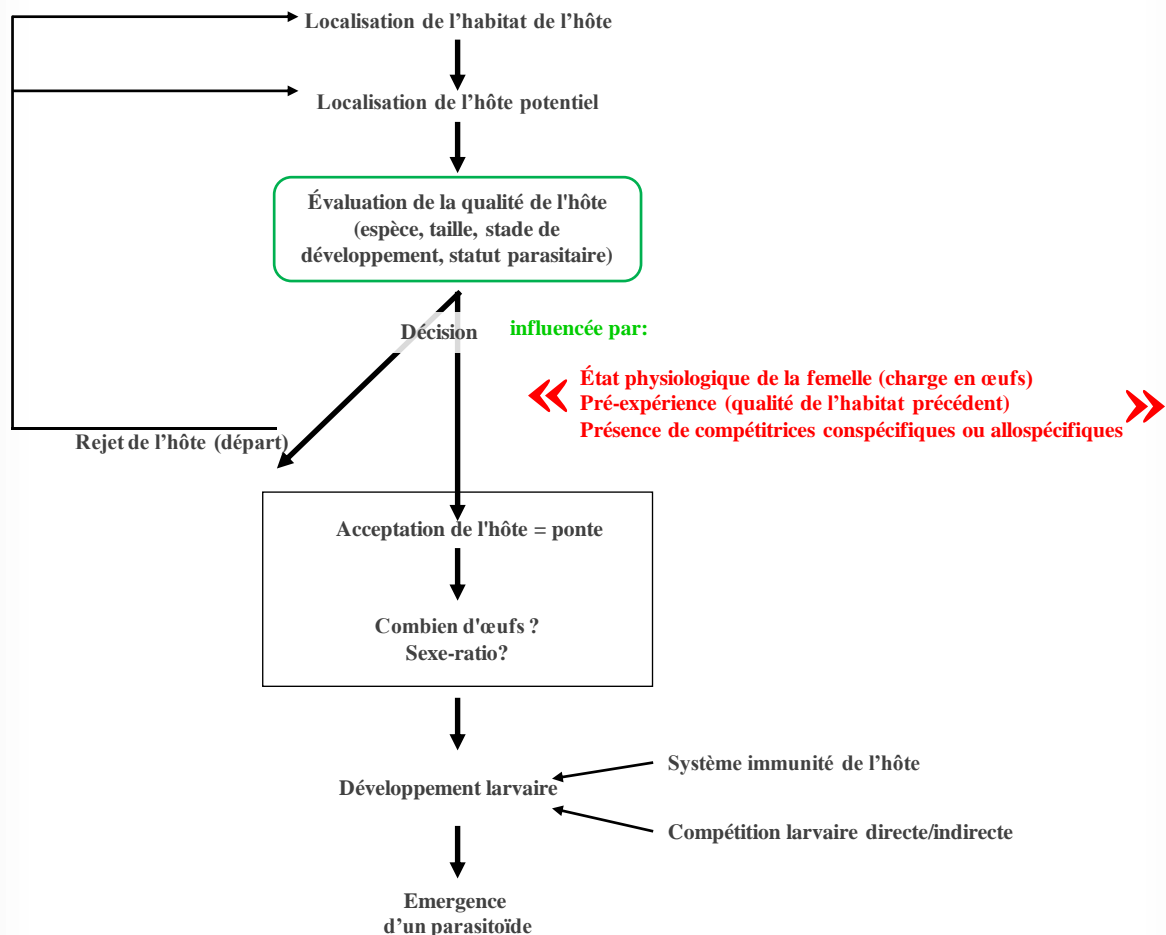


Figure 1 : Cycle de développement d'un parasitoïde solitaire

Les insectes parasitoïdes font face à deux contraintes qui n'existent pas chez les prédateurs, le parasitoïde peut parasiter un hôte déjà parasité par lui-même (self-superparasitisme) et l'hôte parasité peut être attaqué par des parasitoïdes compétiteurs (superparasitisme conspécifique) (Godfray 1994). Donc, les femelles parasitoïdes qui cherchent des sites de ponte capables d'assurer les meilleures chances de développement de leur descendance vont entrer en compétition. Cette compétition peut avoir lieu entre les femelles conspécifiques ou allospécifiques sous deux formes : la **compétition par exploitation**, et la **compétition par interférence** (chapitre 1). Ces interactions compétitives participent à la structuration des dynamiques des populations du système hôte-parasitoïde (Visser et al. 1999)

Contexte de l'étude, objectif de la thèse et plan du mémoire

Eupelmus vuilleti Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) et *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) sont deux ectoparasitoïdes solitaires, synovigéniques, sympatriques, se développant aux dépens des larves et nymphes de *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae), un coléoptère séminivore ravageur des graines de Niébé (*Vigna unguiculata* Walp), légumineuse largement cultivée en Afrique tropicale (Monge and Huignard 1991). Durant l'année, les parasitoïdes *E. vuilleti* et *D. basalis* évoluent dans des environnements ayant des caractéristiques très différentes :

Dans les champs, durant la période de culture : les graines sont semées au début de la saison des pluies, fleurissent deux mois plus tard et fructifient jusqu'à la saison sèche (période qui dure de deux à trois mois). Assez rapidement les bruches pondent sur les jeunes gousses et deux semaines plus tard les femelles parasitoïdes peuvent pondre. Les hôtes sont d'abord rares puis deviennent plus abondants.

En condition de stockage : à l'intérieur des greniers, le nombre d'hôtes sains et parasités évolue de façon importante durant la période de stockage (Monge and Huignard 1991; Jaloux et al. 2004). Les générations de parasitoïdes peuvent se succéder pendant au moins six mois.

L'écosystème strict : Les parasitoïdes s'évadent des greniers. Ils peuvent soit attendre la prochaine période de culture, en restant dans la nature, soit chercher des hôtes alternatifs dans les graines des variétés sauvages de *V. unguiculata* ou d'autres légumineuses pourraient constituer les seuls hôtes disponibles, soit revenir dans les greniers.

Les greniers constituent des systèmes relativement clos, au sein desquels le nombre d'hôtes sains et parasités évolue de façon importante. En conséquence, les populations des deux espèces de parasitoïdes fluctuent fortement, pouvant entraîner une compétition intra- et

interspécifique importante. Lorsque ces deux espèces sont simultanément présentes, chacune d'elle présente des stratégies propres répondant à ces différents niveaux de compétition et qui lui permettent de persister durant le stockage.

Les études menées sur ces deux espèces ont montré qu'elles ont des caractéristiques biologiques et des stratégies comportementales différentes (Tableau 1). En condition de stockage (grenier) et en absence de compétition interspécifique, *D. basalis* montre une activité parasitaire plus importante qu'*E. vuilleti* provoquant une forte diminution de la densité des hôtes. A la génération suivante, les populations de *D. basalis* émergentes sont plus importantes que celles d'*E. vuilleti* (Monge et al. 1995). *D. basalis* pourrait sembler être un bon candidat comme agent de lutte biologique (Huignard 1996). Toutefois, lorsque les deux espèces se retrouvent ensemble, la densité de *D. basalis* est moins importante que celle d'*E. vuilleti* (Monge et al. 1995). Ce résultat peut s'expliquer par la différence de stratégie des femelles en situation de compétition par exploitation: *D. basalis* tend à rejeter les hôtes parasités par des femelles conspécifiques et allospécifiques alors qu'*E. vuilleti* les accepte, voire les cherche activement, et les préfère aux hôtes sains (van Alebeek 1991; Monge et al. 1995; Jaloux et al. 2004). De surcroît, à ces capacités de multiparasitisme cette espèce associe un comportement d'ovicide et de larvicide. (Leveque et al. 1993; Gauthier et al. 1999). Ainsi, *E. vuilleti* a les caractéristiques d'une espèce qui devrait exclure *D. basalis*. La question majeure abordée dans cette étude est donc : comment *D. basalis* peut-il se maintenir dans la même niche écologique qu'*E. vuilleti*?

Tableau 1 : Résumé de certaines propriétés biologiques et des stratégies comportementales de *D. basalis* et d'*E. vuilleti*

Propriété biologique / Stratégie comportementale	<i>D. basalis</i>	<i>E. vuilleti</i>	Source bibliographique
Taux de parasitisme	++	+	(Monge and Cortesero 1996)
Fécondité de la femelle	++ (136 œufs)	+	(Sanon 1997; Mondedji et al. 2002)
Superparasitisme / multiparasitisme	-	++	(van Alebeek 1991; Monge et al. 1995; Jaloux 2004),
Kleptoparasitisme ¹ et ovicide	-	++	(Leveque et al. 1993; van Alebeek et al. 1993; Jaloux et al. 2004)
Compétition par interférence : interactions agonistiques	?	?	?

¹ Le kleptoparasitoïde peut utiliser les orifices déjà forés par une autre femelle pour accéder à l'hôte, voir chapitre 2.

Le tableau 1 montre que l'ensemble des études ont concerné les stratégies comportementales des femelles des deux espèces en situation de compétition par exploitation. Aucune donnée n'est disponible dans la littérature sur les stratégies de ces deux espèces en situation de compétition par interférence, alors que des observations préliminaires semblent indiquer que les femelles des deux espèces peuvent exprimer des comportements agonistiques envers des concurrentes conspécifiques et allospécifiques. Ce travail est donc consacré à l'étude des stratégies des femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* en situation de compétition par interférence intra- et interspécifique dans le but de déterminer si ces stratégies permettent de contrebalancer la dominance d'*E. vuilleti* en situation de compétition par exploitation.

Nos travaux sont présentés sous la forme d'articles et ce mémoire comporte quatre chapitres. Nous allons tout d'abord présenter dans le **premier chapitre** une synthèse bibliographique sur la compétition par interférence, ses aspects et les facteurs qui peuvent influencer sur l'issue des combats. Dans cette partie, nous présenterons également les stratégies d'exploitation des patches² et l'implication de la compétition par interférence sur la coexistence des espèces.

Dans le second chapitre, nous présenterons de manière détaillée le système tritrophique utilisé dans notre étude, à savoir les deux parasitoïdes *E. vuilleti* et *D. basalis*, l'hôte *C. maculatus* et la plante (Niébé : *V. unguiculata*).

Le **troisième chapitre** sera consacré à l'étude des stratégies comportementales des femelles en présence de femelles conspécifiques (compétition intraspécifique par interférence). Nous étudierons les stratégies des femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* face à des compétitrices conspécifiques et les comportements agonistiques qu'elles expriment dans le but de protéger les hôtes qu'elles exploitent. Nous présenterons plus particulièrement l'effet de la valeur de la ressource (i.e. la qualité de l'habitat précédent et le nombre d'œufs en rétention) et du statut de propriétaire (l'intervalle de temps entre l'arrivée des deux femelles sur le même hôte) sur l'intensité et la résolution des conflits chez *E. vuilleti* dans Les **articles 1, 2** et chez *D. basalis* dans l'**article 3**.

Les stratégies comportementales des femelles en présence d'allospécifiques (compétition interspécifique par interférence) seront présentées dans le **quatrième chapitre**. Nous aborderons d'abord la capacité des femelles de *D. basalis* et d'*E. vuilleti* à protéger directement leurs hôtes (et donc leur progéniture) face à des compétitrices de l'autre espèce

² Un patch se définit ici comme un ensemble de ressources isolé dans l'espace des autres ressources disponibles dans l'environnement.

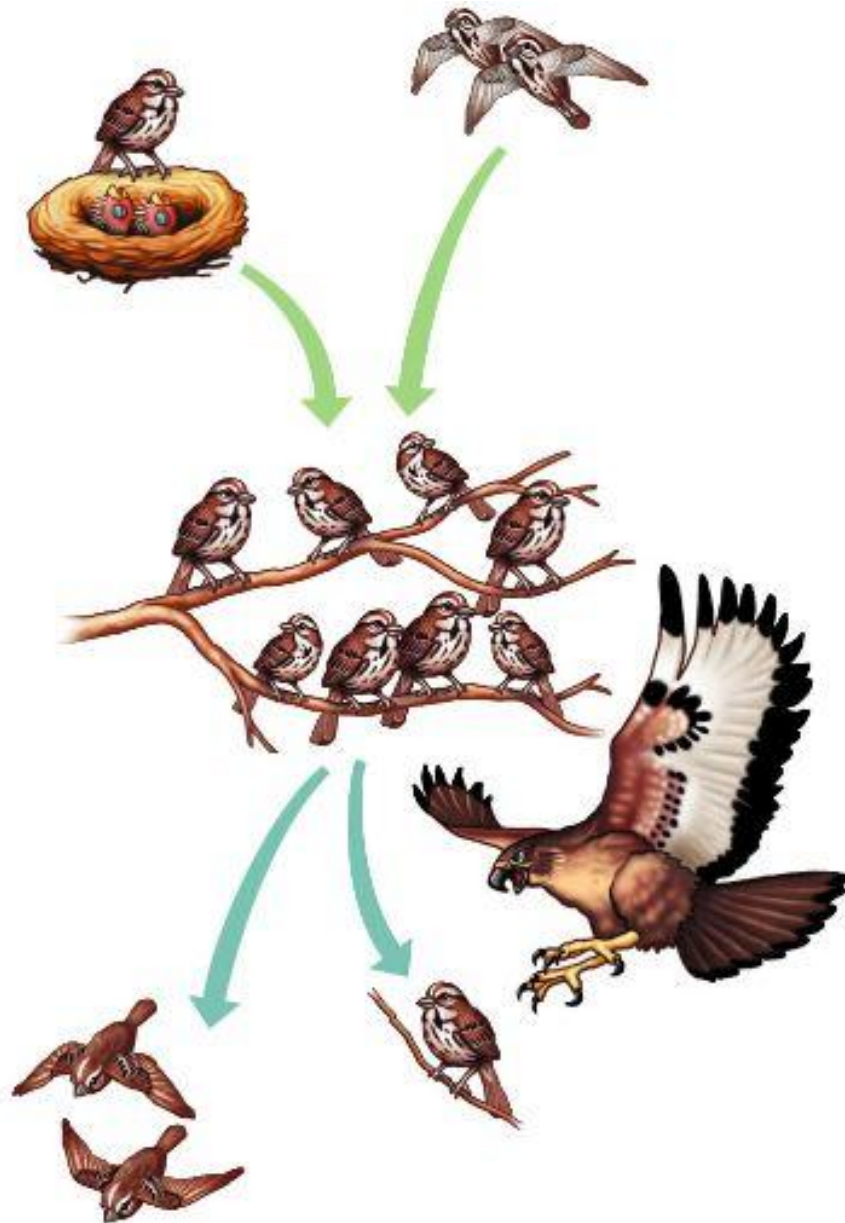
puis l'influence de facteurs tels que la qualité de l'habitat précédent, le nombre d'œufs en rétention et le statut de propriétaire sur l'intensité et la résolution de ces conflits (**article 4**).

Ensuite, nous nous intéresserons aux stratégies d'exploitation d'un *patch* d'hôtes en présence d'une concurrente allospécifique (compétition interspécifique par interférence et par exploitation). Dans cette partie, nous étudierons les stratégies comportementales des femelles des deux espèces à une échelle supérieure, celle du patch. Nous essaierons de déterminer les stratégies adoptées par les femelles faisant face au compromis entre protéger leurs descendants et exploiter les hôtes sains restant dans le patch (**article 5**).

Enfin, les différents résultats obtenus seront discutés dans leur ensemble et nous présenterons les perspectives restant à développer.

Chapitre 1

**La compétition pour l'accès aux
ressources : stratégies et conséquences
adaptatives**



Les principaux éléments caractérisant la fitness d'un individu tels que la reproduction et la longévité de l'adulte peuvent être affectés par plusieurs facteurs (Kozowski 1992). Ces facteurs peuvent être regroupés en différentes catégories comme les facteurs abiotiques (i.e. le changement climatique, García and Arroyo 2001), ou les facteurs biotiques liés à la ressource (i.e. la privation ou l'accès à la nourriture, Eliopoulos et al. 2003). Les facteurs biotiques peuvent également être liés à la présence d'organismes de la même espèce ou d'espèces différentes, qui exercent sur l'individu une compétition, une prédation ou un parasitisme (Richner et al. 1993). Ici, on s'intéresse surtout à la compétition pour l'accès aux ressources (nourriture, abris/sites de reproduction, partenaires sexuels...).

Compétition intraspécifique

Les individus d'une même espèce ont les mêmes besoins pour survivre et se reproduire. De ce fait, ils cherchent et exploitent les mêmes ressources (site de nourriture, partenaire sexuel, abris, etc), ce qui les conduit à entrer en compétition. Ce phénomène est d'autant plus marqué que la population est dense ou que les ressources sont rares. Il y a deux types de compétition : celle par exploitation et celle par interférence.

La compétition par exploitation

Elle se produit lorsque les individus n'interagissent pas directement entre eux (Krebs and Davies 1993). Lors de l'exploitation du patch, chaque individu diminue la quantité des ressources disponibles pour les autres du simple fait de son exploitation. Plus le nombre des compétiteurs ayant fréquenté un patch augmente, plus la quantité de ressources disponibles pour chaque nouvel arrivant diminue. L'exploitation des patches par un organisme (prédateur, parasite) engendre un gain pour cet organisme. Dans la perspective de maximiser ce gain, cet organisme recherchera sur les patches de bonne qualité, c'est-à-dire riches en ressources. Mais plus le nombre de compétiteurs dans un patch riche augmente, plus la part que chacun pourra obtenir diminuera jusqu'à devenir équivalente à ce qui est disponible dans le patch pauvre. Alors, il pourra être profitable aux nouveaux arrivants de commencer à exploiter ce patch pauvre (Sutherland 1996). Chez les parasitoïdes, la compétition par exploitation a lieu quand une femelle parasitoïde exploite **seule** un hôte ou un patch préalablement exploité par des femelles conspécifiques. Dans ce fait, la femelle perçoit la situation de compétition de manière indirecte, essentiellement par la rencontre d'hôtes déjà parasités. Dans ce cas, ces hôtes sont soit acceptés, soit rejetés (Figure : 1). Lorsqu'il y a acceptation, il s'agit de

superparasitisme. Mais, parfois, la femelle peut détruire la ponte de la femelle précédente avant d'y déposer la sienne. On parle alors d'ovicide si la ponte précédente est au stade œuf ou de larvicide si elle est au stade larvaire. Le choix entre ponte ou rejet, dépend de plusieurs paramètres comme la qualité des hôtes, la qualité du patch (Godfray 1994), l'état physiologique des femelles (dont la charge en œufs), et leur expérience (Sirot et al. 1997)).

La compétition par interférence

Dans la nature, il arrive souvent que les animaux interfèrent avec leurs compétiteurs dans l'exploitation de la ressource. On parle alors de **compétition par interférence** (Sutherland 1996). Ce type de compétition peut s'ajouter à la compétition par exploitation dans le cas où les individus défendent la ressource qu'ils sont parvenus à obtenir.

La compétition par interférence entre deux ou plusieurs individus pour l'accès à une ressource est très fréquente dans le règne animal. Cela a pour conséquence de réduire l'accessibilité de cette ressource dans une zone particulière (Duquet 1993). La ressource convoitée peut être de différents types : nourriture (e.g. Blanckenhorn 1991; Chapman and Kramer 1996), partenaires sexuels (e.g. Jennings et al. 2004), sites de pontes (e.g. Lindström 1992; Moore and Greeff 2003), territoires (e.g. Krebs 1982; Tobias 1997) ou encore abris (e.g. Dowds and Elwood 1985; Elwood et al. 2006). Un des mécanismes les plus communs de défense d'une ressource est d'empêcher les individus indésirables de s'en approcher (Godfray 1994). Les conflits entre les animaux peuvent s'exprimer sous différentes formes. On peut observer des conflits se réglant par une simple démonstration non violente, « sans contact » (Davies 1978) ou par une démonstration violente (i.e. avec blessures), qui peut même entraîner la mort de l'un des individus (Enquist and Leimar 1990). A nouveau, la compétition par interférence peut être intraspécifique ou interspécifique.

De la même façon, les femelles parasitoïdes peuvent entrer en conflit pour défendre leurs hôtes, Des combats physiques entre les femelles ont été décrits chez différentes espèces, par exemple, *Venturia canescens* (Hughes et al. 1994), *Pachycrepoideus vindemmiae* (Goubault et al. 2007a), *Trissolcus basalus* (Field and Calbert 1999) ainsi que chez plusieurs espèces de Bethyloïdés (Petersen and Hardy 1996; Pérez-Lachaud et al. 2002; Goubault et al. 2006). Au cours de ces combats, les femelles peuvent se donner des coups d'antennes, se mordre ou se battre avec leurs ailes (Godfray 1994). Ces attaques peuvent engendrer des blessures importantes et même parfois la mort de l'une des opposantes, notamment en situation de

compétition interspécifique (Pérez-Lachaud et al. 2002; Batchelor et al. 2005; Batchelor et al. 2006). A ces interactions directes s'ajoutent des interactions indirectes se traduisant par une modification des modes d'exploitation des hôtes (fréquence du superparasitisme (Visser et al. 1990), allocation des sexes (Hamilton 1967) et temps de résidence dans les patches (van Alphen and Visser 1990)) par rapport à une situation où les femelles prospectent seules.

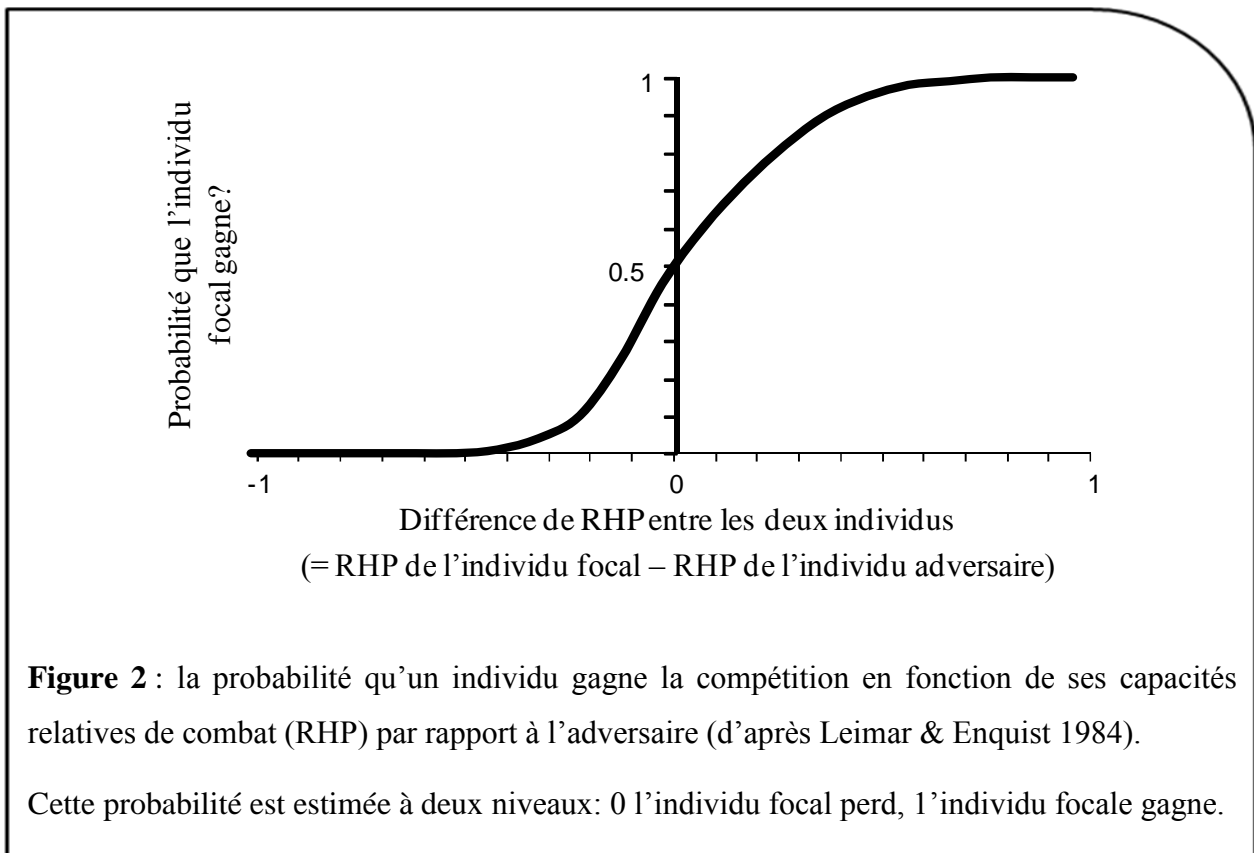
Facteurs influençant l'issue des combats

Il arrive parfois que les différents compétiteurs n'aient pas les mêmes aptitudes à la compétition. Il se crée alors une **asymétrie** dans la compétition et un individu peut avoir un avantage sur un autre. Cette asymétrie peut avoir un impact sur les interactions directes entre les individus et sur l'issue des combats (Maynard Smith and Parker 1976). L'intensité et la résolution de ces conflits peut être prédite en se basant sur l'existence d'asymétries entre les opposants : plus l'asymétrie entre les individus est importante, moins les rencontres sont violentes, en étant généralement résolues rapidement sur la base de cette asymétrie. Les principales asymétries sont groupées en deux grandes catégories : elles peuvent être corrélées soit aux capacités de combat, soit à la valeur de la ressource (Maynard Smith 1974; Maynard Smith and Parker 1976). Dans certaines études, il est fait référence à un troisième type d'asymétrie qui est le statut de résident (Maynard Smith and Parker 1976; Leimar and Enquist 1984).

*Asymétrie dans les **capacités de combat** ("Resource-Holding Potential" ou RHP)*

La capacité d'un individu à se battre, (Holding Potential, RHP; Maynard Smith 1974; Parker 1974 ; Parker and Rubenstein 1981; Hack et al. 1997), est classiquement influencée par des facteurs intrinsèques de l'animal comme sa taille ou son poids (Whitehouse 1997; Riechert 1998; Archer and Thanzami 2007), son statut énergétique ou la taille de son armement (Andersson and Iwasa 1996). De surcroît, la capacité à combattre peut être influencée par des facteurs extrinsèques comme la position de l'individu par rapport à la ressource (Leimar and Enquist 1984). Un certain nombre de facteurs influençant la résolution des conflits ont déjà été mis en évidence chez certaines guêpes parasitoïdes. On peut par exemple citer l'effet de la taille ou du poids des femelles qui influencent leurs capacités compétitrices (comme c'est le cas chez *Goniozus nephantidis* (Petersen and Hardy 1996; Stokkebo and Hardy 2000) et chez *Sycoscapter* sp A (Moore et al. 2008), mais aussi la taille de l'armement (i.e. les individus avec de plus grosses mandibules gagnent comme chez *Sycoscapter* sp (Moore et al. 2008)). Les individus ayant de meilleures capacités de combat, i.e. possédant des traits augmentant

leur chance de gagner le conflit (taille, poids, armement, etc., supérieurs à celui de l'adversaire) sont plus enclins à gagner un combat (Parker 1974).

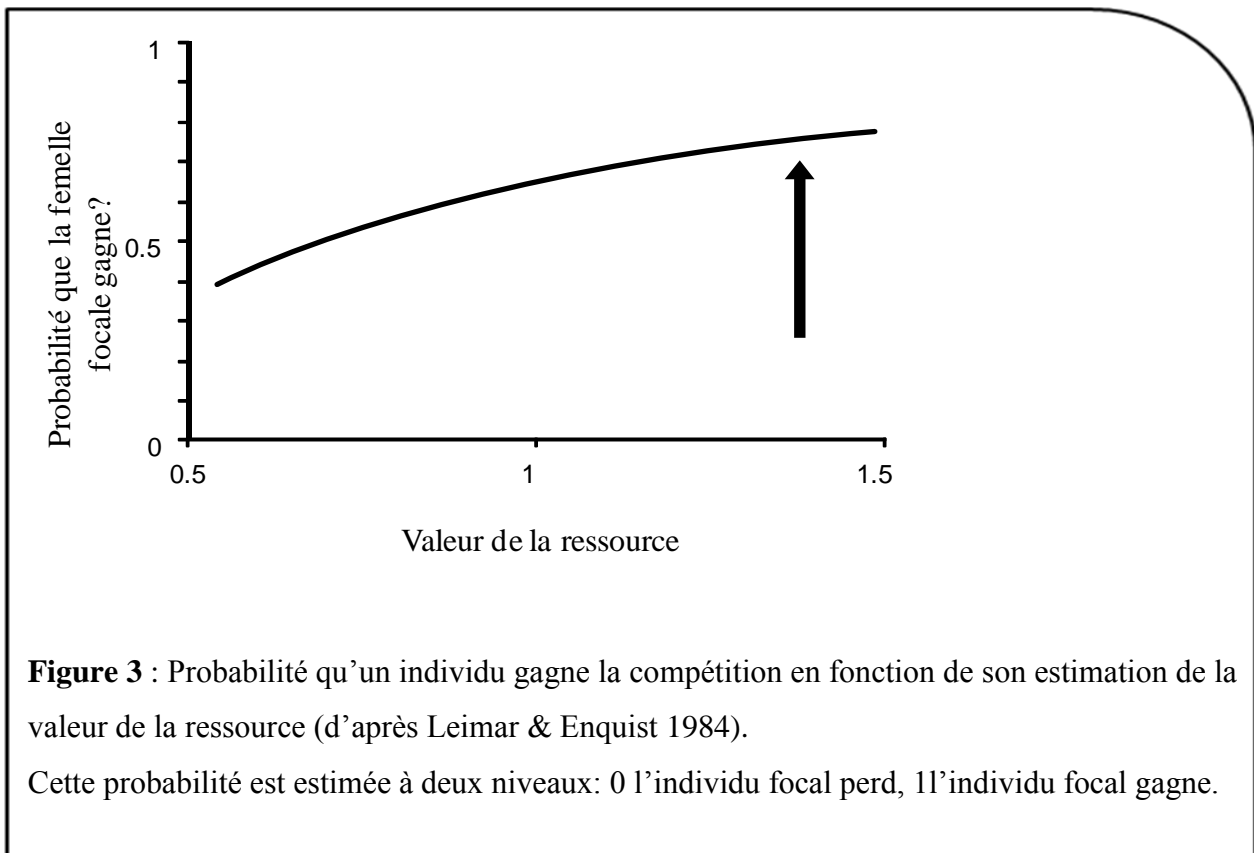


Asymétrie dans la valeur de la ressource ("Resource Value" ou RV)

L'issue des combats peut également être influencée par la valeur que les individus placent dans la ressource (Resource Value, RV; Maynard Smith 1974; Maynard Smith 1982; Hurd 2006; Arnott and Elwood 2008). Les individus plaçant une plus grande valeur dans la ressource sont, en principe, plus motivés pour la remporter et sont plus enclins à gagner un combat (Parker 1974 ; Maynard Smith 1982), Fig. 3).

La valeur de la ressource peut être réelle et dépendre de ses caractéristiques propres comme sa qualité nutritive ou sa taille (Chancellor and Isbell 2008) . Les individus devraient alors se battre davantage lorsque la ressource est de grande qualité (valeur réelle élevée). Cette valeur peut également être subjective (i.e. subjective RV), c'est-à-dire liée à l'état physiologique de l'individu ou à son expérience de la disponibilité en hôtes (Enquist and Leimar 1987; Brown et al. 2006; Brown et al. 2007; Dissanayake et al. 2009). Par exemple, les individus privés d'une ressource (nourriture, partenaires sexuels, sites de pontes) devraient la valoriser plus

fortement que les individus qui y ont récemment eu accès. Ils devraient donc être plus motivés à se battre et avoir une plus forte probabilité de gagner les combats.



Chez les parasitoïdes, l'agressivité des femelles et l'issue des combats peuvent être influencés par les facteurs modifiant la valeur réelle ou subjective de la ressource. Par exemple, la taille de l'hôte (Humphries et al. 2006) (plus l'hôte est grand, plus sa valeur augmente) et le stade de développement atteint par les descendants se développant sur l'hôte peuvent affecter la résolution de combat (Goubault et al. 2007b). Le nombre d'œufs matures que les femelles sont prêtes à pondre (i.e. charge en œufs) influence leur motivation à se battre. Aussi ces femelles remporteraient plus fréquemment les combats. Une charge en œufs élevée conduirait à l'augmentation de la valeur de l'hôte pour les femelles comme cela a été observé chez *G. nephantidis* (Stokkebo and Hardy 2000). Enfin, la qualité de l'habitat précédemment fréquenté par la femelle (riche ou pauvre en hôtes) peut influencer la valeur subjective de l'hôte et en conséquence la résolution des conflits. Pour la femelle, la valeur de l'hôte ou du patch devrait augmenter lorsqu'elle a séjourné dans un habitat pauvre (Enquist and Leimar 1987).

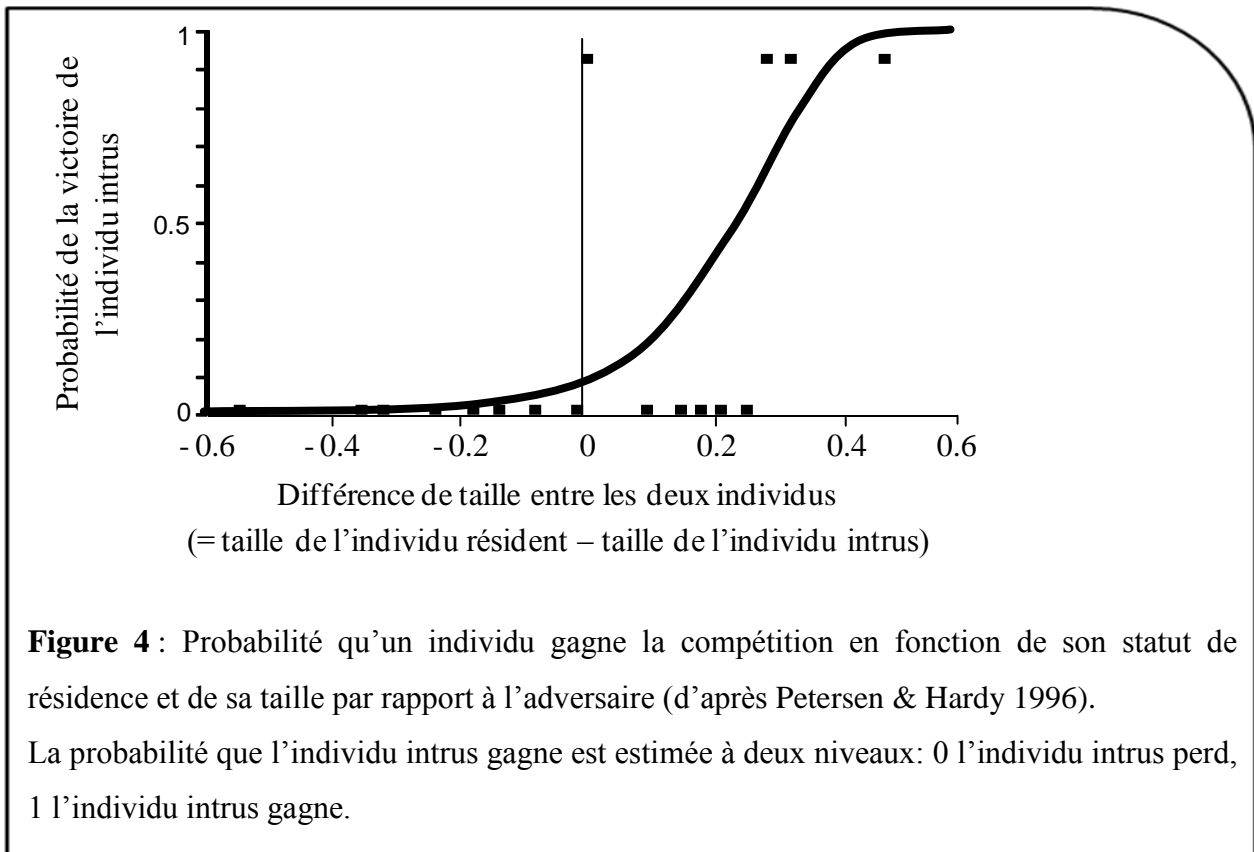
Bien que les effets de la charge en œufs et la qualité de l'habitat précédemment fréquenté par la femelle sur les stratégies d'exploitation des hôtes et du patch soient bien connus (Maynard

Smith and Parker 1976; Leimar and Enquist 1984; Fletcher et al. 1994; Heimpel and Rosenheim 1998), l'effet de ces deux composantes de la valeur subjective de l'hôte sur l'issue des combats chez les parasitoïdes reste peu explorée et les premiers résultats ont été partiellement incompatibles avec les prédictions théoriques de combat (Maynard Smith and Parker 1976; Hammerstein 1981; Leimar and Enquist 1984). D'autres études sont donc nécessaires pour mieux comprendre l'effet de la charge en œufs et de la qualité de l'habitat, lorsqu'ils sont clairement séparés, sur la résolution des conflits.

Asymétrie propriétaire-intrus

Il existe un troisième type d'asymétrie influençant la résolution du conflit : il s'agit de l'asymétrie au niveau du statut de propriétaire conduisant à des conflits entre un individu résident (ou propriétaire) qui possède déjà la ressource et un autre individu, qualifié d'intrus (Maynard Smith and Parker 1976; Leimar and Enquist 1984). Classiquement, ce sont les individus propriétaires qui remportent les combats (Enquist and Leimar 1987; Kokko et al. 2006). Ce qualificatif peut être lié à une convention arbitraire : le premier individu accédant à une ressource sera qualifié de propriétaire et va attaquer le nouvel arrivant (l'intrus) (Maynard Smith and Parker 1976; Maynard Smith 1982). Toutefois cette distinction peut correspondre à une plus forte capacité à se battre (RHP) de l'individu propriétaire, qui par exemple peut être mieux placé pour défendre la ressource (Leimar and Enquist 1984). Ou encore, cet avantage pour l'individu propriétaire peut être lié au fait qu'il place une plus grande valeur dans la ressource en raison, par exemple, d'une meilleure connaissance de sa qualité (Enquist and Leimar 1987; Hack et al. 1997). Toutefois, plus l'asymétrie entre l'individu propriétaire et l'intrus est importante (i.e. la période de résidence du propriétaire est longue), moins les rencontres sont violentes, et prolongées (Maynard Smith 1974; Maynard Smith and Parker 1976; Takeuchi and Honda 2009).

Chez les parasitoïdes, le statut de propriétaire est un facteur important permettant de prédire l'issue des combats car les femelles propriétaires remportent généralement les combats (mais voir Goubault et al. 2006; Bentley et al. 2009) pour une discussion sur les situations où les intruses tendent à gagner face aux résidentes), même si les femelles intruses sont légèrement plus grandes comme cela a déjà été montré chez *G. nephantidis* (Petersen and Hardy 1996).



Compétition interspécifique

La compétition interspécifique correspond à des interactions entre des individus d'espèces différentes. Elle engendre une réduction de la fécondité individuelle, de la survie ou de la croissance résultant de l'exploitation commune des ressources ou de l'interférence avec des individus d'une autre espèce (Begon et al. 1996). On retrouve les deux types de compétition déjà décrites, la compétition par exploitation et la compétition par interférence. La compétition par exploitation se produit lorsque les ressources sont en quantité limitée pour les deux espèces (Begon et al. 1996). La ressource d'abord utilisée par une espèce réduit sa disponibilité pour les individus de l'autre espèce mais les individus ne se rencontrent pas. Dans la compétition par interférence, les individus exploitent ensemble la ressource : l'un essaie d'empêcher l'autre d'accéder à cette ressource de manière directe, souvent par des interactions physiques (combats) (Willason 1981; Tayasu et al. 1996; Morrison 2002; Richards 2002; Houle et al. 2006; Morrison 2006). Lorsque deux populations d'espèces différentes entrent en compétition pour une ressource, il est possible que l'une des deux soit plus affectée que l'autre par ses interactions compétitives. Ce phénomène est appelé compétition asymétrique (Ricklefs and Miller 2005). L'analyse de la compétition par interférence est basée sur les différents types d'asymétrie entre les opposants comme décrit ci-

dessus (asymétries liées à la capacité à se battre, à la valeur de la ressource et au statut de résidence).

La plupart des études sur la compétition interspécifique sont descriptives et concernent rarement plus de deux espèces : l'augmentation de la densité d'une espèce est accompagnée par la diminution de l'autre. Les mécanismes impliqués dans la compétition sont souvent peu connus et peuvent être propres à chaque couple d'espèces en compétition (Duyck 2005). Les traits d'histoire de vie et les stratégies comportementales sont deux déterminants importants de la compétition. Néanmoins, comme pour la compétition intraspécifique, si la compétition interspécifique par exploitation a fait l'objet de très nombreux travaux chez les parasitoïdes, peu d'études se sont intéressées à la compétition interspécifique par interférence (Carton et al. 1991; Pérez-Lachaud et al. 2002; Batchelor et al. 2005).

Stratégies d'exploitation des patches

Pour optimiser leur fitness, les femelles parasitoïdes doivent non seulement optimiser leurs stratégies d'exploitation des hôtes qu'elles rencontrent mais également celle des patches d'hôtes dans leur ensemble. La qualité du patch exploité est fonction non seulement de la quantité et de la qualité des hôtes présents mais aussi du nombre de femelles parasitoïdes exploitant cette même aire (van Alphen and Visser 1990). Selon cette qualité, les femelles parasitoïdes répartissent leurs pontes et leurs temps d'exploitation des patches.

Influence des caractéristiques du patch sur les stratégies de ponte

Des informations issues des hôtes présents dans le patch permettent aux femelles d'évaluer l'évolution de la qualité des hôtes potentiels, et d'y adapter leur comportement de ponte (acceptation ou rejet).

Beaucoup d'études montrent que les parasitoïdes grégaires sont capables d'ajuster la taille de leur ponte en fonction de la taille ou de la qualité des hôtes (Dijken and Waage 1987; van Alphen and Visser 1990). Pour cela, quand la probabilité de trouver des hôtes sains est réduite, les pontes de grande taille et le self-superparasitisme deviennent avantageux chez les parasitoïdes grégaires. De tels résultats ont notamment été observés chez *Trichogramma evanescens* et *Apanteles glomeratus* (van Alphen and Visser 1990). Chez de nombreuses espèces de parasitoïdes solitaires, les femelles sont aussi capables d'estimer la qualité de l'hôte (sain ou parasité) et le nombre d'œufs existant déjà dans l'hôte (van Alphen and Visser 1990). Par exemple, les femelles de *Leptopilina heterotoma* sont capables d'éviter le self-

superparasitisme et de distinguer entre les hôtes contenant des œufs déposés/pondus par la femelle conspécifique et les œufs déposés/pondus par elles-mêmes (Visser et al. 1992b). *Asobara tabida* montre aussi une capacité à estimer le nombre d'œufs présents dans l'hôte (van Alphen and Visser 1990). Le comportement adopté est alors fonction des chances de survie de la descendance sur l'hôte déjà parasité.

De nombreux travaux théoriques et expérimentaux décrivent une augmentation du taux de superparasitisme lorsque la densité de femelles exploitant un même patch augmente (van Alphen and Visser 1990; Visser et al. 1990; Visser et al. 1992b). En fait, les femelles devraient commencer par rejeter les hôtes parasités. Puis, lorsque leur taux de gain tombe sous un certain seuil, elles devraient changer de comportement et se mettre à faire du **superparasitisme conspécifique** (Visser et al. 1990). Le seuil devrait être d'autant plus bas que le nombre de femelles augmente (i.e. que la profitabilité du patch diminue). De plus, contrairement à la situation où les femelles exploitent seules un patch, le **self-superparasitisme** devient avantageux lorsqu'elles sont en groupe car il augmente les chances d'avoir des descendants si ceux-ci se retrouvent en compétition avec les descendants d'une autre femelle (Visser et al. 1990). De ce fait, les femelles devraient rester plus longtemps sur le patch.

Par ailleurs, l'état physiologique de la femelle parasitoïde peut influencer son activité de ponte (Goubault et al. 2005; Outreman et al. 2005). En effet, la charge en œufs (le nombre d'œufs en rétention) est déjà connue pour affecter les stratégies d'exploitation des patches (Fletcher et al. 1994). Les femelles ayant un nombre important d'œufs en rétention devraient être moins sélectives lors de la prise de la décision de ponte que les femelles ayant moins d'œufs en rétention qui devraient choisir les hôtes de bonne qualité (Fletcher et al. 1994). En effet, les femelles devraient faire d'autant plus de parasitisme des hôtes pour maximiser leurs fitness lorsqu'elles disposent d'un temps limité pour parasiter un maximum d'hôtes (Sirot and Bernstein 1997; Sirot et al. 1997).

Influence des caractéristiques du patch sur le temps de résidence dans les patches

De la même façon, que la femelle contrôle la taille de sa ponte, elle optimise également son temps de résidence dans les patches (van Alphen and Galis 1983; van Alphen et al. 1992; Visser et al. 1992b). La plupart des modèles permettant de prédire le temps de résidence dans les patches se sont intéressés au cas où un seul individu exploite le patch (Charnov 1976b; Waage 1979; Iwasa et al. 1981; van Alphen 1992; Driessen et al. 1995). Le temps de

résidence d'un parasitoïde exploitant seul un patch a été bien étudié par les écologistes et plusieurs modèles ont été proposés. Le modèle de Charnov (1976b), connu sous le nom de « Théorème de la valeur marginale » (the marginal value theorem (MVT)), représente un de ces premiers modèles. Ce modèle prédit la durée optimale qu'un individu exploitant seul un patch devrait y passer, et cela dépend de :

(1) la qualité du patch (e.g. nombre d'hôtes sains) ; les individus devraient quitter plus tôt les patches de moindre qualité (Charnov 1976b).

(2) la durée du temps de trajet entre les patches ; les individus devraient rester plus longtemps dans les patches lorsque la distance entre eux augmente (Charnov 1976b)

Cependant, pour que les animaux puissent prendre la décision de quitter le patch, ils doivent posséder une connaissance parfaite de l'environnement notamment en ce qui concerne l'abondance et la distribution des ressources dans l'habitat. Ce premier modèle est difficilement utilisable dans la mesure où il pose l'hypothèse de l'omniscience des parasitoïdes : les animaux possèdent de façon innée toutes les informations nécessaires à la prise d'une décision optimale. Les autres modèles se sont complexifiés avec l'intégration des mécanismes de traitement de l'information, afin de contourner l'hypothèse peu plausible de l'omniscience des parasitoïdes. D'après ces modèles, des mécanismes permettent à ces insectes d'évaluer la qualité des patches mais aussi l'évolution de leur qualité (Waage 1979). De nombreux auteurs ont essayé de comprendre ces mécanismes, appelés « les règles de décision » (Iwasa et al. 1981; Haccou et al. 1991). La pertinence de ce type de règles de décision dépend fortement de la distribution spatiale des hôtes. Selon ces mécanismes, les femelles parasitoïdes entrent dans un patch avec une certaine tendance à y rester qui dépend de sa qualité (Waage 1979). La qualité d'un patch peut par exemple être évaluée sur la base de la concentration en kairomones produites par les hôtes : plus il y a d'hôtes, plus l'intensité du signal est forte et plus les femelles auraient tendance à rester longtemps sur ce patch. Waage (1979) a observé que la tendance du parasitoïde à rester sur le patch diminue au cours du temps et que chaque ponte avait un effet incrémental sur le temps de séjour la femelle prolongeant son séjour sur le patch. Toutefois, ces règles de décision peuvent être décrementales : la ponte a pour effet d'augmenter la tendance de la femelle à quitter le patch (Driessen et al. 1995). Enfin, la rencontre avec des hôtes parasités peut également augmenter la tendance des femelles à quitter le patch (van Alphen 1992). Le modèle de Waage (1979) a alors été complété en y intégrant l'effet de ces rencontres avec des hôtes parasités. La sélection de ces règles de décision (incrémental ou décremental) dépendrait de la distribution naturelle des hôtes (Iwasa et al. 1981; Driessen et al. 1995; van Alphen et al. 2003). Quand les

ressources sont distribuées de façon hétérogènes dans l'environnement, les règles de type incrémental devraient être favorisées (Waage 1979), alors que lorsque leur distribution est plus homogène, les règles de type décrémental devraient être sélectionnés (Driessen et al. 1995).

En outre, l'état physiologique des femelles influence leur tendance à rester (Minkenberg et al. 1992; Outreman et al. 2005). Chez le parasitoïde solitaire *P. vindemmiae*, la stratégie employée par les femelles dépend de leur âge. Ainsi, les femelles les plus âgées ont tendance à rester plus longtemps sur le patch (Goubault et al. 2005). D'autres facteurs modifiant l'état physiologique des femelles telle que la charge en œufs sont connus pour affecter la tendance à rester ou à quitter le patch (Minkenberg et al. 1992; Fletcher et al. 1994). Par exemple, chez *T. basalis*, la femelle ayant une charge en œufs faible tend à rester plus longtemps dans le patch (Field 1998).

De nombreux travaux théoriques et empiriques ont étudié ces phénomènes mais très peu se sont intéressés au cas où plusieurs femelles exploitent simultanément un patch. Pourtant, la présence de femelles compétitrices doit très probablement favoriser la modification des stratégies des femelles. Les interactions agonistiques entre les femelles ont souvent pour conséquence de perturber, et de ce fait d'augmenter, le temps d'exploitation des hôtes. Cela devrait donc augmenter le temps de résidence des femelles dans les patches (Hassell and Southwood 1978; van Alphen 1988; Haccou et al. 2003). De nombreuses études constatent que la majorité du superparasitisme s'observe quand plusieurs femelles exploitent simultanément le patch. Ainsi, pour la première femelle qui quitte le patch, si les autres femelles restent et continuent de l'exploiter, les chances d'obtenir des descendants diminuent à mesure que les congénères superparasitent les hôtes qu'elle avait parasités. De ce fait, les femelles n'auraient jamais intérêt à quitter le patch en premier et une guerre d'usure devrait s'installer entre les femelles (Haccou et al. 2003). Par conséquent, aucune femelle n'a intérêt à partir en premier et le temps d'exploitation du patch augmente parce que les femelles jouent une guerre d'usure (war of attrition; Maynard Smith 1974), en restant sur le patch plus longtemps que les autres compétitrices (van Alphen 1988). Toutefois, lorsque les interactions sont violentes, cela peut conduire à l'exclusion des compétitrices qui quitteraient le patch précocement (Wajnberg et al. 2004; Goubault et al. 2005). Chez les parasitoïdes, lorsque deux ou plusieurs femelles, arrivant sur le patch avec un certain intervalle de temps, exploitent simultanément un patch, l'asymétrie au niveau de la valeur de la ressource, liée à la différence dans l'ordre d'arrivée, devrait être le facteur le plus important pour la résolution des conflits (Haccou and van Alphen 2008). La femelle qui arrive en premier sur le patch devrait rester

plus longtemps que celle arrivant plus tard, en raison d'une asymétrie de la valeur de la ressource (van Alphen and Visser 1990; Haccou and Glairot 2002; Haccou et al. 2003; Le Lann et al. 2010). Une guerre d'usure asymétrique devrait en résulter (Haccou et al. 2003).

Par ailleurs, la plupart des travaux relatifs à cette question ont concerné des cas de compétition intraspécifique, un nombre limité s'est intéressé aux situations de compétition interspécifique (Vet et al. 1884; McBrien and Mackauer 1990; Janssen et al. 1995b; Janssen et al. 1995a; Takasu 1998; Tamò et al. 2006; Le Lann et al. 2008). De surcroît, ces études concernent exclusivement des situations de compétition interspécifique indirecte (par exploitation). D'après ces études : l'espèce la moins compétitive (possédant des chances de survie réduites en situation de multiparasitisme par rapport à la plus compétitive) devrait partir précocement de patches exploités par l'espèce la plus compétitive car cela aurait une influence sur son gain en fitness. Toutefois, les deux espèces devraient rester moins longtemps sur les patches déjà exploités que sur les patches sains.

Compétition et coexistence

L'importance de la compétition interspécifique pour la structuration des communautés d'insectes a fait l'objet de nombreuses études (Schoener 1982). Beaucoup de recherches, théoriques et empiriques, ont démontré que le résultat des interactions interspécifiques est soit l'exclusion, soit la coexistence. Le principe de l'exclusion compétitive stipule que "deux ou plusieurs espèces présentant un mode d'utilisation des ressources identique ne peuvent coexister dans un environnement stable, l'espèce la plus apte éliminant les autres". Si deux espèces cohabitent, c'est parce qu'il existe quelques différences dans leur mode d'utilisation des ressources (Huston 1994). La coexistence est très répandue dans le règne animal et généralement générée par la balance entre plusieurs mécanismes (voir tableau 2) dont l'un compense ou contrebalance l'autre. Les interférences directes participent aussi à la structuration de la dynamique des populations du système hôte - parasitoïdes (Visser et al. 1999). Selon la littérature, la coexistence de plusieurs espèces parasitoïdes dépend d'une part des traits d'histoires de vie et de l'activité alimentaire et d'autre part des capacités compétitives (Castillo and Velasco-Hernandez 2003). Dans le tableau 2, nous avons répertorié certains exemples des mécanismes qui, en se contrebalançant, conduisent à la coexistence de plusieurs espèces d'animaux. Cependant, la coexistence est limitée aux situations dans lesquelles la compétition interspécifique est moins forte que la compétition intraspécifique (Schoener 1976).

Le tableau 2 montre que la compétition par interférence via des comportements agonistiques est un facteur important de structuration des communautés et peut participer à leur coexistence. Ainsi, la coexistence peut être le résultat de la balance entre exploitation et interférence. Néanmoins, si l'effet de la compétition par exploitation a fait l'objet de très nombreux travaux chez les parasitoïdes (Briggs 1993; Briggs et al. 1993; Murdoch and Briggs 1996; Murdoch et al. 1996; Amarasekare 2000; Castillo and Velasco-Hernandez 2003; Mahmoud and Lim 2008; Hackett-Jones et al. 2009), peu d'études se sont intéressées à l'importance de la compétition par interférence dans la coexistence des espèces parasitoïdes (Carton et al. 1991; Pérez-Lachaud et al. 2002; Batchelor et al. 2005). Ainsi, on s'intéresse ici à comprendre comment la compétition par interférence contribue à la coexistence de nos espèces *E. vuilleti* et *D. basalis*.

Tableau 2 : Exemples de facteurs qui favorisent la coexistence d'espèces animales partageant la même ressource

Mécanismes impliqués	Comment deux espèces peuvent-elles coexister?	Espèces	Source
Compétition par interférence Prédation intra-guilde Résistance aux stress abiotiques	L'espèce la moins agressive est plus tolérante au stress lié à la salinité et l'envasement (zones refuge) que son prédateur intra-guilde	Crabes	(Willason 1981)
Compétition par interférence Périodes d'activité différentes selon la température	L'espèce dominante entre en diapause l'hiver alors que l'espèce la moins agressive est très active pendant cette période	Parasitoïdes	(Carton et al. 1991)
Compétition par interférence Pression des prédateurs	L'espèce dominée peut rester plus longtemps dans le refuge que l'espèce dominante lors de l'attaque d'un prédateur	Crevettes des herbes marines	(Tayasu et al. 1996)
Compétition par interférence Activité alimentaire	L'espèce la moins agressive a une meilleure capacité de découverte de la nourriture	Primates frugivores	(Houle et al. 2006)
Compétition par interférence Variation temporelle de l'activité alimentaire	L'espèce dominante (fourmis) est mieux adaptée aux conditions terrestres sèches,	Fourmis vs. Bernard l'Hermitte	(Morrison 2002; Morrison)

	alors que l'espèce dominée (bernard l'hermite) préfère les conditions humides		2006)
Compétition par interférence Évitement des combats Hyperparasitisme Fécondité Exploitation d'hôtes alternatifs	L'espèce la moins agressive tend à éviter les combats avec la dominante et se développe comme hyperparasitoïde, augmente sa taille de ponte ou exploite des hôtes alternatifs	Parasitoïdes de l'agro-écosystème de café	(Pérez-Lachaud et al. 2002; Batchelor et al. 2005)
Attaque des différents stades de développement de l'hôte Hyperparasitisme facultatif	L'espèce attaquant les stades tardifs de l'hôte peut se développer comme un hyperparasitoïde facultatif et donc coexister avec l'espèce attaquant les stades précoces des hôtes.	Parasitoïdes oophages et larvaires	(Briggs 1993)
Partage des niches écologiques Activité alimentaire	L'oiseau migrateur a un meilleur taux de captures de proies que l'oiseau résident.	Oiseaux : migrateur paléarctique et résident afro tropical	(Salewski et al. 2003)

Chapitre 2

Présentation du système tritrophique



Présentation du système tritrophique

Dans ce chapitre, nous allons présenter les différentes espèces constituant le système tritrophique utilisé pour réaliser notre étude, à savoir :

- La plante, *Vigna unguiculata* (Walp) communément nommée Niébé,
- Le phytophage (l'hôte), le coléoptère bruchidé *Callosobruchus maculatus* (Fab),
- les deux hyménoptères parasitoïdes, l'Eupelmidé *Eupelmus vuilleti* (Craw) et le Pteromalidé *Dinarmus basalis* (Rond).

Nous allons présenter quelques aspects de la biologie de chacune de ces espèces ainsi que leurs relations au sein de ce système.

La plante : *Vigna unguiculata* (Walp)

Description

Vigna unguiculata, communément appelé niébé, est une plante herbacée annuelle autogame présentant de nombreuses variétés à port rampant, semi-rampant ou érigé (**Fig. 5**). L'inflorescence, de type grappe simple ou racème, est composée de fleurs de type corolle papilionacée, jaunes ou violacées. Le fruit est une gousse indéhiscente, longue de 7 à 15 cm, renfermant 8 à 15 graines. A la jonction avec le pédoncule, des nectaires sécrètent un liquide sucré qui coule le long de la gousse. La graine est reliée par le hile avec la suture dorsale de la gousse (Murdock 1959).

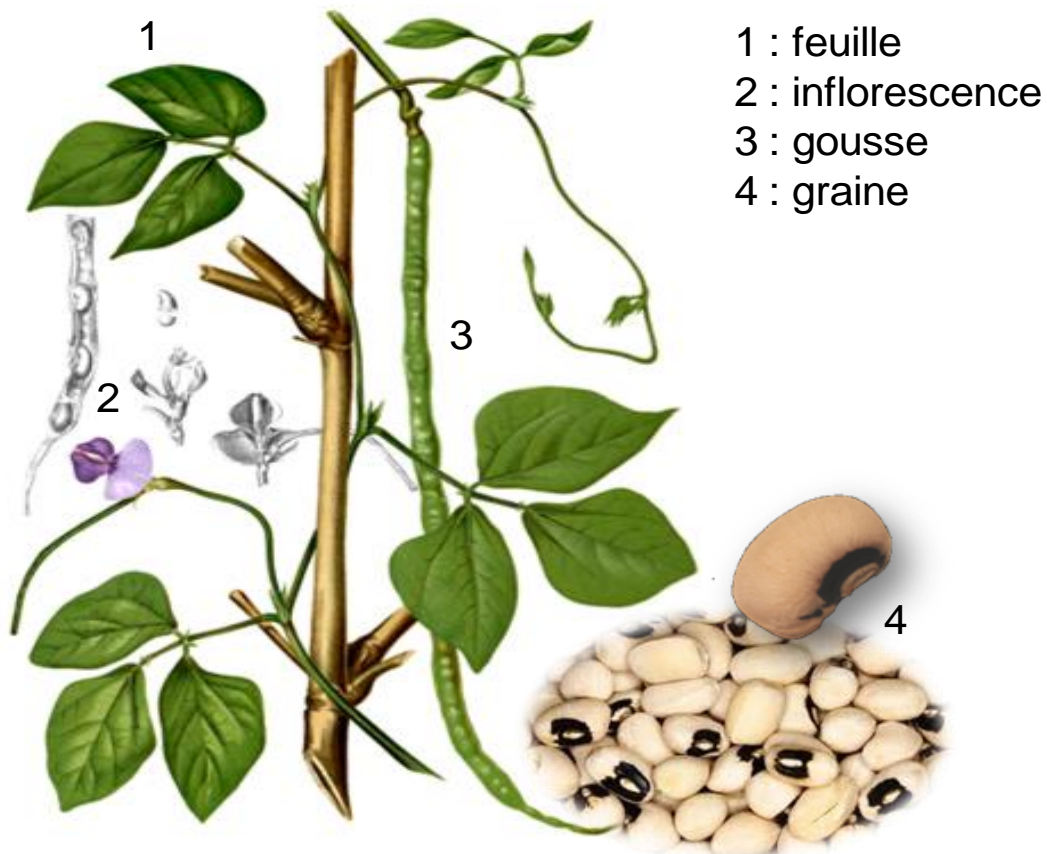


Figure 5 : *Vigna unguiculata* (Walp).

(Source : http://fr.wikipedia.org/wiki/Vigna_unguiculata_sesquipedalis).

Cette légumineuse alimentaire est cultivée dans la plupart des régions tropicales et subtropicales, voire même dans le bassin méditerranéen. Néanmoins, l'Afrique de l'ouest est le principal producteur de niébé dans le monde : les surfaces cultivées de niébé sont estimées à 10,4 millions d'hectares dont 92 % en Afrique de l'Ouest. La production mondiale de niébé est estimée à 3,6 millions tonnes de grains secs dont 84 % en Afrique de l'Ouest, (F.A.O 2006). En Afrique de l'ouest, il existe toujours des formes sauvages de *V. unguiculata*, les sous-espèces *dekindtiana* et *mensensis*, ancêtres des variétés cultivées. La variété Black-Eyes California, utilisée pour les élevages comme pour les expérimentations est la plus répandue dans la zone principale de culture, l'Afrique de l'Ouest.

Cycle biologique et stockage

Dans les zones sahéliennes, les semis sont effectués au début de la saison des pluies (souvent en juin). La floraison commence en général 2 mois plus tard (en août) et dure jusqu'à la fin de la saison des pluies (Alzouma 1987). La fructification est caractérisée par l'apparition de gousses vertes et débute peu de temps après la floraison. La récolte est réalisée fin octobre-début novembre une fois que la majorité des gousses sont sèches. Cependant, il existe toujours des gousses en cours de maturation dans les champs. Les gousses ou les graines sont ensuite stockées soit dans des greniers traditionnels constitués de banco (mélange d'argile et de paille de mil sèche) (**Fig. 6 a**), ou de paille de mil (**Fig. 6 b**), soit dans des jarres d'argile. Une grande partie du niébé est consommée durant la saison sèche, le reste est conservé pour les semis suivant en juin.

Importance agronomique et alimentaire du Niébé

L'intérêt grandissant accordé à cette légumineuse résulte de ses nombreuses potentialités :

- **D'un point de vue alimentaire**, les graines sont riches en protéines (22 à 25 % de leur poids sec) et leurs cotylédons contiennent la plupart des acides aminés nécessaires à l'alimentation humaine. C'est, en zone tropicale sèche, l'une des sources de protéines les moins onéreuses (Huignard 1996).
- **Sur le plan agronomique**, c'est une plante améliorante qui peut fixer l'azote atmosphérique grâce à ses bactéries symbiotiques les *Rhizobium*. Une culture pure de niébé peut produire 240kg/ha d'azote, ce qui lui permet de satisfaire ses propres besoins et de laisser dans le sol un résidu de 60 à 70 kg/ha d'azote qui peut être utilisé par d'autres plantes. Le niébé peut avoir de bons rendements en graines, sans aucun apport d'engrais.

Après la récolte des gousses, les fanes de niébé sont récupérées, séchées puis utilisées pour la nourriture du bétail au cours de la saison sèche. De surcroît, le niébé est connu pour son adaptation à la sécheresse du fait de variétés à cycles très courts et une croissance végétative rapide (Cisse and Hall 2001).

- **C'est une source de revenus non négligeable pour les agriculteurs**, les prix de vente variant au cours de l'année. Une bonne conservation des graines permet la vente à un coût élevé.

Le principal problème est celui de la conservation des graines après la récolte au cours du stockage dans les greniers traditionnels. Les larves de Bruchidés se développent, en effet, dans les graines en consommant les réserves contenues dans les cotylédons et peuvent ainsi détruire 80 à 100 % des récoltes après quelques mois de stockage. Plusieurs espèces de Coléoptères Bruchidés ont ainsi été recensées en Afrique de l'ouest, *Callosobruchus maculatus* étant l'espèce la plus fréquente.

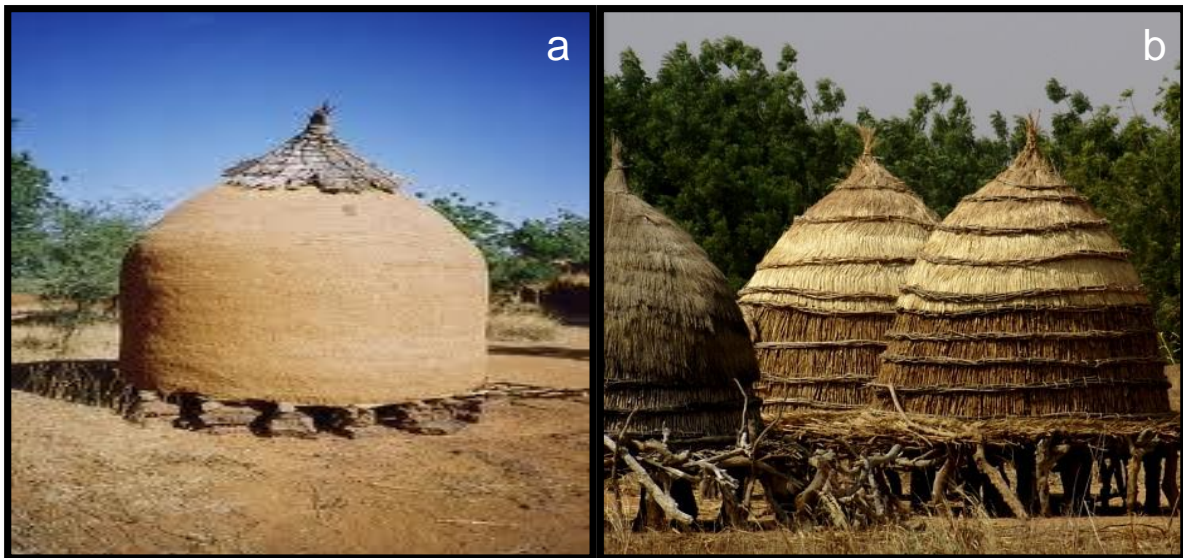


Figure 6 : Greniers traditionnels de stockage du niébé au Niger.

(a) Grenier en banco (b) grenier en paille de mil. (source : F. A. O)

Le phytophage (hôte) : *Callosobruchus maculatus* (Fab)

Description

Callosobruchus maculatus est un coléoptère Bruchidé qui se développe aux dépens de plusieurs espèces de légumineuses sauvages ou cultivées du genre *Vigna* principalement. C'est un insecte de petite taille (2,8 à 3,5 mm). Le corps, de forme oblongue, est brun

rougeâtre à gris. La femelle de taille plus importante que le mâle se distingue par la coloration et les motifs des élytres et du pygidium (Jaloux 2004) (**Fig. 7**). Cette espèce présente en Afrique une aire de répartition très vaste. Sa distribution géographique s'étend à toutes les zones tropicales et subtropicales. *C. maculatus* est l'espèce de bruche qui cause le plus de dégâts dans les stocks de Niébé (Monge and Germain 1988).

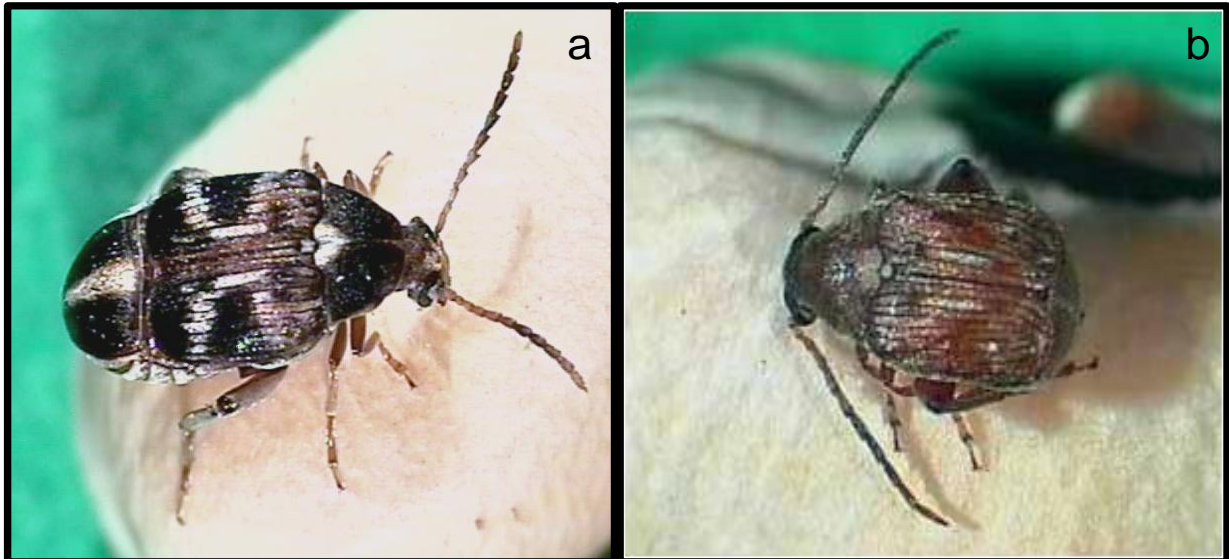


Figure 7 : *Callosobruchus maculatus* adultes : (a) femelle (b) mâle (Grossissement : x18).

Cycle biologique

Après l'accouplement, la femelle de *C. maculatus* pond sur des gousses mûres ou directement sur les graines de niébé. L'œuf translucide (environ 0,6 x 0,3 mm) a une forme convexe, et la face fixée au substrat est aplatie. Après l'éclosion, le premier stade larvaire perfore le chorion du côté proche du végétal puis le tégument de la graine, à l'aide de ses mandibules et pénètre à l'intérieur en rejetant des fragments de tégument et de cotylédon à l'intérieur du chorion vide qui prend une couleur blanchâtre. Le développement larvaire se déroule dans et aux dépens de la graine (Ouedraogo et al. 1996). Il comporte au total quatre stades larvaires. La nymphose et la métamorphose ont lieu à l'intérieur d'une loge tapissée d'acide urique creusée par la larve à la périphérie de la graine (Doury 1995; Ouedraogo et al. 1996). L'imago découpe ensuite un opercule circulaire dans le chorion et émerge. La durée du développement, de la ponte à l'émergence est de 22 à 25 jours selon la température. L'accouplement a lieu souvent immédiatement après l'émergence. *C. maculatus* possède deux morphes imaginaux,

une forme non voilière à fécondité élevée, adaptée aux conditions des stocks et une forme voilière à faible fécondité, responsable de l'infestation dans les cultures (Utida 1954).

Condition d'élevage au laboratoire

La souche utilisée pour les expérimentations a été maintenue au laboratoire sur des graines de Niébé de la variété Back Eye California dans une étuve sous les conditions suivantes : 30°C : 25°C, L : D 12 :12, 30% h. r. Les graines de Niébé, importées et d'origines diverses, étaient congelées avant utilisation pour éviter l'introduction d'une autre espèce de phytophage et d'acariens entomophages extrêmement nuisibles. Plusieurs centaines d'adultes *C. maculatus* mâles et femelles étaient placés dans des boîtes en Plexiglas (17,5 x 11,5 x 3 cm) à demi remplies de graines. Dans ces conditions d'élevage, l'espèce est polyvoltine, et une génération se développe en 25 jours environ. 17 à 19 jours après la ponte, les graines étaient tamisées pour éliminer les animaux morts et séparées en deux lots. Une partie des graines contenant des bruches au stade L4 ou nymphe était prélevée pour faire l'élevage. Le reste des graines était replacé dans l'étuve jusqu'à l'émergence. Les bruches adultes issues de ce lot étaient utilisées pour obtenir une nouvelle génération d'hôtes.

Pour les expériences, les graines ne doivent contenir qu'un seul hôte. Pour cela, des boîtes de Pétri étaient remplies d'une cinquantaine de graines de Niébé. Deux femelles de *C. maculatus* étaient introduites dans chaque boîte pendant cinq heures dans les mêmes conditions photo- et thermopériodiques que précédemment indiquées. Les deux femelles étaient ensuite retirées et les boîtes stockées dans l'étuve pendant 17 à 19 jours afin que les bruches atteignent le stade L4 ou nymphe. Les graines étaient alors triées de sorte à ne garder que celles n'abritant qu'un seul hôte (portant un seul chorion de l'œuf de bruche resté à la surface).

Les parasitoïdes

Eupelmus vuilleti

Description

Eupelmus vuilleti est une espèce tropicale synovigénique (voir encart 1). Cet hyménoptère est un ectoparasitoïde solitaire des larves et des nymphes de différentes espèces de bruches (Coleoptera : Bruchidae) (Rasplus 1986; Terrasse and Rojas-Rousse 1986). Il a été décrit pour la première fois par (Crawford 1913) sous le nom de *Bruchicida vuilleti*. Son spectre d'hôtes

inclus un grand nombre d'espèces de Bruchidés (Rasplus 1986). Les adultes présentent un dimorphisme marqué, les femelles (4 à 6 mm) sont couleur bronze irisé de vert et sont pourvues d'une tarière repliée au repos dans un fourreau formé par la troisième paire de valves à l'extrémité de l'abdomen renflé. Elles se déplacent en marchant et sont aussi capables de sauts importants parfois suivis d'un amortissement plané de la descente, mais sont incapables d'envol ou de vol prolongé comme la plupart des Eupelmidés (Clausen 1940). Les mâles sont plus petits (1 à 4 mm), noir brillant et sont pourvus de grandes antennes. Incapables de saut comme les femelles, ils peuvent effectuer des vols prolongés. L'œuf d'*E. vuilleti* de forme ovoïde, est lisse et translucide. Il mesure environ 800 µm de long pour un peu moins de 200 µm de large et porte un pédicelle d'environ 350 µm (Cortesero 1994). Il porte également un pédoncule beaucoup plus court (60 µm) et de faible diamètre à son pôle micropylaire (Gomez Alvarez, 1980). L'aire de répartition d'*E. vuilleti* est limitée au continent africain, de Madagascar au Sénégal (Ndoutoume-Ndong 1996) et cette espèce semble inféodée au climat sahélien (ou soudanien). En Afrique de l'Ouest, *E. vuilleti* est souvent l'espèce la plus abondante dans les cortèges parasitaires des ravageurs des stocks de Niébé (Huignard 1996).



Figure 8 : *Eupelmus vuilleti* adulte femelle (Grossissement : x16).

Comportement reproducteur et compétition

La femelle d'*E. vuilleti* localise une graine de Niébé grâce à sa sensibilité aux odeurs dégagées par le Niébé (gousses et graines) et/ou aux odeurs dégagées par les larves et

nymphes de bruches ainsi que par leurs fèces (Cortesero 1994). Elle explore la graine à l'aide de ses antennes, ce qui lui permet de déterminer si elle est parasitée par une larve de bruche en détectant le chorion de l'œuf de bruche resté à la surface (Terrasse and Rojas-Rousse 1986)). Si la graine est parasitée, la femelle perce le tégument à l'aide de son ovipositeur en forant au-dessus de la chambre de l'hôte, ou en passant par la galerie que la larve a foré au cours de son développement. Elle pourra ainsi atteindre l'hôte et pondre. Lors de la ponte, elle pique plusieurs fois l'hôte avec son ovipositeur afin de le paralyser à l'aide d'un venin (EL Agoze 1983). L'ovipositeur de *E. vuilleti* est long, flexible mais n'est pas rigide (Gauthier 1996). L'exploitation de l'hôte peut prendre deux formes : la ponte ou le nourrissage (host-feeding). Le nourrissage est rendu possible par la construction, à partir de l'hémolymphe de l'hôte et de sécrétions de l'ovipositeur, d'un tube alimentaire qui permet à l'hémolymphe de remonter à la surface de la graine. Ensuite, elle consomme l'hémolymphe qui monte par capillarité dans le tube. Pour la femelle *E. vuilleti*, le nourrissage sur l'hôte permet d'obtenir une grande quantité de protéines et de glucides utilisés pour la production d'œufs et l'activité métabolique liée à la survie (Rivero and Casas 1999; Giron et al. 2002). Quand la femelle est en train de pondre, on peut observer la forme triangulaire particulière que prend son abdomen. Après la ponte, la femelle peut recouvrir son œuf, ou le chorion de l'œuf de son hôte, d'un cocon tissé d'un fil de soie (Terrasse and Rojas-Rousse 1986). Une fois l'œuf déposé, l'ovipositeur est retiré de la graine et la femelle recourbe son abdomen. Elle semble déposer des phéromones de marquage indiquant que l'hôte est parasité (Mohamad Rihab, observation personnelle), bien que ces phéromones n'aient jamais été caractérisées. Elle frotte la graine avec l'extrémité de son abdomen puis reprend sa position initiale.

Sur le terrain, cette espèce est fréquemment trouvée dans les greniers de stockage de graines de Niébé et, en général, les populations de guêpes parasitoïdes de différentes espèces occupant ces espaces sont importantes étant donné l'abondance de graines parasitées par les bruches. Cette prolifération des bruches assure une grande disponibilité en hôtes, mais comme ces hôtes sont à des stades différents, ils sont de qualité variable, et cela engendre une compétition importante à la fois intraspécifique et interspécifique. *E. vuilleti* étant un parasitoïde solitaire (i.e. l'hôte ne permet le développement que d'un seul individu), en cas de superparasitisme il y a des combats larvaires et une seule larve, au mieux, survit. La stratégie adoptée par les femelles pour éviter ces combats est l'ovicide ou le larvicide (Leveque et al. 1993). La femelle perce à l'aide de son ovipositeur l'œuf déjà présent sur l'hôte (celui-ci se

vide alors de son contenu) et pond le sien à côté. S'il s'agit d'une larve, le comportement consiste à piquer plusieurs fois la larve, souvent en injectant du venin.

Par ailleurs, cette espèce possède des capacités de discrimination intra- et interspécifique. Les femelles préfèrent pondre sur les hôtes parasités par des femelles conspécifiques (Mohamad 2007). En plus, les femelles d'*E. vuilleti* ne présentent pas de stratégie d'évitement du multiparasitisme (Gauthier et al. 1999). Au contraire, elles préfèrent les hôtes parasités par *D. basalis* (Jaloux et al. 2004). Cette espèce est aussi considérée comme un kleptoparasitoïde (Jaloux and Monge 2006) car elle utilise les orifices de ponte de la femelle concurrente. Ceci réduit considérablement le temps et l'énergie nécessaire au forage (la perforation de la paroi de la loge, constituée du tégument et d'une épaisseur variable de cotylédon, nécessite sans aucun doute un effort musculaire important), gain en survie des adultes (la phase de ponte est souvent une période présentant une vulnérabilité élevée pour la femelle) et ainsi facilite l'accès à l'hôte (Jaloux 2004). Cela limite également l'usure de l'ovipositeur d'*E. vuilleti* qui est long, flexible et relativement fragile (van Alebeek 1991). La préférence des hôtes parasités par l'espèce concurrente s'accompagne chez la femelle *E. vuilleti* de comportements agressifs qui consistent en la destruction par piqûre de l'ovipositeur des œufs (ovicide) ou des larves de *D. basalis* (larvicide) (van Alebeek 1991; Leveque et al. 1993; van Alebeek et al. 1993).

Dinarmus basalis

Description

D. basalis est une espèce d'hyménoptère synovigénique. Les adultes sont de couleur noir brillant. Ils présentent un dimorphisme sexuel net : les mâles (2 à 2,5 mm) sont plus petits que les femelles (3 à 3,5 mm) et reconnaissables à la réserve séminale qui forme une poche claire visible à travers les segments abdominaux antérieurs transparents. Les femelles sont de couleur uniforme et leur abdomen est plus fusiforme. Mâles et femelles se déplacent en marchant mais sont également capables de vol quand la température est suffisante.

Cet insecte est décrit pour la première fois sous le nom d'*Entedon basalis*, il fut ensuite répertorié comme *Bruchobius laticeps* et confondu avec des espèces proches avant que Rasplus en 1989 révise et fixe sa position systématique et son nom (Rasplus 1989). Cette espèce est un ectoparasitoïde solitaire tropical des larves, pré-nymphes et nymphes de coléoptères Bruchidés de plusieurs genres (*Acanthoscelides*, *Bruchidius*, *Callosobruchus*, *Zabrotes*) (van Alebeek 1991). L'œuf de *D. basalis*, de type centrolécithe, est de forme oblongue (600 µm x 150 µm), et légèrement courbé (Fig. 9). Il ne possède pas de pédicelle.



Figure 9 : *Dinarmus basalis* adulte femelle (Grossissement : x16).

Comportement reproducteur et compétition

Comme, chez *E. vuilleti*, la recherche de graines par la femelle *D. basalis* semble faire appel à l'expérience pré-imaginale : la femelle émergente est attirée par l'odeur de la graine dont elle est issue (Cortesero 1994). Une fois la graine contenant un ou plusieurs hôtes potentiels découverte, la femelle monte sur la graine et entame presque immédiatement une séquence de prospection externe. Cette dernière est caractérisée par des déplacements sinueux et lents ainsi que par un balayage antennaire intense du tégument (Gauthier 1996). La localisation de la loge nymphale à travers le tégument est suivie d'une phase de perforation. La femelle s'arc-boute, amenant l'extrémité de la tarière au niveau du tégument à perforer, ce qui se traduit par des oscillations du corps de la femelle. L'ovipositeur de *D. basalis* court, rigide et épais présente des capacités de forage plus importantes que celui d'*E. vuilleti* (Gauthier 1996). L'abdomen de la femelle revient ensuite progressivement à l'horizontal. Une fois l'ovipositeur introduit à l'intérieur de la loge, la prospection interne de la loge et de l'hôte à l'aide de l'extrémité sensorielle de l'ovipositeur commence. Contrairement à ce qui se passe chez *E. vuilleti* (Cortesero 1994), cette phase s'accompagne rarement de piqûre (pour injecter de venin) de l'hôte par l'ovipositeur.

L'exploitation de l'hôte peut prendre deux formes : la ponte proprement dite ou le nourrissage sur l'hôte (Rivero and Casas 1999). Ce phénomène paraît cependant moins fréquent et a été moins étudié que chez *E. vuilleti*. Si elle pond, la femelle *D. basalis* s'immobilise et son

abdomen se contracte pour adopter une forme en triangle caractéristique de cette phase. L'œuf est déposé sur l'hôte ou sur la paroi de la loge. Le retrait de l'ovipositeur est généralement suivi d'une posture de marquage : la femelle recourbe son abdomen entre ses pattes, l'extrémité se retrouvant précisément au point d'insertion de l'ovipositeur (Gauthier and Monge 1999). Elle effectue quelques tâtonnements concentriques avec l'extrémité de son abdomen puis reprend sa position initiale. Pour cette espèce, aucune phéromone de marquage n'a été identifiée. Immédiatement après, la femelle *D. basalis* recule et balaie de ses antennes la zone. Après une séquence comportementale complète de ponte, la femelle reste généralement sur la graine, et initie le plus souvent une phase de toilettage (grooming) caractérisée par un ensemble de mouvements de frottement, notamment des pattes postérieures sur la cuticule abdominale.

D. basalis est capable de discrimination intra- et interspécifique grâce aux récepteurs sensoriels de l'ovipositeur. Cette discrimination est effectuée par la perception d'un facteur chimique produit par l'œuf ou la femelle, et qui est présent sur l'hôte parasité (Gauthier and Monge 1999). La perception de ce signal par des femelles *D. basalis* exploitant des patches d'hôtes parasités 24 ou 72 h auparavant leur permettrait d'éviter de pondre sur des hôtes présentant une qualité médiocre pour le développement de leur descendance (Gauthier and Monge 1999).

Condition d'élevage des deux espèces de parasitoïdes au laboratoire

Les souches d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* étudiées sont originaires des environs de Dapaong, région de culture importante du Niébé en zone soudanienne au nord du Togo. Dans cette zone caractérisée par une seule saison sèche d'octobre à mai, les deux espèces de parasitoïdes sont fréquemment observées exploitant les mêmes hôtes, *Callosobruchus maculatus*, *Callosobruchus rhodesianus* ou *Bruchidius atrolineatus* (Coleoptera : Bruchidae) présentes simultanément dans les greniers. Ces souches issues de populations sympatriques ont été développées à partir d'individus émergeant de graines de Niébé infestées achetées sur le marché de Dapaong à des producteurs locaux. Elles sont maintenues au laboratoire dans des conditions comparables, décrites ci-dessous.

Les cages à population en plexiglas (40 x 30 x 30 cm) (Fig.10) sont placées dans une étuve aux conditions suivantes : 25°C, 12 : 12 h ; L-D, 12 : 12 h ; Hr 60 ± 10 %. Ces cages contiennent une population mono-spécifique de parasitoïdes (environ 200 mâles et femelles), un abreuvoir composé d'un réservoir et d'un coton imbibé d'une solution d'eau sucrée, et une quantité variable, selon les besoins, de boîtes de Pétri remplies de graines de Niébé contenant

des hôtes *C. maculatus* au stade L4 ou nymphe. Ces hôtes sont renouvelés toutes les 48 heures. Les boîtes de Pétri contenant les hôtes sont retirées des cages d'élevage puis sont mises dans une étuve sous les mêmes conditions photo- et thermopériodiques jusqu'à l'émergence des adultes. Une partie des adultes émergents est réintroduite dans la cage à population, la quantité d'individus nécessaires aux expériences est prélevée. Les femelles d'*E.vuilleti* et de *D. basalis* utilisées pour l'expérience sont préparées environ trois jours avant les expériences. Elles sont isolées juste après l'émergence pour qu'elles n'aient aucune expérience de compétition avant les manipulations. Ensuite, elles sont marquées avec de la gouache (rouge ou jaune) sur la partie dorsale du thorax (lors des expériences sur la compétition intraspécifique). Pour ce faire, les femelles sont déposées pendant quelques secondes sur de la glace afin de ralentir leur activité locomotrice. Chacune est ensuite déposée dans une boîte de pétri contenant une boule de coton humidifié, un ou deux mâles ainsi qu'une ou quatre graines (selon le type de l'expérience) de Niébé contenant un hôte (*C. maculatus*), ceci afin de lui donner une expérience de ponte.

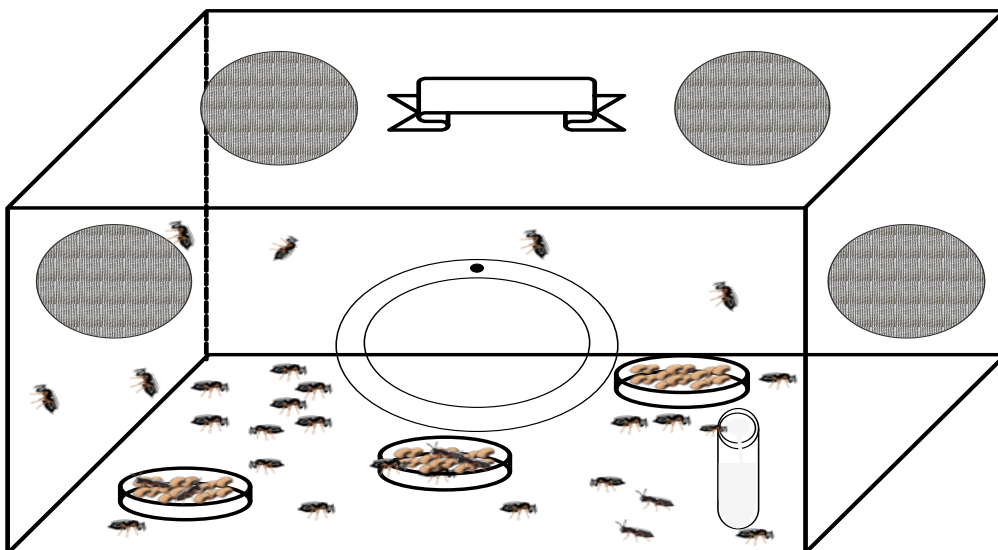


Figure 10 : Cage d'élevage des parasitoïdes

Chapitre 3

**Les stratégies comportementales des
femelles en situation de compétition
intraspécifique**

Contexte de l'étude

Lorsque plusieurs femelles conspécifiques exploitent simultanément un même patch, elles peuvent exprimer des comportements agonistiques les unes envers les autres dans le but de protéger les hôtes qu'elles exploitent. Ainsi, seules certaines femelles auront accès aux hôtes. Les conflits sont généralement résolus en fonction de l'asymétrie qui existe entre les femelles au niveau de leur capacité à se battre (Resource Holding Potential, RHP), de la valeur qu'elle place dans l'hôte (Resource Value, RV) et du statut de propriétaire (résidente vs. intruse). Ce sont en général les individus avec le plus grand RHP et/ou RV et les individus résidents qui remportent l'accès à la ressource. Dans cette partie, nous avons donc étudié et décrit les comportements agonistiques exprimés par les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* envers leurs congénères. Ensuite, nous avons plus particulièrement testé l'effet de certains facteurs qui modifient la valeur de la ressource et la capacité à se battre des femelles sur leur agressivité et la résolution des conflits, tels que la qualité de l'habitat précédent expérimenté par les femelles (i.e. riche ou pauvre en hôtes) et le nombre d'œufs en rétention. Les femelles ayant eu l'expérience d'un habitat pauvre et celles qui ont le plus d'œufs en rétention devraient placer une plus grande valeur dans l'hôte et devraient de ce fait remporter les conflits plus fréquemment. Nous avons également testé l'effet du statut de propriétaire en créant une asymétrie entre l'arrivée des deux femelles sur un hôte. La valeur de ressource (RV) et la capacité à se battre (RHP) devraient être plus importantes pour les femelles résidentes que pour les femelles intruses et elles devraient donc remporter les combats plus souvent.

Nous présentons dans l'article 1, l'effet de la présence des femelles congénères sur les stratégies d'exploitation des hôtes ainsi que l'effet de la charge en œufs et de la qualité de l'habitat précédent sur l'intensité et la résolution des conflits chez les femelles d'*E. vuilleti*. Dans le deuxième article, nous abordons l'effet du temps de résidence (i.e. l'intervalle de temps entre l'introduction des deux femelles) sur l'intensité et la résolution des conflits et la stratégie adoptée par la femelle intruse chez *E. vuilleti*. Enfin, l'effet de la présence des congénères et des trois facteurs précédemment décrits (charge en œufs, qualité de l'habitat précédent et statut de propriétaire) sur l'intensité et la résolution des conflits chez *D. basalis* sont présentés dans l'article 3.

Effet de la valeur de la ressource (effet de la qualité de l'habitat précédent et de la charge en œufs) et le statut propriétaire sur l'agressivité et l'issue des combats chez *Eupelmus vuilleti*



ARTICLE 1

**Can subjective resource value affect aggressiveness and contest
outcome in parasitoid wasps?**

Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène

Animal Behaviour (2010), **80**:629-636.

Effet de la valeur subjective de la ressource sur l'agressivité et l'issue des conflits chez une guêpe parasitoïde

Bien que les conflits pour des ressources soient souvent résolus en faveur des individus ayant de grandes capacités à se battre (RHP, Resource Holding Potential), d'autres facteurs, comme la valeur que les individus placent dans la ressource (Resource Value: RV), peuvent influencer l'agressivité des individus et la résolution des conflits. Par exemple, plus la taille de la ressource augmente (valeur réelle de la ressource), plus sa valeur est importante pour l'individu. Toutefois, la valeur de la ressource peut également dépendre de l'état physiologique des compétiteurs. Cette valeur subjective peut, par exemple, varier en fonction du statut reproducteur, ou de l'état de satiété des compétiteurs.

Lors de cette étude, nous nous sommes intéressés aux comportements agonistiques exprimés lorsque deux femelles parasitoïdes exploitent simultanément le même hôte (situation de compétition par interférence). Nous avons plus particulièrement étudié l'effet de deux facteurs influençant la valeur subjective de la ressource pour les femelles : leur état physiologique (estimé en fonction de leur charge en œufs) et la qualité de l'habitat précédemment fréquenté (riche ou pauvre en hôtes).

Le modèle utilisé est l'ectoparasitoïde solitaire *Eupelmus vuilleti* Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) qui se développe aux dépens des larves et des nymphes de *Callosobruchus maculatus* (Fab), un coléoptère séminivore, dans les systèmes de stockage du Niébé (*Vigna unguiculata* Walp). Les femelles de cette espèce se battent pour les hôtes sur lesquels elles s'alimentent et pondent.

Pour analyser l'influence de la qualité de l'habitat, les femelles ont séjourné soit dans un habitat riche, soit dans un habitat pauvre en hôtes. Pour la femelle, la valeur du patch devrait augmenter en fonction de la qualité de l'habitat précédemment rencontré. Pour étudier l'influence de l'état physiologique des femelles, nous prenons en compte sa charge en œufs matures au moment du combat. Comme le nombre d'œufs en rétention ne varie pas en fonction de l'expérience des femelles, nous avons pu tester séparément l'effet de la qualité de l'habitat précédent et celui de la charge en œufs des femelles sur la résolution des combats.

Nous avons trouvé que ces deux facteurs influencent l'issue des conflits. Conformément aux prédictions, les femelles ayant une charge en œufs importante et celles issues d'un habitat pauvre, pour lesquelles l'hôte proposé devrait avoir une plus grande valeur, sont plus agressives et remportent plus souvent les conflits. Nous avons également trouvé que

l'asymétrie au niveau du nombre d'œufs en rétention est le facteur le plus important chez cette espèce.

Concernant les mécanismes sous-jacents, l'effet de la charge en œufs sur l'agressivité et la résolution des conflits pourrait être liés directement à la présence d'œufs matures, qui augmentent « l'urgence de ponte » des femelles, ou à un facteur hormonal. Chez *E. vuilleti*, l'ecdysone joue en effet un rôle important dans la maturation des œufs. Il serait désormais intéressant d'étudier le rôle de ces hormones dans la résolution et l'intensité des combats.

Ainsi, dans cette étude, nous montrons l'importance des facteurs influençant la valeur subjective de la ressource sur l'agressivité des femelles et l'issue des conflits. Ces résultats démontrent que l'état physiologique des individus et l'expérience passée ne doivent pas être négligés lors de l'étude de la résolution des conflits.

Abstract

Although animal contests for resources are often settled in favour of individuals with the greatest fighting abilities, other factors, such as those affecting the value that contestants place on the resource, can also influence contest resolution and aggressiveness. For example, competitors should fight more fiercely for access to larger than smaller food items. However, this also depends on contestants' subjective value of the resource: individuals deprived of a given resource should value it more highly than individuals that recently had access to it. They should therefore be more aggressive and win contests more frequently. In some parasitoid species, adult females fight for hosts on which to lay eggs and feed. Using the parasitoid *Eupelmus vuilleti*, we investigated the effect on contest outcome of two factors affecting females' subjective host value: the quality of the habitat previously encountered by females (either rich or poor in hosts) and females' physiological state (i.e. the number of ready-to-lay eggs in their ovaries). Subjective host value should increase with both host scarcity and egg load. We first described the agonistic behaviours displayed by *E. vuilleti* females during contests and then verified that difference in habitat quality was perceived by females (they modified their host exploitation behaviours accordingly) but did not affect their egg load, so that the effects of both factors could be separated. Both habitat quality experience and egg load affected contest outcomes, with egg load asymmetry being the main factor in this species. Our results support game theoretical predictions.

Key words: previous habitat quality, past experience, female egg load, physiological status, female-female contest, agonistic interaction, *Eupelmus vuilleti*

Introduction

Contests represent the means by which individuals or groups of individuals exclude one another for access to a resource. Such a type of competition is widespread throughout the animal kingdom and usually leads to agonistic interactions between opponents (Hack et al. 1997). Most contests occur between males for access to mates, territories, food sources or a higher social rank, but they are also observed between females, sexes, juveniles and adults, parents and offspring, or between social groups (Riechert 1998).

Outcomes of dyadic contests are usually influenced by the asymmetry that exists between contestants in terms of their ability to gain and hold access to the resource (Resource Holding Potential, RHP; Parker 1974; Maynard Smith 1974; Parker & Rubenstein 1981; Hack et al. 1997; Humphries et al. 2006). The RHP of an individual is classically influenced by factors intrinsic to the animal such as its body size or mass (Whitehouse 1997; Riechert 1998; Archer & Thanzami 2007), its energetic status or the size of its weapons (Andersson & Iwasa 1996), or related to its extrinsic position relative to the resource (Leimar & Enquist 1984). The individual winning the resource usually is the contestant with the higher RHP (Parker 1974; Maynard Smith 1982; Elias et al. 2008; Arnott & Elwood 2009).

Contest outcomes are also influenced by differences between contestants in the value they place on the resource (Resource Value, RV; Maynard-Smith & Parker 1976; Maynard Smith 1982; Hurd 2006; Arnott & Elwood 2008), with the individual who has a higher RV generally winning the contest (Parker 1974; Maynard Smith 1982). Resource value may depend on features such as the nutritive quality or the size of a food item (Chancellor & Isbell 2008) or on the individual's physiological status and experience of the resource availability (i.e. habitat quality) (i.e. subjective RV; Enquist & Leimar 1987). For instance, individuals deprived of a particular resource (e.g. mate, food) are predicted to value more highly that resource than if they had recently accessed it. They should therefore be more motivated to fight and have a higher probability of winning contests (Brown et al 2006, 2007; Dissanayake et al. 2009). Moreover, ownership status can also influence contestants' resource value assessment. Owners have already spent time inspecting the resource before competitors' arrival and therefore have a more accurate estimation of its value and, on that basis, they typically have a higher probability of winning the resource than intruders (e.g. Krebs 1982; Dale & Slagsvold 1995; Tobias 1997).

In parasitoid wasps, hosts represent a limited resource for which females may compete with conspecific or allopecific females in order to lay their eggs. Physical contests between

females for host access have been observed in a few species, for instance, *Venturia canescens* (Hughes et al. 1994), *Trissolcus basalis* (Field & Calbert 1999), and several Bethyids (Petersen & Hardy 1996; Pérez-Lachaud et al. 2002; Goubault et al. 2006). Aggressiveness and outcome of contests have been shown to be influenced by several factors that modify contestants' RHP and RV. Female size (body length or weight constituting a RHP component) mainly influences contest outcomes, with larger females more likely to win access to the host (Petersen & Hardy 1996; Goubault et al. 2006; Goubault et al. 2007b). Ownership status also strongly affects contest outcomes: owner females are usually advantaged and intruders must be much larger than owners to take over the hosts (Petersen & Hardy 1996). Other factors modifying the real or subjective value of the hosts have also been shown as influencing contest resolution and aggressiveness. Host size and the age of the offspring developing on hosts (both real RV components) can affect contest resolution: females defending larger hosts or more valuable brood usually have a higher probability of winning (Goubault et al. 2007b; Humphries et al. 2006).

In addition, the number of mature eggs present in female ovaries is expected to enhance the value that females place on the hosts (subjective RV component). Females with a higher egg load, being more ready to lay eggs, should be more motivated to fight and should therefore win contests more frequently. Such an effect has been observed in *Goniozus nephantidis* (Stokkebo & Hardy 2000) but not in *Pachycrepoideus vindemmiae* (Goubault et al. 2007a). Finally, the quality of the habitat previously experienced by females (in terms of host availability) can also influence females' subjective host value and therefore contest resolution. Females having experienced a habitat poor in hosts are expected to value hosts more and therefore win contests more often than females having experienced a high host availability (Enquist & Leimar 1987). Surprisingly, when tested in *P. vindemmiae*, the opposite result was observed with rich habitat females more likely to win host access than poor habitat females (Goubault et al. 2007a). This was explained by the potential greater host protection ability (RHP) of rich habitat females resulting from their greater opportunities to acquire energy through host-feeding during exploitation of previous patches (Goubault et al. 2007a). Consequently, although it is now well known that female egg load and previous habitat quality greatly affect parasitoid female strategies concerning host and patch exploitation (Heimpel & Rosenheim 1998; Fletcher et al. 1994), the effect of these two subjective RV components on parasitoid contest outcomes remains scarcely explored and first results were partially inconsistent with contest theory's predictions (Maynard-Smith & Parker 1976;

Hammerstein 1981; Leimar & Enquist 1984). Our aim was to test these predictions in situations where both effects (female egg load and habitat quality) can be clearly separated. To do so, we used *Eupelmus vuilleti* Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae), a solitary synovigenic (i.e. females mature eggs throughout their adult life) ectoparasitoid. Females of this species parasitize and feed upon larvae and pupae of *Callosobruchus maculatus* (Fab) (Coleoptera: Bruchidae), a major pest of cowpea seeds (Terrasse & Rojas-Rousse 1986). In sub-Saharan Africa, cowpea seeds are traditionally stored in granaries. Within these relatively closed storage systems, populations of both hosts and parasitoids can reach high densities, leading *E. vuilleti* females to experience an intense intraspecific competition (i.e. high encounter rate of parasitized hosts and conspecific females). *E. vuilleti* females tend to accept parasitized hosts, even sometimes preferring them to healthy hosts (Cortesero 1994; Jaloux 2004). They can also feed upon hosts and commit ovicide before ovipositing (Leveque et al. 1993). When several females are simultaneously present on a patch, they tend to protect the host that they exploit by displaying agonistic behaviours towards conspecific competitors (R. Mohamad, personal observation). Moreover, it is known that a short period of host deprivation (4 days) does not affect *E. vuilleti* females' egg load (Bodin et al. 2009). This allows the manipulation of the density of hosts that females can experience prior to a test without modifying the number of their mature eggs. *Eupelmus vuilleti* therefore appears to be a good candidate to separately test the effects of previous habitat quality and female egg load on contest outcomes.

In the present study, we tested contest theory predictions about the effect of females' subjective resource value (in terms of female egg load and previous habitat quality) on contest outcomes and aggressiveness in *E. vuilleti*. We first described the agonistic interactions displayed by contesting females in this species and explored their consequences on females' host exploitation behaviours. We then verified that, difference in previous habitat quality was perceived by *E. vuilleti* females through modification of their host exploitation behaviours when exploiting a host alone, without affecting their egg load. Finally, we investigated the effect of both female egg load and previous habitat quality on the intensity (aggressiveness) and outcome of contests.

Methods

Study species

Eupelmus vuilleti emerged from cowpea seeds, *Vigna unguiculata* (L.) Walp (Fabaceae), collected in crop fields in Togo. Parasitoids were then reared in the laboratory (IRBI, University of Tours, France) on larvae and pupae of *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) (Coleoptera: Bruchidae). Parasitoids and *C. maculatus* were bred in the laboratory according to the methodology described by Jaloux et al. (2004). All experimental procedures were carried out in a climate room at 33°C, 13h: 11h L: D and a constant 70% r.h.

Experimental procedures

Females used in experiments emerged in isolation, preventing them from having any previous experience of competition and were individually placed in Petri dishes (diameter: 8.5cm, height: 2.7 cm) for the 4 days preceding the experiment; oogenesis becomes stable from the fourth day (R. Mohamad, unpublished data). They were provided with water, 1-to-2 males for insemination and oogenesis stimulation (Terrasse & Rojas-Rousse 1986), and a variable number (see below) of cowpea seeds, each infested by a single healthy host (either a fourth instar larva or a prepupa of *C. maculatus*). To investigate the influence of the quality of the previous habitat experienced by females on their host exploitation strategies when alone or in competition, we generated two groups of females to which females were randomly assigned at their emergence: females were either supplied with a single host replaced daily (i.e. poor-habitat females) or with eight hosts replaced daily (i.e. rich-habitat females). Females were deprived from hosts for two hours before the experience. To facilitate female identification during contests, females were marked on the dorsal part of their thorax with a dot of bright yellow or bright red acrylic paint. Preliminaries showed that paint colour did not affect female attack rate (Wilcoxon test, $T=66.0$, $P=0.40$) or contest outcome (red wasps won 11 out of 20 contests, Binomial test: $P=0.82$).

At the beginning of the observation, either one or two females were introduced into an apparatus consisting of a plastic block made of three chambers linked by a slot. Following the design of the contest apparatus developed by Petersen & Hardy (1996), barriers could be inserted into the slot to isolate or interconnect the chambers. Contesting females were of the same age (4 days old), marked with different colours and visually matched for size (preliminary data showed that egg load did not correlate with body weight; Log-linear regression: $F_{1, 122}=2.40$, $P=0.12$). In contest observation, one female, called the owner, was

introduced into the central chamber already containing a host (i.e. a cowpea seed infested by a single *C. maculatus* larva). She was left alone until she contacted the host with her antennae for 30s (preliminary observations showed that rejection of healthy hosts mainly occurred during the first 30s of host examination; after this delay, most of the females exploiting a host alone pursued host exploitation until oviposition). At that stage, the barriers were withdrawn so that another female, called the intruder, initially introduced into a lateral chamber, entered the central chamber. Both females could then freely move into the entire contest block. Observations stopped when neither of the females contacted the host or displayed any agonistic interactions for at least 60 seconds (pilot studies showed that females leaving the host for at least 60s did not return to it). When observing host exploitation behaviours of single females, the same protocol was followed, except that no intruder female was introduced.

During all tests, we recorded the number of eggs laid by each female, the duration of host exploitation (i.e. oviposition time) and the duration of the observation. When two females competed for hosts, we also noted the agonistic behaviours (i.e. attacks, see the result section for a description of these behaviours) displayed by each female, using a custom computer program serving as a behavioural event recorder (developed by Robert Collins and Michael Tourtellot, University of Kansas). Immediately after experiments, wasps were dissected in order to count the number of mature eggs present in their abdomen (egg load), and cowpea seeds were opened to confirm behavioural observations of ovipositions. This allowed us to calculate females' initial egg load.

Experimental treatments

Effect of the presence of a competitor

We first described the different agonistic behaviours displayed by contesting females. We then explored the influence of these interactions on females' host exploitation behaviours by comparing the oviposition and experiment duration, as well as the number of eggs laid, whether in absence or in presence of a conspecific female. All females had experienced a rich habitat.

Effect of the previous habitat quality on single females' host exploitation behaviours and female egg load

In order to ascertain that females perceived what we defined as rich and poor habitat quality, we compared host exploitation behaviours (in terms of number of eggs laid, oviposition and

experiment duration, and self-superparasitism rate) between rich-habitat and poor-habitat females that were exploiting a host alone. We also explored whether female egg load was influenced by the quality of the previous habitat within these two treatments.

Effect of female egg load and previous habitat quality on contest aggressiveness and outcome

We tested the effect of these two components affecting subjective RV on the resolution of contests confronting one rich- and one poor-habitat female. We also measured and compared the attack rates (number of agonistic behaviours per minute of the observation) displayed by each type of female. As contests always involved an owner and an intruder female (in half of the contests the owner was the poor-habitat female and the rich-habitat female in the other half), we also explored the effect of ownership status on contest outcome and female aggressiveness.

Table 1 summarizes the different experimental treatments carried out.

Table 1: Experimental treatments

Number of females present	Quality of the previous habitat experienced by		No. replicates	Name
	Owner female	Intruder female		
One female	Rich	-	20	a
	Poor	-	20	b
Two females	Rich	Rich	20	c
	Poor	Rich	17	d
	Rich	Poor	16	e

Treatments (a) and (b) were used to explore the effect of the previous habitat quality on single females' host exploitation behaviours, (a) and (c) the presence of a competitor on host exploitation behaviours and female agonistic interactions, (d) and (e) the previous habitat quality, female egg load and ownership status on contest outcome and female aggressiveness.

Statistical analysis

Data analyses were performed with generalized linear modelling using GenStat statistical package (Version 10, VSN International, Hemel Hempstead, U.K.). Log-linear analyses were used to investigate the effect of previous habitat quality on female egg load and the number of eggs laid. Logistic regression analyses were used to explore the influence of ownership status, contestants' egg load and previous habitat quality on contest outcome (Hardy & Field 1998). We compared the rate of self-superparasitism between treatments using a one-sided binomial

test assuming that poor habitat females should self-superparasitize more frequently than rich habitat females. The effects of previous habitat quality and the presence of a competitor on the experiment duration and the time at which the first egg was laid were investigated using survival analysis. We used a Weibull distribution after examination that this provided a significantly better fit to the data than an exponential distribution assuming a constant hazard (Crawley 1993). Finally, as data on attack rates were non-normally distributed (Shapiro-Wilk test: $W=0.83$, $P<0.001$), we used nonparametric tests to analyse them. Wilcoxon tests were used to compare the attack rate of females differing in previous habitat quality, ownership status and egg load, applying a Bonferroni correction as multiple statistical tests were performed on the same data set. A Spearman rank correlation was used to assess the correlation between the focal female's attack rate and the difference in females egg load, her own egg load or the egg load of her opponent.

Results

Presence of a conspecific female

The presence of a competitor greatly disrupted females' host exploitation behaviours. Upon detection of a conspecific (females raised their antennae in the direction of their opponent), females frequently interrupted their behavioural oviposition sequence. They could either simply kick their opponent with their legs without taking their ovipositor out of the seed (defensive behaviour) or this could escalate to a full attack. In which case, one female generally chased her opponent out of the seed and hit her with her antennae or head. This chasing and hitting generally led to the loser leaving the central chamber of the arena. We therefore considered only these behaviours (collectively termed 'attack') in the rest of the study, regrouped under the term attack. Despite the oviposition sequence being frequently stopped by these interactions, the presence of a competitor did not significantly increase its duration (in presence of a competitor: $1447.73\pm146.46s$, in absence of competitor: 1321.55 ± 154.47 ; Survival analysis: $\chi^2_1 = 0.20$, $P>0.05$) or the duration of the entire experiment (in presence of a competitor: $2589.96\pm228.43s$, in absence of competitor: $2558.90\pm268.27s$; $\chi^2_1 = 0.00$, $P>0.05$). Similarly, the mean number of eggs laid per host was not influenced by the presence of a competitor (in presence of a competitor: 1.85 ± 0.25 , in absence of competitor: 1.35 ± 0.13 ; Log-linear regression: $F_{1, 39} = 1.56$, $P = 0.21$).

Effect of the previous habitat quality on female egg load and host exploitation behaviours of single females

The quality of the habitat previously experienced by females did not affect their egg load (see Table 2). Females coming from a poor habitat tended to lay more eggs than those coming from a rich habitat but this difference was not significant (Table 2). The time required to lay the first egg was also not influenced by the quality of the previous habitat experienced by females (Table 2). In contrast, experiments lasted longer when females came from a poor habitat than when females came from a rich habitat (Table 2). This difference was likely to be due to the fact that, compared to rich-habitat females, poor-habitat females spent more time host-feeding ($\chi^2_1 = 16.90$, $P < 0.001$), examining the host (internal examination: $\chi^2_1 = 10.20$, $P < 0.01$) and had a higher tendency to superparasitize (one-sided binomial test=1.90, $P = 0.02$). Thus, the quality of the previous habitat experienced by females was evaluated by them, as they adapted their host exploitation strategies accordingly, without modifying their egg load.

Effect of female egg load and previous quality habitat on contest aggressiveness and outcome

We checked again that egg load was independent from habitat quality for the set of females used in contests ($F_{1, 46} = 0.63$, $P = 0.42$). We were therefore able to separately study the effect of egg load and the effect of the previous habitat quality on intensity and outcome of contests. In pairwise contests (i.e. one rich- vs. one poor-habitat female), there was a clear winner (i.e. only one female parasitize the host) in 73% of cases ($N = 33$) and this was not influenced by the type of female that was the initial owner (Logistic regression: $G_1 = 0.08$, $P = 0.77$). To further assess the effect of previous habitat quality, ownership status and female egg load on contest intensity and outcome, we only used the 24 clearly resolved contests.

Table 2: Effect of the previous habitat quality on female egg load and host exploitation behaviours of single females

Previous habitat quality	Female egg load ¹	Number of eggs laid ¹	Time to the first oviposition (s) ²	Experiment duration (s) ²	Host-feeding duration (s) ²	Internal examination duration (s) ²	Self-superparasitism rate
Poor	3.8±0.2	1.6±0.1	1610.0±202.2	3986.1±501.4	302.4±55.4 (N=11)	2926.3±381.9	60%
Rich	3.3±0.3	1.3±0.1	1321.6±154.4	2558.9±268.3	207.0±17.1 (N=12)	1623.6±209.5	30%
	F _{1,39} =2.30, P=0.12	F _{1,39} =0.42, P=0.51	χ ₁ ² =1.90, P>0.05	χ ₁ ² =9.00, P<0.01	χ ₁ ² =16.90, P<0.001	χ ₁ ² =10.20, P<0.01	Binomial test =1.90, P=0.02

Values presented are means ± SEM

Data were analysed using ¹a log-linear regression or ²a survival analysis.

Female aggressiveness

Although the difference was non-significant, poor habitat females tended to attack more than females from a rich habitat (Wilcoxon test: $T = 57.50$, $N = 24$, $P = 0.08$; Fig.1a). Similarly, owner females tended to attack more, although not significantly, than intruder females ($T = 42.00$, $N = 24$, $P = 0.03$, non-significant difference with $\alpha = 0.017$; Fig.1b). To investigate the effect of female egg load on their attack rate, we considered the observations where females showed different egg loads ($N = 23$) and compared the attack rates of the female with the higher egg load to that of the female with the lower egg load. We observed that more gravid females attacked more often than their opponents ($T = 23.5$, $N = 23$, $P = 0.006$; Fig.1c).

To investigate the effect of the difference in female egg load on their attack rate, we randomly picked one out of the two contesting females in each replicate using the ALEA function of Microsoft Excel (Pack Office 2007) and defined her as the focal female. We then observed that a focal female attacked more when she had a higher egg load than her opponent (Spearman rank correlation: $r_s = 0.64$, $N = 24$, $P = 0.001$ with $\alpha = 0.017$; Fig. 2a). Her attack rate actually increased with her own egg load ($r_s = 0.68$, $N = 24$, $P < 0.001$; Fig. 2c) but was not influenced by the egg load of her opponent ($r_s = -0.34$, $N = 24$, $P = 0.05$ with $\alpha = 0.017$; Fig. 2b).

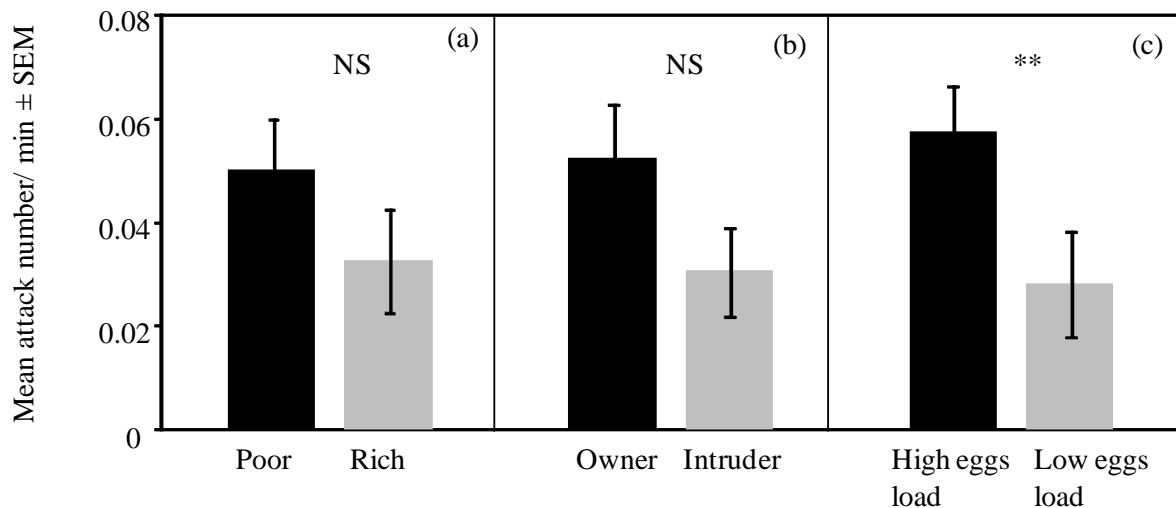


Figure 1: Effect of (a) previous habitat quality, (b) ownership status and (c) female egg load on female aggressiveness in terms of attack rate. NS: not significant; ** $P < 0.001$.

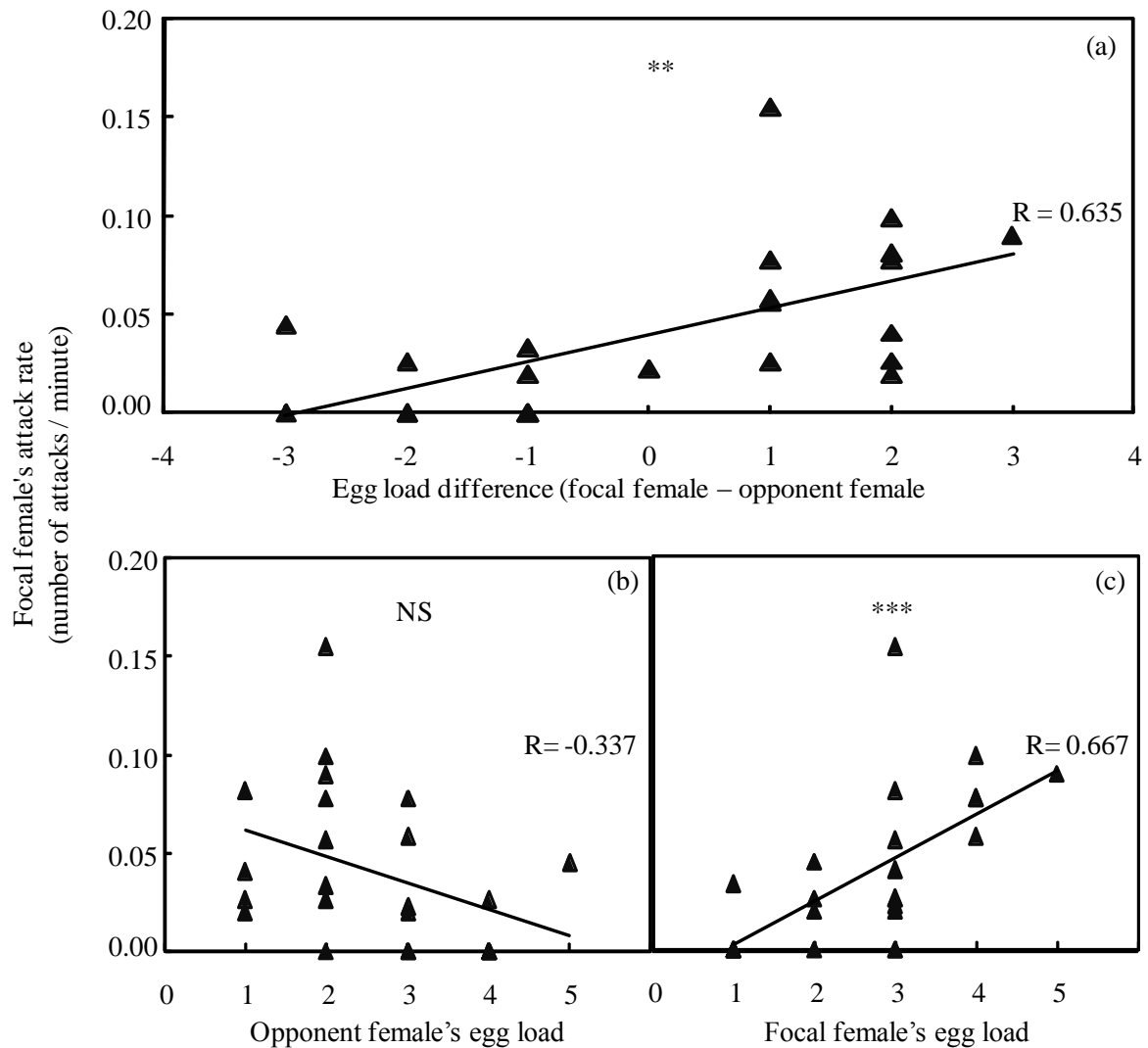


Figure 2: Effect of (a) the difference in female egg load, (b) the opponent's egg load and (c) the focal female's egg load on focal female's aggressiveness in terms of attack rate. NS: not significant; $** P < 0.001$; $*** P < 0.001$.

Contest outcomes

To investigate the influence of female egg load, the quality of the previous habitat and ownership status on contest outcome, we first randomly assigned one of the two females of each replicate as the focal female (as above). We then defined contest outcomes as a binary response: 0 = the focal female lost and 1 = the focal female won. A multiple logistic regression showed that the probability of the focal female winning the contest was influenced by female egg load difference (with the female with more mature eggs more likely to win; $G_1 = 25.4$, $P < 0.001$; Fig.3). The quality of the previous habitat also affected contest outcomes, with female coming from a poor habitat more likely to win ($G_1 = 7.87$, $P = 0.005$; Fig.3). In

contrast, the probability of the focal female winning the contest was not influenced by ownership status ($G_1 = 0.00$, $P = 0.9$) or by any interaction between the above variables.

When further observing the effect of the difference in egg load on contest outcome (Fig. 3), a difference of a single egg seemed sufficient for the female with the higher egg load to be more likely to win. In order to formally assess this presumption, we ran an additional simple logistic regression restricted on the observations where (absolute) difference in female egg load was lower or equal to one ($N=11$). This analysis showed that focal females with one more egg were more likely to win ($G_1 = 7.49$, $P = 0.006$).

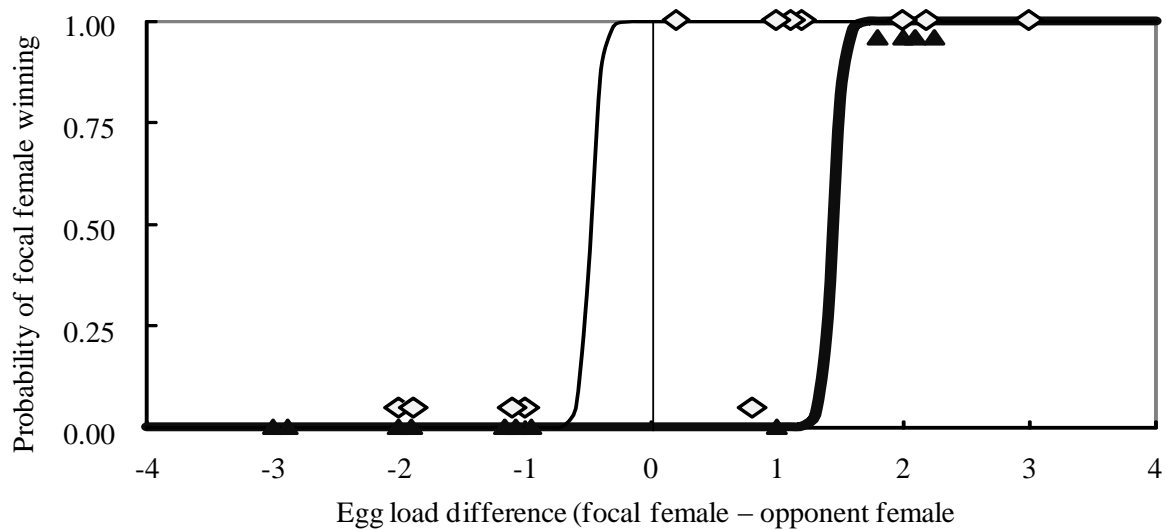


Figure 3: Effect of the previous habitat quality and the difference in female egg load on contest outcome. \triangle — : Poor habitat; \blacktriangle — : Rich habitat. The contest data are binary (1 = win, 0 = lose). Data points have been vertically displaced from their binary positions to show the numbers of observations. Negative differences indicate that focal female had fewer eggs than opponent, vice versa for positive differences.

Discussion

Habitat quality in terms of resource availability (Enquist & Leimar 1987), the number of eggs ready to lay (e.g. female egg load in parasitoids, Stokkebo & Hardy 2000) and ownership status (Hack et al. 1997) are classically mentioned as factors influencing animals' subjective resource value and thereby contest outcome. In this study, we investigated these effects on aggressiveness and contest resolution in a parasitoid species *E. vuilleti* where it is possible to clearly separate the influence of habitat quality (in terms of host availability) from that of

female egg load. Here, in accordance with contest theory predictions, we found that gravid females and those having been deprived of hosts (i.e. coming from a poor habitat) were advantaged during contests. Moreover, female egg load seemed to be the most important factor that determines contest outcome in this species.

Presence of a conspecific female

Here, we reported for the first time that *E. vuilleti* females can display agonistic behaviours towards conspecific competitors. After the detection of an opponent, female-female interactions may escalate to one female chasing the other and attacking her with her antennae or head. No fatalities were reported, as classically observed in intraspecific female-female parasitoid contests (Batchelor et al. 2005; Goubault et al. 2007a).

Ownership status

Ownership status is one of the main factors influencing animal contest resolution (Kokko et al. 2006; but see Bentley et al. 2009 about inconsistencies on ownership status effect). We therefore explored its potential effect in *E. vuilleti* and observed that, in accordance with the predictions of Contest Theory, owner females tended to be more aggressive and more likely to win contests than intruders (owners won 67% of contests, $N = 24$). Nevertheless, these results were not significant. This might be due to the small sample size of clearly resolved conflicts ($N = 24$) or, our definition of ownership status may be invalid. Females were defined as owners when they had exploited the host for 30 seconds. This period may have been too short for the ownership status to be clearly established. Further experiments are currently being carried out to explore whether increasing the time of host exploitation for owners modify the influence of ownership status asymmetry on contest resolution in *E. vuilleti* (R. Mohamad, unpublished data).

Previous habitat quality

We first verified that the quality of the previous habitat experienced by *E. vuilleti* females (either poor or rich in hosts) did not affect their egg load. This allowed us to ascertain that these two potential effects on contest resolution are independent. Not surprisingly, similar results were obtained in *P. vindemniae* (Goubault et al. 2007a): both species are synovigenic meaning that females produce new eggs throughout their adult life (regular oogenesis) in order to maintain a relatively stable stock of mature eggs in their ovaries whatever the environmental conditions. Although synovigenic wasps can resorb mature eggs when

deprived of hosts (and invest the obtained energy into maintenance and longevity; Heimpel et al. 1997), this was not observed in our experiments because 5 days of host absence are necessary in *E. vuilleti* for egg number and viability to start decreasing (Bodin et al. 2009).

Nevertheless, our difference in previous habitat quality was perceived by *E. vuilleti* females as they showed different host exploitation behaviours in relation to their previous experience of host availability: females from a poor habitat spent more time exploiting and feeding on hosts than did rich habitat females. In *E. vuilleti*, female teneral sterol contents are only sufficient to produce 30% of the total number of eggs laid throughout their lifetime (Mondy et al. 2006). Females therefore need to feed (especially on hosts) in order to sustain egg production in addition to survival (Giron et al. 2002). As a consequence, (subjective) host value should be all the more important for females that have been deprived of hosts (i.e. coming from a poor habitat) since they required hosts not only to oviposit but also to feed. This could then explain why poor habitat females self-superparasitized more often than rich females when exploiting a host alone. Placing a higher value on the available host, they may lay two eggs on one host in order to increase their probability of obtaining an offspring in case of subsequent conspecific superparasitism.

Due to this expected difference in subjective host value between poor and rich habitat females and according to contest theory predictions, poor habitat females (with a higher subjective host value) should be more motivated to fight and should thus be more likely to win (Maynard-Smith & Parker 1976; Hammerstein 1981; Leimar & Enquist 1984; Arnott & Elwood 2008). This is what we observed in the present study: poor habitat females tended to be more aggressive and were, as expected, more likely to win contests than rich habitat females. Similar results have been observed in male house crickets when they have been deprived of mating opportunities: solitary males appeared more likely to initiate aggression and win fight for the access to females than recently paired males (Brown et al 2006, 2007). Our results also concord with classical results obtained in species where individuals fight for food sources (Arnott & Elwood 2008). For instance, starved crabs tend to win contests for food more often than fully-fed crabs (Dissanayake et al. 2009). However, our observations contrast with those obtained in *P. vindemmiae*, a parasitoid species in which females compete for hosts as a reproductive site and a food source (like in *E. vuilleti*). In *P. vindemmiae*, females coming from a rich habitat appeared to have an advantage during contests: they were more likely to oviposit first and therefore obtained better fitness gains (Goubault et al. 2007a). It was suggested that their greater abilities to get access to the hosts was related to their greater opportunities to host-feed before the contest. They would therefore have had a higher

energy level, i.e. a higher RHP, at the beginning of the contest, and RHP asymmetries would overcome RV asymmetries in this situation.

Egg load

We found that the main factor influencing contest resolution in our study was egg load asymmetry (76% of the deviance was explained by egg load asymmetry, compared to 24% explained by habitat quality asymmetry): the contestant female with the higher egg load usually was the more aggressive and the winner of the contest. These results concord with those obtained in a cichlid fish, *Tilapia zillii*, where males with the larger gonads fought harder and won territories more often (Neat et al 1998). These two results can be explained by the fact that individuals with a more developed reproductive tissue should place a greater value on a reproductive site. These individuals are more prepared to reproduce (mate or oviposit) and thus are more able to gain fitness by doing so. They should therefore be more likely to win the access to the resource. Nevertheless, the strength of such an effect can vary between species. For instance, in another parasitoid species, *Goniozus nephantidis*, female egg load also influences the intensity and outcome of the fight but this effect was only observed when other asymmetries were reduced (i.e. contests were settled between two owners matched for body size; Stokkebo & Hardy 2000). In contrast, in our species, egg load appeared to be the main factor affecting contest outcome, with a difference of a single egg between opponents being sufficient to generate this effect, whatever the importance of the other asymmetries between contestants. In our experiments, RHP and ownership asymmetries were also reduced (contestants were size-matched and ownership status may not yet be established, see above) but complementary experiments show that female egg load remains the main factor affecting contest outcomes when ownership asymmetry is increased (R. Mohamad, unpublished data) and when the asymmetry in previous habitat quality influences contest outcomes (see above). This supports the fact that reproductive state can greatly influence individual's fighting motivation, and therefore resource defence behaviours, and be a much stronger predictor of contest outcome than RHP asymmetry (Neat et al. 1998, and see Arnott & Elwood 2008 for a review).

Concerning the mechanisms involved, it appears that female aggressiveness increased with their own egg load but was not affected by that of their opponent. This suggests that *E. vuilleti* females probably lack the ability to assess their opponent's reproductive state and may simply adapt their strategies in relation to their own motivational state (self-assessment, see Arnott & Elwood 2009 for a review on the different types of assessment models). This

increased aggressiveness in females with a higher egg load might be correlated with their level of circulating hormones such as the ecdysteroids and the juvenile hormone (JH). In *E. vuilleti*, ecdysteroids indeed play a major role in the regulation of oogenesis (Bodin et al. 2009), and the role of the JH is also suspected. Such hormones, involved in egg production, are also likely to influence female agonistic behaviours. Juvenile hormone titres have especially been demonstrated as being higher in more aggressive or dominant individuals in numerous insects such as honey bees (Pearce et al. 2001) and cockroaches, *Nauphoeta cinerea* (Kou et al. 2008). Further experiments need to be carried out to explore this point.

Conclusion

The present study demonstrates the major role of factors affecting subjective resource value in female aggressiveness and contest outcomes in *E. vuilleti*. Female egg load has a particularly strong effect on both female agonistic behaviours and contest resolution. Previous habitat quality also affects contest settlement. Although most studies investigating contest resolution usually focus on factors affecting resource holding potential and ownership status, a growing literature highlights the importance of those affecting the subjective resource value (Arnott & Elwood, 2008). Our work especially points out the key role of individuals' physiological status and past experience and shows that these two aspects must not be neglected.

References

- Andersson, M. & Iwasa, Y.** 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 53-58.
- Archer, J. & Thanzami, V.** 2007. The relation between physical aggression, size and strength, among a sample of young Indian men. *Personality and Individual Differences*, 43, 627-633.
- Arnott, G. & Elwood, R. W.** 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*, 76, 529-542.
- Arnott, G. & Elwood, R. W.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77, 991-1004.

- Batchelor, T. P., Hardy, I. C. W., Barrera, J. F. & Pérez-Lachaud, G.** 2005. Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, 33, 194-202.
- Bentley, T., Hull, T. T., Hardy, I. C. W. & Goubault, M.** 2009. The elusive paradox: owner-intruder roles, strategies, and outcomes in parasitoid contests. *Behavioral Ecology*, 20, 296-304.
- Bodin, A., Jaloux, B., Delbecque, J.-P., Vannier, F., Monge, J.-P. & Mondy, N.** 2009. Reproduction in a variable environment: How does *Eupelmus vuilleti*, a parasitoid wasp, adjust oogenesis to host availability? *Journal of Insect Physiology*, 55, 643-648.
- Brown, W. D., Chimenti, A. J. & Siebert, J. R.** 2007. The payoff of fighting in house crickets: Motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology*, 113, 457-465.
- Brown, W. D., Smith, A. T., Moskalik, B. & Gabriel, J.** 2006. Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. *Animal Behaviour*, 72, 225-233.
- Chancellor, R. L. & Isbell, L. A.** 2008. Punishment and competition over food in captive rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*, 75, 1939-1947.
- Cortesero, A. M.** 1994. La recherche de l'hôte chez *Eupelmus vuilleti* (Crw). Analyse des relations tritrophiques entre la plante (*Vigna unguiculata* Walp), l'hôte (*Bruchidius atrolineatus* Pic) et le parasitoïde. Thèse d'Université - Sciences de la Vie, Université de Tours.
- Crawley, M. J.** 1993. *GLIM for Ecologists* Oxford: Blackwell Scientific.
- Dale, S. & Slagsvold, T.** 1995. Female contests for nest sites and mates in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ethology*, 99, 209-222.
- Dissanayake, A., Galloway, T. S. & Jones, M. B.** 2009. Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 375, 57-63.

- Elias, D. O., Kasumovic, M. M., Punzalan, D., Andrade, M. C. B. & Mason, A. C.** 2008. Assessment during aggressive contests between male jumping spiders. *Animal Behaviour*, 76, 901-910.
- Enquist, M. & Leimar, O.** 1987. Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127, 187-205.
- Field, S. A. & Calbert, G.** 1999. Don't count your eggs before they're parasitized: contest resolution and the trade-offs during patch defense in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 10, 122-127.
- Fletcher, J. P., Hughes, J. P. & Harvey, I. F.** 1994. Life expectancy and egg load affect oviposition decisions of a solitary parasitoid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 258, 163-167.
- Giron, D., Rivero, A., Mandon, N., Darrouzet, E. & Casas, J.** 2002. The physiology of host feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Functional Ecology*, 16, 750-757.
- Goubault, M., Cortesero, A. M., Poinso, D., Wajnberg, E. & Boivin, G.** 2007a. Does host value influence female aggressiveness, contest outcome and fitness gain in parasitoids? *Ethology*, 10, 10.
- Goubault, M., Scott, D. & Hardy, I. C. W.** 2007b. The importance of offspring value: maternal defence in parasitoid contests. *Animal Behaviour*, 74, 437-446.
- Goubault, M., Batchelor, T. P., Linforth, R. S. T., Taylor, A. J. & Hardy, I. C. W.** 2006. Volatile emission by contest losers revealed by real-time chemical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2853-2859.
- Hack, M. A., Thompson, D. J. & Fernandes, D. M.** 1997. Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: Effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome duration. *Ethology*, 103, 488-498.
- Hammerstein, P.** 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour*, 29, 193-205.

- Hardy, I. C. W. & Field, S. A.** 1998. Logistic analysis of animal contests. *Animal Behaviour*, 56, 787-792.
- Heimpel, G. E. & Rosenheim, J. A.** 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 11, 160-168.
- Heimpel, G. E., Rosenheim, J. A. & Kattari, D.** 1997. Adult feeding and lifetime reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83, 305-315.
- Hughes, J., Harvey, I. & Hubbard, S.** 1994. Host-searching behavior of *Venturia canescens* (Grav.) (Hymenoptera: Ichneumonidae): Superparasitism. *Journal of Insect Behavior*, 7, 455-464.
- Humphries, E. L., Hebblethwaite, A. J., Batchelor, T. P. & Hardy, I. C. W.** 2006. The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour*, 72, 891-898.
- Hurd, P. L.** 2006. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *Journal of Theoretical Biology*, 241, 639-648.
- Jaloux, B.** 2004. La discrimination interspécifique par *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) des hôtes parasités par *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Thèse d'Université - Sciences de la Vie, Université de Tours.
- Jaloux, B., Sanon, A., Huignard, J. & Monge, J. P.** 2004. Interspecific relationships between the solitary ectoparasitoid, *Eupelmus vuilleti* (Craw.) (Eupelmidae), and its sympatric species, *Dinarmus basalis* (Rond.) (Pteromalidae), in the presence of their host, *Callosobruchus maculatus* Pic (Coleoptera Bruchidae). *Journal of Insect Behavior*, 17, 793-808.
- Kokko, H., López-Sepulcre, A. & Morrell, L. J.** 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *The American Naturalist*, 167, 901-912.
- Kou, R., Chou, S.-Y., Huang, Z. Y. & Yang, R.-L.** 2008. Juvenile hormone levels are increased in winners of cockroach fights. *Hormones and Behavior*, 54, 521-527.

- Krebs, J. R.** 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 185-194.
- Leimar, O. & Enquist, M.** 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 111, 475-491.
- Leveque, L., Monge, J.-P., Rojas-Rousse, D., Alebeek, F. & Huignard, J.** 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae). *Oecologia*, 94, 272-277.
- Maynard Smith, J.** 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 209-221.
- Maynard Smith, J.** 1982. Do animals convey information about their intentions? *Journal of Theoretical Biology*, 97, 1-5.
- Maynard Smith, J. & Parker, G. A.** 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24, 159-175.
- Mondy, N., Corio-Costet, M.-F., Bodin, A., Mandon, N., Vannier, F. & Monge, J.-P.** 2006. Importance of sterols acquired through host feeding in synovigenic parasitoid oogenesis. *Journal of Insect Physiology*, 52, 897-904.
- Neat, F. C., Huntingford, F. A. & Beveridge, M. M. C.** 1998. Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, 55, 883-891.
- Parker, G. A.** 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 223-243.
- Parker, G. A. & Rubenstein, D. I.** 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*, 29, 221-240.
- Pearce, A. N., Huang, Z. Y. & Breed, M. D.** 2001. Juvenile hormone and aggression in honey bees. *Journal of Insect Physiology*, 47, 1243-1247.

- Pérez-Lachaud, G., Hardy, I. C. W. & Lachaud, J.-P.** 2002. Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, 25, 231-238.
- Petersen, G. & Hardy, I. C. W.** 1996. The importance of being larger: parasitoid intruder-owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour*, 51, 1363-1373.
- Riechert, S. E.** 1998. Game theory and animal contests. In: *Game Theory and Animal Behaviour* (Ed. by Dugatkin, L. A. & Reeve, H. R.), pp. 64-93. Oxford: Oxford University press.
- Stokkebo, S. & Hardy, I. C. W.** 2000. The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 59, 1111-1118.
- Terrasse, C. & Rojas-Rousse, D.** 1986. Distribution de la ponte et évitement du superparasitisme chez l'hyménoptère solitaire *Eupelmus vuilleti*, parasite des stades larvaires de son hôte, *Callosobruchus maculatus* (Coléoptère Bruchidae). *Journal of Applied Entomology*, 101, 243-256.
- Tobias, J.** 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: The role of settlement costs. *Animal Behaviour*, 54, 9-21.
- Whitehouse, M. E. A.** 1997. Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour*, 53, 913-923.

ARTICLE 2

**Wait or fight? Ownership asymmetry affects contest behaviors in
a parasitoid wasp.**

Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène

Behavioral Ecology (2012), *in press*

Se battre ou attendre ? Effet de l'asymétrie au niveau du statut de propriétaire sur les stratégies comportementales d'une guêpe parasitoïde

Les conflits pour l'accès aux ressources existent partout dans le règne animal. Ils permettent aux individus d'exclure des compétiteurs afin d'exploiter seul la ressource convoitée : il peut s'agir d'un partenaire sexuel, d'un territoire, d'une position hiérarchique, et encore de nourriture. L'un des principaux facteurs affectant la résolution des conflits est l'asymétrie au niveau du statut de propriétaire. Les conflits sont en général remportés par l'individu résident, ou propriétaire (i.e. celui qui a déjà accès à la ressource), alors que le nouvel arrivant, l'intrus, est exclu. Cette résolution en faveur des propriétaires peut correspondre à une convention arbitraire, mais peut aussi être due à une plus forte capacité à se battre de ces individus. Ils peuvent notamment être mieux placés pour défendre la ressource. Une troisième explication possible serait que les propriétaires placent une plus grande valeur dans la ressource en raison, notamment, d'une meilleure connaissance de sa qualité. Quoiqu'il en soit, lorsque l'asymétrie entre l'individu propriétaire et l'intrus augmente (i.e. la période de résidence du propriétaire s'allonge), les rencontres devraient être moins violentes, plus courtes, et encore plus fréquemment remportées par l'individu résident.

Ici, notre objectif est d'étudier les stratégies comportementales adoptées par les femelles parasitoïdes en situation de conflit pour l'accès à un hôte. Plus précisément, nous visons à déterminer les stratégies des femelles intruses lorsqu'elles rencontrent un hôte déjà exploité par une femelle résidente depuis des périodes de temps différentes.

Le modèle biologique que nous avons utilisé est l'ectoparasitoïde solitaire *Eupelmus vuilleti*, dont les femelles se développent aux dépens des larves et des nymphes du coléoptère *Callosobruchus maculatus*. Nous avons manipulé l'intervalle de temps entre l'arrivée des deux femelles sur l'hôte et ainsi créé une asymétrie plus ou moins prononcée du statut de propriétaire.

Nos résultats montrent que la femelle intruse peut adopter deux stratégies différentes selon le stade de l'exploitation atteint par la femelle propriétaire. Lorsque l'intervalle de temps entre l'introduction des deux femelles est court (la femelle propriétaire a commencé l'exploration antennaire de l'hôte depuis seulement 30 secondes), les deux femelles se battent pour accéder

à l'hôte et les conflits ne sont pas résolus en fonction de l'asymétrie du statut de propriétaire, mais sur la base de la valeur que les femelles placent sur l'hôte. Dans ce cas, c'est la femelle plaçant une grande valeur dans l'hôte, en général celle qui a le plus d'œufs en rétention, qui remporte l'accès à l'hôte. Au contraire, lorsque l'intervalle de temps est plus important (la femelle résidente est plus avancée dans sa séquence de ponte), c'est en général la résidente qui pond en premier sur l'hôte. Toutefois, il est fréquent que la femelle intruse attende le départ de la résidente pour accéder à l'hôte et le superparasiter. Cette stratégie d'attente, qui peut paraître surprenante, semble en fait particulièrement adaptative chez cette espèce dont les femelles préfèrent les hôtes parasités aux hôtes sains et sont capables d'ovicide.

Abstract

Contests for indivisible resources are often settled on the basis of the asymmetry that exists between contestants in their ownership status: Owners (i.e., individuals already possessing a resource) usually retain the resource when facing intruder competitors. This owner advantage is predicted to be more pronounced as the asymmetry in ownership status accentuates: when the residency period increases, the probability of owners keeping their resource should increase and contestant aggressiveness should be reduced. In the present study, we tested this prediction in a parasitoid wasp, *Eupelmus vuilleti*, where females fight for hosts, larvae of *Callosobruchus maculatus*, on which to lay their eggs. To do so, we experimentally varied the arrival times of two conspecific females on a host, generating different asymmetries in ownership status between them. We further explored the strategies adopted by intruder females according to the stage reached by the owners in their host exploitation sequence. When the residency period was short, both females fought and contests were won by the female valuing more greatly the host, rather than by the owner per se. The loser left the host vicinity and the winner exploited the host alone. In contrast, when the residency period was long (the owners were ready to parasitize the host), the intruders did not leave but instead waited for the departure of the resident female in order to superparasitize the host. This “waiting strategy” seems particularly adaptive in this species, in which females tend to prefer already parasitized hosts to healthy hosts.

Key words: contest resolution, *Eupelmus vuilleti*, female egg load, ownership status, resource value.

Introduction

Dyadic contests for indivisible resources are widespread throughout the animal kingdom (Riechert 1998). Outcomes of such contests are usually influenced by the asymmetry that exists between contestants, such as the differences in their ability to acquire and retain resources. This ability, called resource Holding Potential or RHP, often relates to their body size (Maynard Smith 1974, Parker 1974, Parker and Rubenstein 1981, Hack et al. 1997). The larger individual (i.e. the contestant with the higher RHP) usually wins the contest (Parker 1974, Maynard Smith 1982, Elias et al. 2008, Arnott and Elwood 2009). Contest outcomes can also be influenced by the differences between contestants in the value that they place on the resource, called resource value or RV (Maynard Smith and Parker 1976, Maynard Smith 1982, Hurd 2006, Arnott and Elwood 2008), with the individual with the higher RV generally winning the resource (Parker 1974, Maynard Smith 1982). RV may actually relate directly to the quality of the resource, such as, for instance, the size of a food item (i.e. real RV, Humphries et al. 2006, Chancellor and Isbell 2008). Alternatively, it can depend on the individual's perception of its value, which varies with its physiological status or its experience of the resource availability (i.e., subjective RV; Enquist and Leimar 1987). For instance, individuals deprived of a particular resource (e.g., a mate or a reproductive site) are predicted to value more highly the resource than if they had recently accessed it. They should therefore be more motivated to fight and have a higher probability of winning contests (Brown et al. 2007, Mohamad et al. 2010).

Additionally, a third type of asymmetry can strongly drive contest resolution: the ownership status asymmetry (Maynard Smith and Parker 1976, Leimar and Enquist 1984). It occurs when an animal already possessing a resource, called the owner or resident, is challenged by another individual, called the intruder. Contests for resources such as territories, food or mates, are classically settled in favor of owners (see Enquist and Leimar 1987, Kokko et al. 2006). Such an ownership advantage can be interpreted in different ways. It can correspond to an arbitrary convention where the first-arrived individuals attack, whereas the second ones retreat, preventing both owners and intruders wasting time and energy in costly fights (Maynard Smith and Parker 1976, Maynard Smith 1982). Alternatively, it can be related to either a RHP asymmetry, with the owner being, for instance, better placed to defend the resource (Leimar and Enquist 1984) or a RV asymmetry, with the owner being more accurately informed about the value of the resource (Enquist and Leimar 1987, Hack et al. 1997, Humphries et al. 2006). Regardless of the mechanism involved, we expect that the

larger the asymmetry between owner and intruder is (i.e. the longer the residency period of the owner is), the more advantaged the owner should be, leading to less violent contests, even more often won by owners. (Maynard Smith 1974, Maynard Smith and Parker 1976, Arnott and Elwood 2009). Such a prediction has been supported by experimental data like those obtained in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Dale and Slagsvold 1995) or in the butterfly *Chrysozephyrus smaragdinus* (Takeuchi and Honda 2009). In this later example, residency period plays a key role in settling contests for reproductive territories: Males appearing early at sites were more likely to win contests and remain the owner than late-appearing males (Takeuchi and Honda 2009).

In parasitoids, females can fight for hosts on which to lay their eggs (Petersen and Hardy 1996, Field and Calbert 1999, Batchelor et al. 2005). As parasitized hosts remain in the environment, they may be subsequently attacked and usurped by competitors that can superparasitize (i.e. deposit a second clutch). The offspring of the second female will then compete and reduce the first-female offspring's chances to develop and survive to adulthood (Godfray 1994). The second female may also commit ovicide prior to laying her own eggs, thus completely destroying the first-female's offspring. In certain parasitoid species, females therefore actively protect their offspring against conspecific competitors (e.g. *Pachycrepoideus vindemmiae* (Goubault et al. 2007a), *Trissolcus basalis* (Field and Calbert 1998), and several bethylid wasps; *Goniozus nephantidis* (Petersen and Hardy 1996, Stokkebo and Hardy 2000), *Goniozus legneri* (Goubault et al. 2006), *Prorops nasuta*, *Cephalonomia hyalinipennis* and *Cephalonomia stephanoderis* (Batchelor et al. 2005). The owners usually appear advantaged and intruders only succeed in taking over when introduced shortly after the owners (Field and Calbert 1999, Goubault et al. 2006, Bentley et al. 2009).

Eupelmus vuilleti Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) females parasitize and feed upon larvae and pupae of *Callosobruchus maculatus* (Fabricius, Coleoptera: Bruchidae), a major pest of cowpea seeds (Terrasse and Rojas-Rousse 1986). They mature eggs throughout their adult life (i.e. synovigeny) and usually lay a single egg per oviposition, as only 1 offspring reaches adulthood when several eggs are laid on a same host: supernumerary individuals are killed during larval fights (i.e. solitary parasitoid). In exploitative competition, *E. vuilleti* females tend to accept already parasitized hosts, even sometimes preferring them to healthy hosts (Cortesero 1994, Jaloux 2004). They also frequently commit ovicide before ovipositing on such hosts: they destroy the egg already present by piercing it with their ovipositor

(Leveque et al. 1993). When several females are simultaneously present on a patch, they tend to protect the host that they exploit by displaying agonistic behaviors towards conspecific competitors (Mohamad et al. 2010). During these contests, female aggressiveness and outcomes have been shown to be mainly driven by contestant's asymmetries in (subjective) RV: females having more ready-to-lay eggs and those having been deprived of hosts (i.e. coming from an habitat poor in hosts) were more aggressive and more likely to win (Mohamad et al. 2010). Surprisingly, no clear effect of ownership asymmetry on intraspecific contest resolution has yet been observed in this species, at least for short residency period (Mohamad et al. 2010). Nevertheless, in this previous study, "owner" females arrived only 30s before "intruders". One can therefore argue that the ownership asymmetry was non-existent.

Here, we investigate the effect of residency period on contest intensity and resolution in *E. vuilleti* by experimentally varying the arrival times of 2 conspecific females on a host. Our aim was to determine the strategy used by an intruder female when arriving near a host that has been exploited for different periods of time by an owner female. We predicted that when the difference in arrival time was short, escalation would be common (Parker 1974, Krebs 1982, Leimar and Enquist 1984). In contrast, when this delay increased, contests should be settled more quickly and peacefully in favor of owners, with intruders quitting contests early (Leimar and Enquist 1984).

Methods

Insect rearing

Eupelmus vuilleti emerged from cowpea seeds, *Vigna unguiculata* (L.) Walp (Fabaceae), collected in crop fields in Togo. In sub-Saharan Africa, cowpea seeds are traditionally stored in granaries, where populations of both hosts and parasitoids can reach high densities, leading *E. vuilleti* females to experience an intense intraspecific competition (i.e. high encounter rate of parasitized hosts and conspecific females; Monge and Huignard 1991). Parasitoids were then reared in the laboratory (IRBI, University of Tours, France) on larvae and pupae of *C. maculatus* (Fabricius, Coleoptera: Bruchidae). Parasitoids and *C. maculatus* were bred in the laboratory after the methods of Jaloux et al. (2004). All experimental procedures were carried out in a climate room at 33°C, 13: 11h light: dark and a constant 70% relative humidity.

Experimental procedures

Females used in experiments emerged in isolation, preventing them from having any previous experience of competition. They were individually placed in petri dishes (diameter: 8.5cm, height: 2.7 cm) for the 4 days preceding the experiment; egg production becomes stable from the fourth day and females can then lay on average 8 eggs per day (R. Mohamad, unpublished data). They were provided with water, 1-2 males for insemination and oogenesis stimulation (Terrasse and Rojas-Rousse 1986), and 1 cowpea seed infested by a single healthy host (either a fourth instar larva or a prepupa of *C. maculatus*) for oviposition experience. Females were deprived of hosts for 2h before the experience. To facilitate female identification during contests, females were marked on the dorsal part of their thorax with a dot of bright yellow or bright red acrylic paint. Preliminary experiments showed that paint color did not affect female attack rate (Wilcoxon test, $T = 66.0$, $P = 0.40$) or contest outcome (red wasps won 11 out of 20 contests, Binomial test: $P = 0.82$).

During the observation, 2 females were introduced into an apparatus consisting of a plastic block made of 3 chambers linked by a slot, which simulates the pods in which cowpea seeds naturally grow. Following the design of the contest apparatus developed by Petersen and Hardy (1996), barriers could be inserted into the slot to isolate or interconnect the chambers, and also to separate the central chamber in 2 isolated compartments. Contesting females were of the same age (4 days old), marked with different colors and visually matched for size (preliminary data showed that egg load did not correlate with body weight; log-linear regression: $F_{1, 122} = 2.40$, $P = 0.12$).

To investigate the influence of the asymmetry in ownership status on contest outcome and female aggressiveness, we defined 3 time intervals between the introduction of the owner and that of the intruder. The owner was introduced into 1 compartment of the central chamber (i.e. on one side of the barrier) already containing a host. She was left alone until (1) she examined the exterior of the seed containing the host with her antennae for 30s (treatment called EE for external examination, $N = 19$). Preliminary observations showed that any rejection of healthy hosts usually occurred during the first 30s of antennal examination; after this delay, most females exploiting a host alone pursued host exploitation until oviposition. Owners could also be left alone until (2) she introduced her ovipositor inside the seed and contacted the host (IE for internal examination of the seed, $N = 19$) or (3) until her abdomen took a typical triangular shape, corresponding to the complete insertion of the ovipositor into the seed just prior egg deposition (RO for 'ready to oviposit'; $N = 21$). When the appropriate stage was reached, the

barriers were withdrawn so that another female, called the intruder, initially introduced into the other compartment of the central chamber, could instantly encounter the owner female. Both females could then freely move into the entire contest block. Observations stopped when neither of the females contacted the host nor displayed any agonistic interactions for at least 60s (pilot studies showed that females leaving the host for at least 60s did not return to it). During all tests, we recorded the number of eggs laid by each female and their host exploitation behaviors. We also noted their agonistic behaviors: chases, hits with the antennae or with the head, all regrouped under the term "attacks" (see Mohamad et al. 2010, for a more detailed description of these behaviors), using a custom computer program serving as a behavioral event recorder (developed by Robert Collins and Michael Tourtellot, University of Kansas). Immediately after experiments, wasps were dissected in order to count the number of mature eggs present in their abdomen (egg load). Cowpea seeds were opened to confirm behavioral observations of oviposition. This allowed us to calculate females' initial egg load. We checked a posteriori that ownership status and time delay between females' introduction had not influenced female initial egg load (log-linear regression, ownership status: $F_{1, 114} = 0.82$, $P = 0.36$; time delay: $F_{2, 114} = 2.40$, $P = 0.30$).

Statistical analyses

Data analyses were performed with generalized linear modeling using GenStat statistical package (Version 10, VSN International, Hemel Hempstead, U.K.). Log-linear analyses were used to investigate the effect of female weight on female egg load. Logistic regression analyses were used to explore the influence of ownership status and contestants' egg load on contest outcome (Hardy and Field 1998). Logistic regression was also used to explore the influence of ownership status on the probability of the intruder female self-superparasitizing hosts (assuming that 1 = self-superparasitism, 0 = absence of self-superparasitism). We determined the probability that the owner female was the first to oviposit in the various experimental treatments, and we compared these probabilities using a one-sided binomial test assuming that owner females should oviposit first in more than 50% of cases (ownership advantage). The effect of ownership status asymmetry and female type (owner vs. intruder) on the duration of the host internal exploration and complete oviposition of the first egg was investigated using survival analysis. We used a Weibull distribution after examination that this provided a significantly better fit to the data than an exponential distribution assuming a constant hazard (Crawley 1993). Finally, as data on attack rates were non-normally distributed (Shapiro-Wilk test: $P < 0.001$), we used nonparametric tests to analyze them.

Wilcoxon tests were used to compare the attack rate of females differing in ownership status and Kruskal-Wallis tests were used to compare the attack rate of intruder and owner females between treatments. A contingency table was used to compare the number of females that adopted the waiting strategy between treatments.

Results

Resolution of contests

Contest resolution (i.e., when only 1 female parasitized the host) was not affected by the absolute difference in egg load between females ($G_1 = 0.40$, $P = 0.52$). It was only affected by the stage reached by the owner female at the time the intruder arrived ($G_1 = 6.29$, $P = 0.043$, Figure 1): as the residency period of the owner increased, intruders were more likely to oviposit on the host after the owner had left it. In such cases, intruder females did not retreat despite owners' harassment, but waited adjacent to, or sometimes, on the host and exploited (i.e., superparasitized conspecifically) it once the owners had terminated host exploitation.

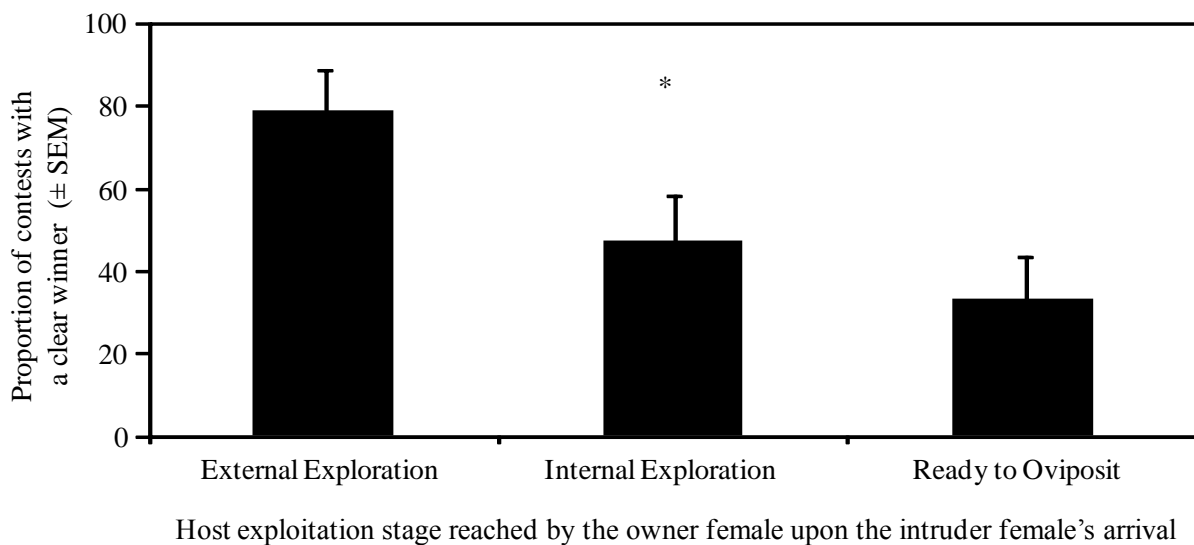


Figure 1: Effect of the time interval between females' arrival on contest resolution (proportion of contests with a clear winner). *: $P < 0.05$.

Female aggressiveness during contests

The stage reached by the owner females when the intruders arrived did not affect their aggressiveness (Kruskal-Wallis test: $H = 1.03$, $P = 0.59$, Figure 2). In contrast, intruder

females were more aggressive when the time interval was short than when it was long (Kruskal-Wallis test: $H = 6.04$, $P = 0.043$, Figure 2). When comparing the aggressiveness of both types of females in each treatment, we found that owner females were more aggressive than intruders in the second and the third treatments (i.e. middle- and long-time intervals, Wilcoxon tests, IE: $W = 33.00$, $n = 19$, $P = 0.02$; RO: $W = 4.00$, $n=21$, $P < 0.001$, Figure 2) but not during the first treatment (i.e., short time interval, treatment EE: $W = 46.00$, $n=19$, $P = 0.22$, Figure 2).

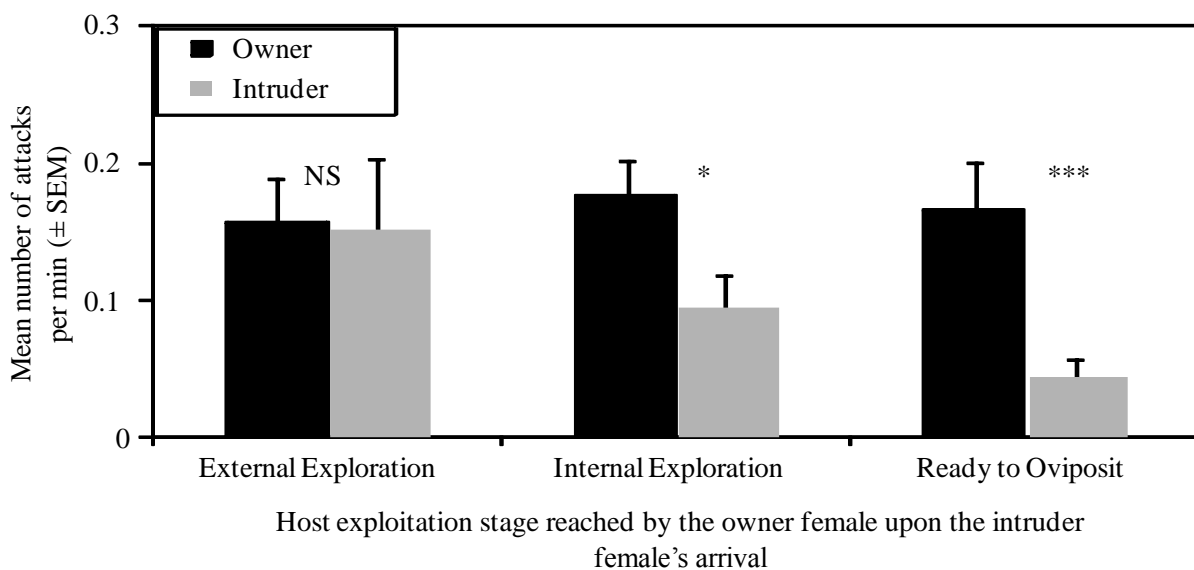


Figure 2: Effect of the time interval between females' arrival on female aggressiveness in terms of attack rate of both types of females. NS: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, ***: $P < 0.001$.

Factors affecting contest outcome

We then investigated the effect of ownership asymmetry on which female laid first. Owner females were more likely to oviposit first when the delay between females' introduction was long (i.e. RO: Binomial test = 4.36, $P < 0.001$, Figure 3). In contrast, when this delay was shorter (treatments EE and IE), owner females did not show a significantly higher probability of laying first (EE: Binomial test = 0.64, $P = 0.32$; IE: Binomial test = 1.83, $P = 0.06$, Figure 3). We further explored the effect of egg load difference on the probability of the owner female ovipositing first. Owner females were more likely to oviposit first when they had more mature eggs than their opponents ($G_1 = 11.88$, $P < 0.001$, Figure 4). Yet, this effect depended on the duration of the residency period ($G_2 = 22.18$, $P < 0.001$, Figure 4) and was only observed when the residency period was short (treatments EE and IE: $G_1 = 21.96$, $P < 0.001$,

Figure 4). When it was long, owners laid first irrespective of the egg load asymmetry with the intruder female.

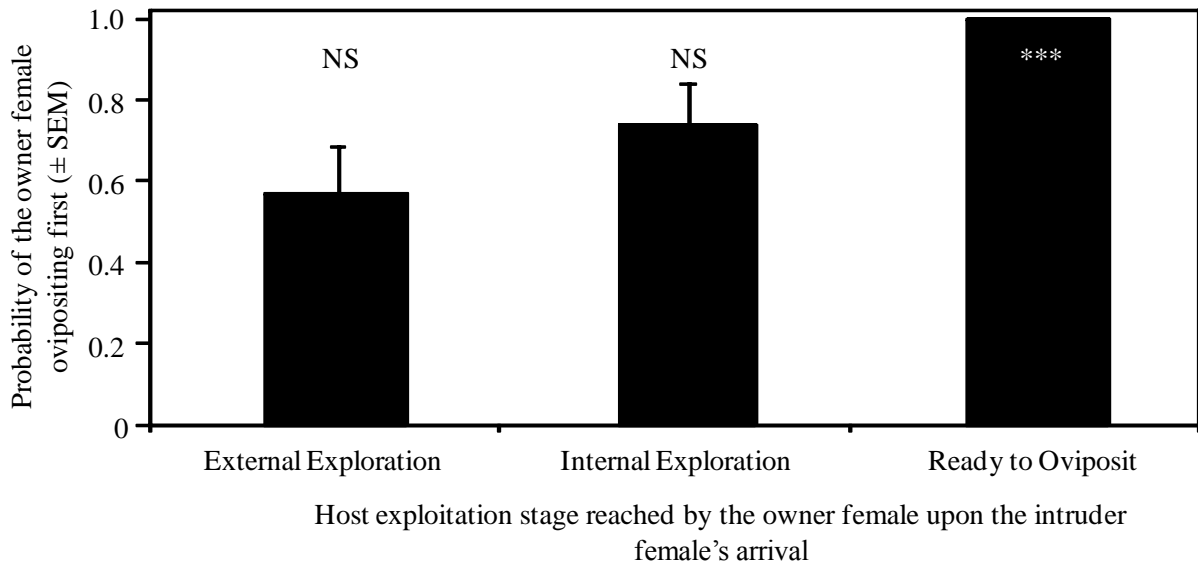


Figure 3: Effect of the time interval between females' arrival on the probability of the owner female ovipositing first. NS: $P > 0.05$, ***: $P < 0.001$.

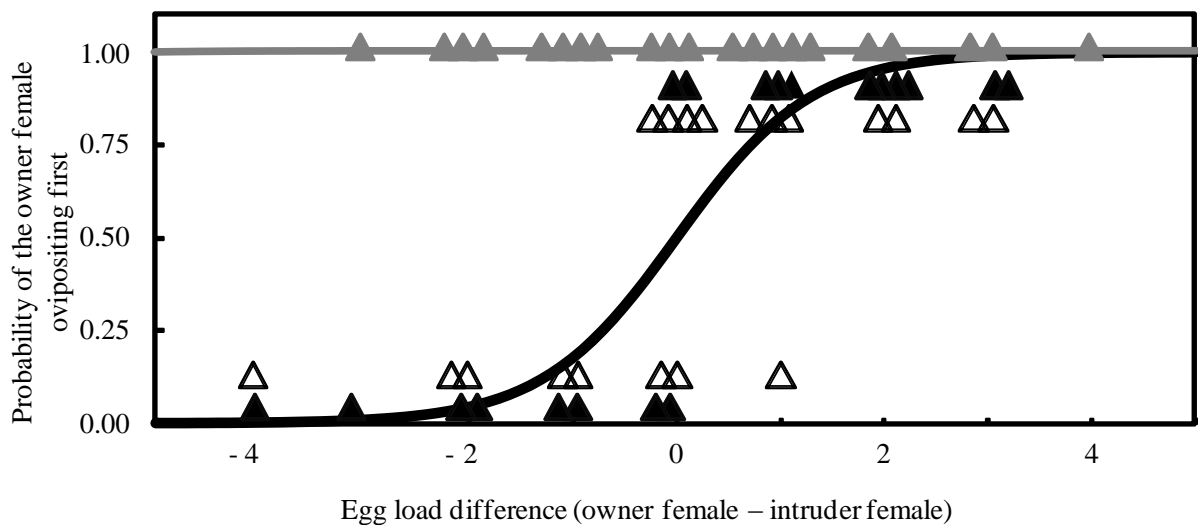


Figure 4: Effect of the difference in female egg load on contest outcome according to the host exploitation stage reached by the owner female upon the intruder female's arrival: — Regression external exploration + internal exploration, — Regression ready to oviposit, \triangle external exploration, \blacktriangle internal exploration and \blacktriangle ready to oviposit. Results for treatments where intruder females introduce when owner female started her external exploration for 30m or her internal exploration did not differ significantly and are represented

by a single regression line. The contest data are binary (1 = win, 0 = lose). Data points have been vertically displaced from their binary positions to show the numbers of observations. Negative differences indicate that the owner female had fewer eggs than the intruder and vice versa for positive differences. ***: $P < 0.001$.

Oviposition behaviors

We further explored the number of eggs laid by owners and intruders in cases where both females laid on the same host. A multiple log-linear regression showed that females' ownership status affected their oviposition decisions: intruders laid more eggs per host than owners (log-linear regression: $F_{1,52} = 7.39$, $P < 0.001$, Figure 5). However, this effect depended on the duration of the residency period ($F_{2,52} = 3.18$, $P = 0.001$, Figure 5), and was only observed when the residency period was long (treatments RO, $F_{1,54} = 3.18$, $P < 0.001$, Figure 5). When the delay was short (treatments EE and IE), the number of eggs laid by both females was not significantly different ($F_{1,54} = 0$, $P > 0.99$).

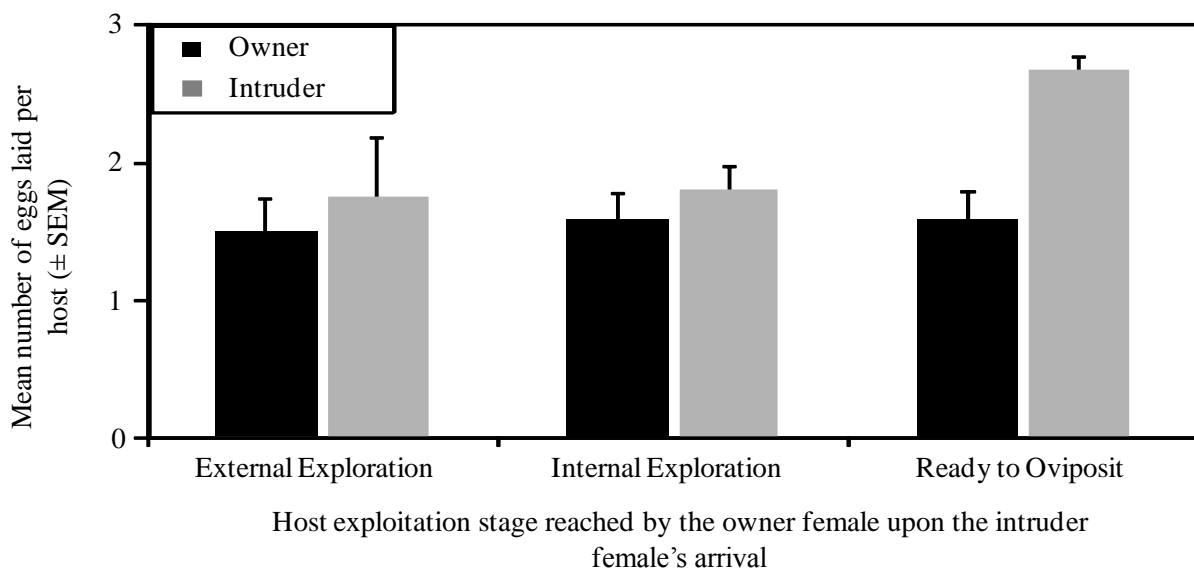


Figure 5: Effect of the time interval between females' arrival on the number of eggs laid by both types of females.

Moreover, when the time interval was long (i.e., RO), we observed that the time required to lay the first egg was shorter for the intruder females than for the owners (owner females: mean \pm SEM = 1731.42 ± 62 s; intruder females: 823.28 ± 68.9 s; survival analysis: $X^2_{1} = 18.6$, $P < 0.001$). It appeared to be due to intruder females spending less time exploring hosts

internally (owner females: mean \pm SEM = 1158.3 \pm 70.9 s; intruder females: 695.5 \pm 53.5 s; survival analysis: $X^2_1 = 17.3$, $P < 0.001$).

Discussion

In this study, we observed that the ownership status asymmetry affected oviposition behaviors and aggressiveness of *E. vuilleti* females. For short owner's residency period (treatment EE), mutual attacks were common. Both intruder and owner females engaged in repetitive sequences of agonistic behaviors, generally ending with 1 female chasing her opponent away and exploiting the host alone. Conspecific superparasitism was consequently rare. In contrast, for long residency periods of owners (treatment RO), intruder females often remained nearby the host during the end of the owner's host exploitation. They then passively waited for the resident female's departure from the host to exploit and superparasitize it. These results are particularly surprising because they appear to be in contradiction with theoretical predictions and previous observations. Resource owners classically win contests against intruders and this advantage is expected to be even more accentuated as the asymmetry between owners and intruders increases (Maynard Smith and Parker 1976, Leimar and Enquist 1984, Kokko et al. 2006). Indeed, when the residency period increases, conflicts are generally shorter and more likely settled in favor of residents (Dale and Slagsvold 1995, Johnsson and Forser 2002, Arnott and Elwood 2008, Takeuchi and Honda 2009). This can relate to arbitrary conventions (Maynard Smith and Parker 1976, Maynard Smith 1982) or RHP asymmetry (Leimar and Enquist 1984) but also very often to RV asymmetry (Enquist and Leimar 1987, Hack et al. 1997). As residents defend their territory, they can gain accurate information about its value and therefore be more motivated to protect it (Enquist and Leimar 1987, Hack et al. 1997). They should therefore quickly and intensely escalate, whereas the intruders for which the RV should remain stable or be reduced, should rapidly abandon the resource without retaliating. In parasitoid wasps, this RV asymmetry between owners and intruders should be even more marked: as the owner gets farther in her oviposition sequence, she should value the host more, as she gets closer to the point when she parasitizes it. In contrast, intruders should value it less as the host is likely to be parasitized and is therefore of less interest for the development of their offspring. After these predictions, contests for hosts or patches of hosts have been observed to be more likely won by owners in *P. vindemniae* (Goubault et al 2007a) and *T. basalis* (Field and Calbert 1999) respectively, when resident females have exploited the resource for a longer period of time. These contests also appeared to be less violent than when the residency period was short. As our results differ from these predictions and observations,

we discuss below these discrepancies by investigating the other factors susceptible to affect contest resolution in *E. vuilleti*, as well as the pay-off of the different strategies adopted by intruder females.

Is ownership status respected in *E. vuilleti*?

When exploring which of the resident or the intruder females oviposited first on the host (i.e. won the contest), we observed that the ownership advantage was only significant when the delay between females' introduction was long (i.e. treatment RO). For shorter delays (treatments EE and IE), contest resolution was influenced by egg load asymmetry between females rather than ownership status. The resident females therefore needed to be very advanced in their host behavioral oviposition sequence in order to be advantaged. When they were exploring the host externally, or even internally, ownership status asymmetry was not respected. Obviously, one could argue that in treatment EE in which females were experimentally defined as owners after an antennal examination of the host of only 30s, the period may have been too short for the ownership status to be clearly established. A similar situation was observed in the pied flycatcher *F. hypoleuca* where females defend territories and fight for accessing mates: both females could be seen as residents when time interval between their arrivals was short (Dale and Slagsvold 1995). In this situation, contests were not settled on the basis of females' arrival order but on the contestants' asymmetry in RV (Dale and Slagsvold 1995). Here, we observed an effect of female egg load asymmetry in contest resolution. Such a strong effect of female egg load on contest settlement had already been shown in *E. vuilleti*: females with the more developed reproductive tissues (more mature eggs present in their ovaries) would be more motivated to access a reproductive site and lay their eggs (Mohamad et al. 2010). They would therefore place a higher value on the host, and this would explain their observed more pronounced aggressiveness and their higher probability to oviposit first. The present study therefore adds to previous results demonstrating the importance of egg load asymmetry in driving contest resolution (Hughes et al. 1994, Stokkebo and Hardy 2000), especially in this species (Mohamad et al. 2010).

Is ownership status asymmetry perceived?

By investigating the aggressiveness of both females for each residency period, we found that, while owner's aggressiveness remained constant, that of intruders decreased when the time interval between females' arrivals increased. This later observation is consistent with both theory (Leimar and Enquist 1984) and previous observations on other parasitoid species

(Field and Calbert 1999, Goubault et al. 2007a). This also seems to indicate that intruders perceived the stage reached by the residents in their oviposition sequence and adapted their agonistic behavior accordingly. As suggested in *P. vindemmiae* (Goubault et al. 2007a) females might use visual cues, like the characteristic position of females drilling the host surroundings (here a cowpea seed). They might also assess the owner's oviposition stage by detecting potential chemical cues emanating from the host under exploitation or directly from the residents, as observed in lizards (López and Martin 2011), knowing that females of some parasitoid wasps are able to emit volatiles during contests for hosts (Goubault et al. 2006, 2008). Additionally, *E. vuilleti* females are known to be able to perceive very subtle information based on chemical cues. For instance, they can discriminate hosts that were previously visited by the allospecific competitor, *Dinarmus basalis*, from unvisited hosts most likely by detecting the cuticular hydrocarbons deposited by *D. basalis* females on the host surface (Jaloux and Monge 2006). Here, further experiments are needed to identify the mechanisms involved, but in any case, *E. vuilleti* females seem to be able to perceive the ownership status asymmetry.

The intruders' strategies: fighting or waiting?

Depending on the stage reached by the owner in her oviposition sequence, intruders appeared to adopt a different strategy. When the residency period was short, both females fought until the departure of the loser. The winner (generally the female with the greater number of mature eggs in their ovaries, see above) therefore exploited the host (of high quality) alone. In that situation, the intruder's strategy was called the "fighting strategy". When the residency period was long and the owner ready to lay, intruders adopted a different strategy that we called the "waiting strategy". Although being regularly harassed by the resident which interrupted her oviposition sequence to defend her host, the intruders stayed motionless nearby the host and waited for the owner's departure, after she had finished exploiting the host. At this point, the intruder females walked to the host and superparasitized it (sometimes laying more than 1 egg). This waiting strategy is reminiscent of the "waiting game" observed in *T. basalis* (Field et al. 1998) but differs from it by the fact that this strategy was exclusively adopted by *E. vuilleti* intruders and did not lead to a war-of-attrition (Maynard Smith 1974) between owners and intruders.

Although the advantage of the fighting strategy when the host is still unparasitized, and therefore of good quality, is clear, the advantage to waiting for access to a low quality host is more complex to evaluate. When a female superparasitizes a host within a few hours after a

first oviposition, the different eggs are likely to hatch within a short period of time. As a result, the chances of the second-laying female's offspring winning the larval competition are likely to be a maximum of 50% as in other solitary ectoparasitoid species like *D. basalis* (Gauthier 1996) or *P. vindemmiae* (Goubault et al. 2003). As shown in the present study, intruder females tended to increase this probability by depositing more than 1 egg on the same host. Such an increase in the self-superparasitism rate is a commonly observed response displayed by solitary parasitoid wasps when exploiting an already parasitized host (van Alphen and Visser 1990, Visser et al. 1992). It is a strategy that permits the wasp to compensate, at least partially, for the reduction of offspring survival on already parasitized hosts. Moreover, *E. vuilleti* females are also able to commit ovicide (Leveque et al. 1993). Although ovicide rate has not been measured here, previous work showed that females of this species have a high propensity to kill the eggs laid by previous females (Jaloux 2004). This would be an efficient way to restore (partially) the host quality before exploiting it (Mayhew 1997). As a consequence of both self-superparasitism and ovicide, the probability of obtaining offspring from recently parasitized hosts may therefore not be negligible, making these types of hosts more valuable for intruders that would first appear. Additionally, exploiting an already parasitized host means that the seed containing the host has already been drilled by the first female in order to introduce her ovipositor and reach the host. This drilling phase, on top of possibly wearing out the ovipositor sheath and being energy demanding, is time-consuming (43% of the total time required to lay 1 egg, Jaloux 2004). For the intruder female, it may therefore be worth waiting for the resident to finish her host exploitation and then re-use the hole that she drilled through the seed to access the host (78 % of the intruder females re-use the hole drilled by the first female, N= 14). Re-using this hole would save her time (average duration of an oviposition on a healthy host: $1731.42 \pm 62s$ [N=21], on an already parasitized host when the female re-uses the hole drilled by the first female through the seed: 823.28 ± 68.9 [N= 14]) and also increase her probability of finding the previously laid egg and successfully commit ovicide (as in *P. vindemmiae*, Goubault et al. 2004). Consequently, this waiting strategy seems advantageous in this species where females tend to prefer parasitized to healthy hosts (Cortesero 1994, Jaloux 2004).

Why owners would not guard their brood?

In *E. vuilleti*, host protection appears to be effective only during host exploitation and owners do not guard their offspring for extended period of time, unlike females of certain parasitoid species (e.g., for up to 11 days in the bethylid *G. nephantidis*; Goubault et al. 2007b). The

absence of brood guarding in *E. vuilleti* may be due to the relative availability of their hosts: *C. maculatus* can be temporarily and locally abundant, especially when cowpea seeds are stored in granaries (Monge and Huignard 1991). The presence of healthy hosts would reduce the pay-off of protecting parasitized ones. Moreover, contrary to parasitoid species known to guard their offspring that are gregarious (e.g., different bethylid wasps, Pérez-Lachaud et al. 2002, Goubault et al. 2007b, Bentley et al. 2009), *E. vuilleti* is a solitary parasitoid. Solitariness is likely to reduce the pay-off of brood-guarding, as females would protect only 1 offspring at a time. Other solitary wasps that defend hosts during their exploitation also tend to abandon them soon after oviposition (e.g., *P. vindemmiae* and *D. basalis*; Goubault et al. 2007a and Mohamad, unpublished data, respectively). An intermediate strategy would be that of the "quasi-gregarious" *T. basalis*, where females lay a single egg per host but defend a group of them (Lepidoptera egg mass) for a few hours post-oviposition (Field et al. 1997). The short life-expectancy of *E. vuilleti* females (20 days, Terrasse and Rojas-Rousse 1986), combined with their capacity to produce numerous eggs per day, could also account for the absence of post-oviposition host protection in this species. These females should indeed adopt time- rather than egg-limited strategies, and invest time in host searching instead of host protection, like in *P. vindemmiae* (Goubault et al 2007a). The risk of losing offspring through ovicide or larval competition (due to superparasitism) may therefore not be strong enough to have selected for long brood guarding behaviors. The waiting strategy would therefore be only advantageous for late-arriving intruders that would benefit from reusing an already parasitized host, whereas owners would have greater benefits by leaving hosts after oviposition and search for new ones.

Conclusion

In *E. vuilleti*, intruder females face a choice between 2 strategies: fighting or waiting. The decision appears to depend on the stage reached by the resident females in their oviposition sequence. When the intruders arrived shortly after the owners, fighting was more advantageous in order to try and secure a high quality resource. In such a case, conflicts were mainly resolved on the basis of the asymmetry that exists between females in terms of the value they place in the host, due to the difference in their number of mature eggs, rather than on the ownership status asymmetry. In contrast, when the intruders arrived late, hosts were close to being parasitized by owners. We therefore expected the intruders to leave quickly, and without fighting, the vicinity of these hosts of lower quality. Instead, they adopted the waiting strategy: they remained motionless nearby the host and, despite being harassed by the

owner, waited for her to leave the host and subsequently superparasitized it. This strategy appears particularly advantageous in this species where females tend to prefer parasitized to healthy hosts (Cortesero 1994, Jaloux 2004).

References

- Arnott G, Elwood RW.** 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*. 76:529-542.
- Arnott G, Elwood RW.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*. 77:991-1004.
- Batchelor TP, Hardy ICW, Barrera JF, Pérez-Lachaud G.** 2005. Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 33:194-202.
- Bentley T, Hull TT, Hardy ICW, Goubault M.** 2009. The elusive paradox: owner-intruder roles, strategies, and outcomes in parasitoid contests. *Behavioral Ecology*. 20:296-304.
- Brown WD, Chimenti AJ, Siebert JR.** 2007. The payoff of fighting in house crickets: Motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology*. 113:457-465.
- Chancellor RL, Isbell LA.** 2008. Punishment and competition over food in captive rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*. 75:1939-1947.
- Cortesero AM.** 1994. La recherche de l'hôte chez *Eupelmus vuilleti* (Crawley). Analyse des relations tritrophiques entre la plante (*Vigna unguiculata* Walp), l'hôte (*Bruchidius atrolineatus* Pic) et le parasitoïde [Ph.D. dissertation]. Thèse de doctorat: Tours; 140pp.
- Crawley MJ. 1993. *GLIM for Ecologists* Oxford: Blackwell Scientific.
- Dale S, Slagsvold T.** 1995. Female contests for nest sites and mates in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ethology*. 99:209-222.

- Elias DO, Kasumovic MM, Punzalan D, Andrade MCB, Mason AC.** 2008. Assessment during aggressive contests between male jumping spiders. *Animal Behaviour*. 76:901-910.
- Enquist M, Leimar O.** 1987. Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*. 127:187-205.
- Field SA, Keller M, Calbert G.** 1997. The pay-off from superparasitism in the egg parasitoid *Trissolcus basalis*, in relation to patch defence. *Ecological Entomology*. 22:142-149.
- Field SA, Calbert G.** 1998. Patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis*: When to begin fighting? *Behaviour*. 135:629-642.
- Field SA, Calbert G, Keller MA.** 1998. Patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis* (Insecta: Scelionidae): The time structure of pairwise contests, and the 'waiting game'. *Ethology*. 104:821-840.
- Field SA, Calbert G.** 1999. Don't count your eggs before they're parasitized: contest resolution and the trade-offs during patch defense in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol.* 10:122-127.
- Gauthier N.** 1996. Etude d'un ectoparasitoïde solitaire *Dinarmus basalis* Rond (Hymenoptera: Pteromalidae) en situation de compétition intra- et interspécifique: Activité reproductrice et réponses comportementales [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 183 p.
- Godfray HCJ.** 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton: Princeton University Press.
- Goubault M, Plantegenest M, Poinso D, Cortesero AM.** 2003. Effect of expected offspring survival probability on host selection in a solitary parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 109:123-131.
- Goubault M, Fourrier J, Krespi L, Poinso D, Cortesero A.** 2004. Selection strategies of parasitized hosts in a generalist parasitoid depend on patch quality but also on host size. *Journal of Insect Behavior*. 17:99-113.

- Goubault M, Batchelor TP, Linforth RST, Taylor AJ, Hardy ICW.** 2006. Volatile emission by contest losers revealed by real-time chemical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 273:2853-2859.
- Goubault M, Cortesero AM, Poinso D, Wajnberg E, Boivin G.** 2007a. Does host value influence female aggressiveness, contest outcome and fitness gain in parasitoids? *Ethology.* 10:10.
- Goubault M, Scott D, Hardy ICW.** 2007b. The importance of offspring value: maternal defence in parasitoid contests. *Animal Behaviour.* 74:437-446.
- Goubault M, Batchelor TP, Romani R, Linforth RST, Fritzsche M, Francke W, Hardy ICW.** 2008. Volatile chemical release by bethylid wasps: identity, phylogeny, anatomy and behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society.* 94:837-852.
- Hack MA, Thompson DJ, Fernandes DM.** 1997. Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: Effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome duration. *Ethology.* 103:488-498.
- Hardy ICW, Field SA.** 1998. Logistic analysis of animal contests. *Animal Behaviour.* 56:787-792.
- Hughes J, Harvey I, Hubbard S.** 1994. Host-searching behavior of *Venturia canescens* (Grav.) (Hymenoptera: Ichneumonidae): Interference—the effect of mature egg load and prior behavior. *Journal of Insect Behavior.* 7:433-454.
- Humphries EL, Hebblethwaite AJ, Batchelor TP, Hardy ICW.** 2006. The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour.* 72:891-898.
- Hurd PL.** 2006. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *Journal of Theoretical Biology.* 241:639-648.
- Jaloux B.** 2004. La discrimination interspécifique par *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) des hôtes parasités par *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 212 p.

- Jaloux B, Sanon A, Huignard J, Monge JP.** 2004. Interspecific relationships between the solitary ectoparasitoid, *Eupelmus vuilleti* (Craw.) (Eupelmidae), and its sympatric species, *Dinarmus basalis* (Rond.) (Pteromalidae), in the presence of their host, *Callosobruchus maculatus* Pic (Coleoptera, Bruchidae). *Journal of Insect Behavior*. 17:793-808.
- Jaloux B, Monge JP.** 2006. Kairomone stimulates increased probes and host stings in a cleptoparasitoid. *Physiological Entomology*. 31:197-200.
- Johnsson JI, Forser A.** 2002. Residence duration influences the outcome of territorial conflicts in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 51:282-286.
- Kokko H, López-Sepulcre A, Morrell LJ.** 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *The American Naturalist*. 167:901-912.
- Krebs JR.** 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 11:185-194.
- Leimar O, Enquist M.** 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 111:475-491.
- Leveque L, Monge J-P, Rojas-Rousse D, Alebeek F, Huignard J.** 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae). *Oecologia*. 94:272-277.
- López P, Martín J.** 2011. Male Iberian rock lizards may reduce the costs of fighting by scent matching of the resource holders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65:1891-1898.
- Mayhew PJ.** 1997. Fitness consequences of ovicide in a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 84:115-126.
- Maynard Smith J.** 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 47:209-221.

- Maynard Smith J, Parker GA.** 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*. 24:159-175.
- Maynard Smith J.** 1982. Do animals convey information about their intentions? *Journal of Theoretical Biology*. 97:1-5.
- Mohamad R, Monge J-P, Goubault M.** 2010. Can subjective resource value affect aggressiveness and contest outcome in parasitoid wasps? *Animal Behaviour*. 80:629-636.
- Monge JP, Huignard J.** 1991. Population fluctuations of two bruchid species *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae) and their parasitoids *Dinarmus basalis* (Rondani) and *Eupelmus vuilleti* (Crawford) (Hymenoptera, Pteromalidae, Eupelmidae) in a storage situation in Niger. *Revue de zoologie africaine* 105:187-196
- Parker GA.** 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 47:223-243.
- Parker GA, Rubenstein DI.** 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*. 29:221-240.
- Pérez-Lachaud G, Hardy ICW, Lachaud J-P.** 2002. Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 25:231-238.
- Petersen G, Hardy ICW.** 1996. The importance of being larger: parasitoid intruder-owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour*. 51:1363-1373.
- Riechert SE.** 1998. Game theory and animal contests. In: *Game Theory and Animal Behaviour* (Dugatkin LA, Reeve HR, eds). Oxford: Oxford University press; 64—93.
- Stokkebo S, Hardy ICW.** 2000. The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*. 59:1111-1118.
- Takeuchi T, Honda K.** 2009. Early comers become owners: effect of residency experience on territorial contest dynamics in a Lycaenid Butterfly. *Ethology*. 115:767-773.

- Terrasse C, Rojas-Rousse D.** 1986. Distribution de la ponte et évitement du superparasitisme chez l'hyménoptère solitaire *Eupelmus vuilleti*, parasite des stades larvaires de son hôte, *Callosobruchus maculatus* (Coléoptère Bruchidae). *Journal of Applied Entomology*. 101:243-256.
- van Alphen JJM, Visser ME.** 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual review of entomology*. 35:59-79.
- Visser M, Alphen J, Nell H.** 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids : the influence of pre-patch experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 31:163-171.

Effet de la valeur de la ressource (effet de la qualité de l'habitat précédent et de la charge en œufs) et le statut propriétaire sur l'agressivité et l'issue des combats chez *Dinarmus basalis*



ARTICLE 3

Do resource value and ownership status affect intensity and resolution of contests in a parasitoid wasp?

Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène

Entomologia Experimentalis et Applicata (2012), *in press*

Effet de la valeur de la ressource et du statut de propriétaire sur la résolution des conflits chez un insecte parasitoïde.

La lutte biologique est définie comme l'utilisation d'ennemis naturels, tels que les insectes parasitoïdes, pour contrôler les populations de ravageurs. Dans ce contexte, de nombreuses études s'intéressent aux stratégies d'approvisionnement des femelles de parasitoïdes lorsqu'elles exploitent les hôtes seules. Toutefois, les femelles d'une même espèce ont les mêmes besoins pour se nourrir et se reproduire, et recherchent activement les mêmes hôtes. En conséquence, il n'est pas rare que plusieurs femelles exploitent simultanément un même patch d'hôtes et interfèrent les unes avec les autres. Les femelles peuvent notamment exprimer des comportements agonistiques dans le but de défendre l'hôte qu'elles exploitent. Elles peuvent également modifier leurs stratégies d'exploitation des hôtes et des patches par rapport à une situation où elles sont seules.

Ici, nous nous sommes intéressés aux comportements des femelles de *Dinarmus basalis*, un parasitoïde solitaire, lorsqu'elles sont en situation de conflit pour un hôte. En Afrique de l'ouest, ce parasitoïde se développe aux dépens des larves de stade 4 ou des nymphes du coléoptère *Callosobruchus maculatus*, un important ravageur des graines de Niébé. Lorsque les grains sont stockés dans les greniers traditionnels, la densité en ravageurs, et de ce fait en parasitoïdes, peut être très élevée. Cela engendre donc une compétition intraspécifique intense et augmente le risque de conflits entre les femelles pour l'accès aux hôtes. Les femelles de *D. basalis* sont capables de discriminer la qualité des hôtes et préfèrent pondre sur des hôtes sains plutôt que sur des hôtes déjà parasités. L'objectif de cette étude est donc de définir les stratégies comportementales adoptées par les femelles de *D. basalis* en présence de congénères. Plus précisément, nous avons étudié l'effet sur l'agressivité et la résolution des conflits de certains facteurs modifiant la valeur que les femelles placent dans l'hôte (i.e. leur nombre d'œufs en rétention et la qualité de l'habitat précédemment rencontré), ainsi que celui du statut de propriétaire. Pour cela, nous avons manipulé l'intervalle de temps entre l'introduction des deux femelles.

Nos résultats montrent que la présence d'une conspécifique occasionne des interactions agonistiques, plus ou moins violentes, entre les femelles. Les combats sont alors généralement remportés par l'individu qui place la plus grande valeur dans la ressource (valeur subjective

de la ressource), à savoir les femelles ayant le plus d'œufs en rétention et celles qui ont eu l'expérience d'un habitat pauvre en hôtes. Les femelles ne gagnent sur la base de leur statut de propriétaire que lorsqu'elles sont déjà très avancées dans leur séquence de ponte (i.e. l'intervalle de temps entre l'introduction des deux femelles est long).

Enfin, quelle que soit la situation, la résolution des conflits est en général rapide et conduit au départ de la femelle perdante de l'environnement proche de l'hôte. Elles peuvent alors chercher et exploiter d'autres hôtes. En favorisant la dispersion des femelles vers d'autres sites non exploités, cela permettrait un meilleur contrôle des populations de ravageurs, dans le cadre de programme de lutte biologique contre *C. maculatus*.

Abstract

Biological control of bruchid beetles, *Callosobruchus maculatus* (Fab) (Coleoptera: Bruchidae), infesting cowpea seeds, *Vigna unguiculata* (Walpers), can be performed via augmentative releases of *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitoid wasps. Females of the latter species are therefore likely to experience intense intraspecific competition: they should encounter numerous previously-parasitized hosts but also conspecific competitors, with which they may fight to secure host on which to lay their eggs. Such contests might therefore disrupt biological control programs. Here, we studied aggressive behavior that *D. basalis* females show towards conspecific competitors and subsequent host exploitation strategies. We further investigated different factors that classically affect contest intensity and outcomes in animals, such as the effect of ownership status, by manipulating the residency period before the intruder's arrival. Additionally, we tested the effect of the size of female reproductive tissue (measured in terms of egg load) and the quality of the habitat previously experienced by females (either rich or poor in hosts). These two factors are expected to influence the value that females place on the host and therefore the costs they are willing to pay to win it. Finally, we discussed the consequences of agonistic behaviors on females' host exploitation strategies. Our results suggest that contest competition may actually enhance host control by favoring parasitoid dispersion, rather than disrupting it.

Key words: *Dinarmus basalis*, intraspecific competition, ownership status, female egg load, previous habitat quality, biological control

Introduction

As parasitoid wasps can be very efficient biological control agents to regulate pest populations, their host and patch exploitation strategies have been extensively studied over the past decades (Waage & Hassell, 1982). To date, theoretical and experimental investigations have largely focused on the behavioral strategies adopted by parasitoid females when exploiting a patch alone (Godfray, 1994, Wajnberg et al., 2008). However, because parasitoid females of the same species search for the same hosts, several of them may simultaneously exploit a patch (Godfray 1994). The presence of conspecifics may generate interference between females and in certain species, lead to agonistic interactions such as chases, bites and full attacks where each female try to sting her opponent. Physical contests between females for host access have been observed in several parasitoids taxa (Hughes et al., 1994, Petersen & Hardy, 1996, Field & Calbert, 1998, Pérez-Lachaud et al., 2002, Goubault et al., 2006, Hardy & Goubault, 2007, Mohamad et al., 2010, Hardy et al., 2013). Such behaviors can have important impacts on individual female's host exploitation strategies and patch residence time (Field & Calbert, 1998, Field & Calbert, 1999, Wajnberg et al., 2004, Goubault et al., 2005), and therefore on host population control. Contest behaviors and outcomes should therefore also be considered in the evaluation of wasps as biological control agents, especially when the risk of female direct competition is high (e.g. in case of high parasitoid densities like in mass release procedures or when hosts are present of a confined area).

Dinarmus basalis Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) is a solitary ectoparasitoid of a bruchid beetle, commonly called the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* (Fab) (Huignard, 1996). Females of this parasitoid species are synovigenic and can feed upon and parasitize late-instar larvae and pupae of the bruchid beetle. In West Africa, bruchid beetles are the main pest of cowpea seeds, *Vigna unguiculata* (Walpers), a major source of protein for humans living in this area. Females lay their eggs on developing cowpea pods as soon as they start to form (Huignard, 1996). Infestation continues until harvest (Ouedraogo et al., 1996) and also within granaries where cowpea seeds are stored. The use of *D. basalis* as a biological control agent is therefore considered to suppress bruchid beetle populations in the field as well as in granaries (Monge et al., 1995). Within these relatively closed storage systems, *D. basalis* shows a high capacity to move through the cowpea seeds column and thus to locate hosts (Huignard, 1996). This leads this species to present a high parasitism efficiency and cause the strongest decrease in host density (Monge et al., 1995).

To date, there are no data on the strategies adopted by *D. basalis* females during intraspecific contests. In this study, we therefore focused on dyadic contests between females of this species and the factors affecting contest outcomes. Outcomes of such contests are expected to be resolved on the basis of the asymmetries that can exist between contestants, such as their differences in fighting abilities (Resource Holding Potential, RHP, Maynard Smith, 1974, Parker, 1974) or in the value that they place on the resource (Resource Value, RV, Maynard Smith & Parker, 1976, Enquist & Leimar, 1987, Arnott & Elwood, 2008). The individual showing a larger RHP or RV is usually more likely to win. For instance, larger/heavier parasitoid females (larger RHP) tend to win host access (Petersen & Hardy, 1996, Goubault et al., 2006, Goubault et al., 2007b) as well as those that have been deprived of hosts and thus value them more (Goubault et al 2007a; Mohamad et al 2010). Similarly, females with a higher egg load, being more ready to lay eggs, should place a higher value on the hosts. They should therefore be more motivated to fight and more likely to win contests (Stokkebo & Hardy, 2000). Additionally a third type of asymmetry can affect contest resolution: the asymmetry in ownership status as contests are usually staged between a resource owner and an intruder individual (Maynard Smith & Parker, 1976, Leimar & Enquist, 1984). The owner is usually advantaged (Petersen & Hardy 1996) and the larger the asymmetry between owner and intruder is (i.e. the longer the residency period of the owner is), the more advantaged the owner should be (Maynard Smith & Parker, 1976, Leimar & Enquist, 1984, Field & Calbert, 1999, Kokko et al., 2006). Indeed, when the residency period increases, conflicts are generally shorter and more likely settled in favor of residents (Dale & Slagsvold, 1995, Arnott & Elwood, 2008, Takeuchi & Honda, 2009). This can relate to arbitrary conventions (Maynard Smith & Parker, 1976, Maynard Smith, 1982) or RHP asymmetry, if better fighters accumulate as owners (Leimar & Enquist, 1984). It can also result from RV asymmetry between residents and intruders (Enquist & Leimar, 1987, Hack et al., 1997): as residents defend their territory, they can gain accurate information about its value and therefore be more motivated to protect it (Enquist & Leimar, 1987, Hack et al., 1997). They should therefore quickly and intensely escalate, whereas the intruders for which the resource value should remain stable or be reduced, should rapidly abandon the resource without retaliating.

Here, we first describe the agonistic behaviors displayed by *D. basalis* females when encountering a conspecific competitor and explore their consequences on females' host exploitation behaviors. We then investigate the effect of females' subjective resource value, in terms of both female egg load and previous habitat quality, either rich or poor in hosts, on contest outcomes and female aggressiveness. We also test the effect of ownership status on

contest resolution and intensity, by manipulating the residency period before the intruder's arrival. Finally, we discuss to what extent the strategies adopted by females during contests can affect their host exploitation strategies, and whether this can disrupt the potential of *D. basalis* to control bruchid beetle populations within biological control programs.

Materials and Methods

Insect origin and rearing conditions

Dinarmus basalis emerged from cowpea seeds, *Vigna unguiculata* (L.) Walp (Fabaceae), collected in crop fields in Togo and infested by the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) (Coleoptera: Bruchidae). Parasitoids were then reared in the laboratory (IRBI, University of Tours, France) on larvae and pupae of *C. maculatus*. Parasitoids and hosts were bred in the laboratory according to the methodology described by Jaloux et al. (2004). All experimental procedures were carried out in a climate room at 33°C, 13h: 11h L: D and a constant 70% r.h.

Experimental procedures

Females used in experiments emerged in isolation, preventing them from having any previous experience of competition and were individually placed in Petri dishes (diameter: 8.5cm, height: 2.7 cm). They were used for experiments when they were 4 days old as egg production becomes stable from the fourth day (Gauthier, 1996). Meanwhile, they were provided with water, 1-to-2 males for insemination and oogenesis stimulation and a variable number of cowpea seeds (depending on the treatment, see below), each infested by a single healthy host (either a fourth instar larva or a prepupa of *C. maculatus*). Females were deprived of hosts for two hours before the experience. To facilitate female identification during contests, females were marked on the dorsal part of their thorax with a dot of bright yellow or bright red acrylic paint. Preliminary observations showed that paint color did not affect female attack rate (Wilcoxon test, $T=73.0$, $P = 0.60$) or contest outcome (yellow-marked wasps won 13 out of 20 contests, Binomial test: $P = 0.26$).

The general procedures used to study contest intensity and resolution was as follow. At the beginning of each test, either one or two females were introduced into an apparatus consisting of a plastic block made of three chambers linked by a slot, which simulates the pods in which cowpea seeds naturally grow. Following the design of the contest apparatus developed by

Petersen and Hardy (1996), barriers could be inserted into the slot to isolate or interconnect the chambers, and also to separate the central chamber in two isolated compartments. A cowpea seed containing a healthy host (either a fourth instar larva or a prepupa of *C. maculatus*) was placed into the central chamber, while the two lateral chambers were empty. In situation of competition, contesting females were of the same age (4 days old), marked with different colors and visually matched for size (preliminary data showed that egg load did not correlate with body weight; Log-linear regression: $F_{1, 33} = 0.58$, $P = 0.44$). One female, termed the owner or resident, was introduced into one compartment of the central chamber (i.e. on one side of the barrier) already containing a host. The second female, termed the intruder, initially introduced into the other compartment of the central chamber. To allow the intruder to encounter the owner female, the barriers separating the chambers were then withdrawn when the owner had explored the host-containing seed surface with her antennae for 30s (External examination; but see below for particular treatments). Preliminary data showed that the rejection of healthy hosts usually occurred during these first 30s of the seed antennal examination (Mohamad, unpublished data). In cases where females exploited the host alone, no intruder was placed in the arena. Observations started when the two females were inside the central chamber (or just a single female when tested alone) and stopped when none of them contacted the host and displayed any agonistic interactions for at least 60 seconds, usually leaving the central chamber. Pilot studies showed that females leaving a host for at least 60s did not return to it (Mohamad, unpublished data).

During all tests, we recorded the number of eggs laid by each female, the duration of host exploitation (i.e. oviposition time) and the duration of the observation. When two females were confronted, we also noted the agonistic behaviors (i.e. attacks, see the result section for a description of these behaviors) displayed by each female, using a custom computer program serving as a behavioral event recorder (developed by Robert Collins and Michael Tourtellot, University of Kansas). Immediately after experiments, wasps were dissected in order to count the number of mature eggs present in their abdomen (egg load). Cowpea seeds were also opened to confirm behavioral observations of oviposition. This allowed us to calculate females' initial egg load.

Experimental treatments

To explore the effect of ownership status asymmetry on contest outcome and female aggressiveness, the intruder females encountered the owner females when the owners had reached different stages in their oviposition sequence: (1) they had explored the infested seed

surface with their antennae for 30s (as previously explained; PP-EE), (2) they had drilled through the seed and contacted the host with her ovipositor (internal examination; PP-IE) or (3) their abdomen took a distinctive triangular shape, corresponding to the complete insertion of the ovipositor into the seed just prior egg deposition they were ready to oviposit (PP-RO for ‘ready to oviposit’). All females had experienced a poor-quality habitat (see below). We checked a posteriori that ownership status did not influence female initial egg load (Log-linear regression, $F_{2,113} = 0.26$, $P = 0.81$).

To investigate the influence of the quality of the previous habitat experienced by females and the type of contests (symmetric or asymmetric in terms of the quality of the previous habitat experience by both contestants) on their host exploitation strategies when alone or in competition, we generated two groups to which females were randomly assigned at their emergence: females were either supplied with a single healthy host replaced daily (i.e. poor-habitat females) or with eight healthy hosts replaced daily (i.e. rich-habitat females). At the beginning of the experiment, either one (treatments P-alone and R-alone) or two females were placed into the central chamber of the contest block. In the contest situation, the two females had experienced the same (RR-EE and PP-EE) or a different quality habitat (RP-EE and PR-EE). Table 1 summarizes the different treatments tested.

Table 1: Experimental treatments

Treatment name	Previous habitat quality		Time of female 2’s introduction	No. replicates
	Female 1	Female 2		
P-alone ^a	Poor	-	-	20
R-alone ^{a,b}	Rich	-	-	20
RR-EE ^{a,b}	Rich	Rich	External examination	20
PR-EE ^b	Poor	Rich	External examination	17
RP-EE ^b	Rich	Poor	External examination	16
PP-EE ^{b,c}	Poor	Poor	External examination	18
PP-IE ^c	Poor	Poor	Internal examination	20
PP-RO ^c	Poor	Poor	Ready to oviposit	20

Small letters indicate that the treatment was used to investigate the effect of a) the previous habitat quality, b) the presence of a competitor and c) the stage reached by female 1 in her oviposition sequence upon female 2’s entrance on females’ behaviors.

Statistical analysis

Data analyses were performed with generalized linear modeling using GenStat statistical package (Version 10, VSN International, Hemel Hempstead, U.K.). Log-linear analyses were used to investigate the effect of previous habitat quality on female egg load and the effect of previous habitat quality and the presence of a competitor on the number of eggs laid. Logistic regression analyses were used to explore the influence of contestants' egg load, previous habitat quality, type of contests (asymmetrical or symmetrical) and ownership status on contest outcome (Hardy & Field 1998). The effects of previous habitat quality and the presence of a competitor on the experimental duration and the time at which the first egg was laid were investigated using survival analysis. We used a Weibull distribution after examination that this provided a significantly better fit to the data than an exponential distribution assuming a constant hazard (Crawley 1993). Finally, as attack rate data were non-normally distributed (Shapiro-Wilk test: $W = 0.82$, $P < 0.001$), nonparametric Kruskal–Wallis tests were used. For paired data, Wilcoxon signed-rank tests were used. A Bonferroni correction was applied when multiple statistical tests were performed on the same data set. A Spearman rank correlation was used to assess the correlation between the focal female's attack rate and the difference in females' egg load.

Results

Presence of a conspecific female

When comparing females' behaviors in treatments R-alone vs RR-EE, we observed that, in presence of a conspecific female, the oviposition sequence was often interrupted, at any stage, by numerous behavioral interactions that varied in terms of aggressiveness. Female encounters usually started by the detection of the opponent: females raised and oriented their antennae in the direction of their opponent. Then, full escalation could be observed. In which case, one female generally chased her opponent out of the seed and hit her with her antennae or head. This generally led the loser to leave the central chamber of the arena. We therefore considered only these behaviors (chasing and hitting) in the rest of the study, regrouped under the term attack. The presence of a competitor significantly increased the duration of the first oviposition (competitor present: 934 ± 143 s, competitor absent: 603 ± 83 s; Survival analysis: $\chi^2_1 = 6.00$, $P < 0.05$). Despite the mean number of eggs laid per host was not significantly influenced by the presence of a competitor, females' tendency to lay on the host increased in

situation of competition (competitor present: 1.7 ± 0.2 , competitor absent: 1.1 ± 0.1 ; Log-linear regression: $F_{1, 38} = 2.59$, $P = 0.10$). As a result of these two effects, the duration of the entire experiment increased in presence of a competitor (competitor present: 2379 ± 437 s, competitor absent: 1227 ± 120 s; Survival analysis: $\chi^2_1 = 13.40$, $P < 0.001$).

Effect of ownership status on contest aggressiveness and outcome

In order to explore the effect of residency period on contest intensity and resolution, we compared attack rate and contest outcomes between treatments where the intruders arrived near the resident when this latter female was either examining the host-containing seed externally (EE), internally (IE) or when she was ready to oviposit (RO).

Female aggressiveness

The aggressiveness of resident females was similar regardless of the time delay (Kruskal-Wallis test: $H = 0.06$, $P = 0.96$, Table 2), whereas intruder females were more aggressive when the time interval was short than long (Kruskal-Wallis test: $H = 28.43$, $P < 0.001$). Moreover, concerning the aggressiveness of both types of females in each time interval, we found that resident females were more aggressive than intruders only when owners were ready to oviposit (Wilcoxon, $W = 14.00$, $n = 20$, $P < 0.001$, Table 2). Whereas for the short- and middle-length intervals, attack rates did not significantly differ between intruder and resident females (Wilcoxon tests, EE: $W = 33.00$, $n = 18$, $P = 0.072$; IE: $W = 41.00$, $n = 20$, $P = 0.04$ with $\alpha = 0.05/2$).

Table 2: Effect of the ownership status asymmetry on female's aggressiveness in terms of the mean number of attacks given per minute.

Ownership status	Stage reached by the resident in her oviposition sequence			Time interval effect
	External Exploration	Internal Exploration	Ready to Oviposit	
Resident	0.24 ± 0.03	0.17 ± 0.03	0.19 ± 0.04	$H = 0.06$, $P = 0.96$
Intruder	0.33 ± 0.07	0.10 ± 0.01	0.04 ± 0.02	$H = 28.43$, $P < 0.001$
Status effect	$W = 33$, $P = 0.07$	$W = 41$, $P = 0.04$	$W = 14$, $P < 0.001$	

Values presented are means \pm SEM.

Contest resolution

The probability that contests were clearly resolved (i.e. only one female parasitized the host) was not affected by the absolute difference in egg load between females ($G_1=2.06$, $P = 0.15$). It was only affected by the stage reached by the owner at the time the intruder arrived ($G_1 = 6.54$, $P = 0.03$, Fig. 1). As the residency period increased (i.e. PP-RO), contests were more likely to have a clear winner than when the residency period was shorter (i.e. PP-EE and PP-IE) ($G_1 = 6.45$, $P = 0.01$, Fig. 1).

When the owner female was more advanced in her behavioral oviposition sequence (PP-RO), the intruder was more likely to retreat after receiving agonistic behavior from the resident female. In contrast, when the residency period was shorter (PP-EE and PP-IE), both females wrestled to gain the host and this led to both females parasitizing the host in about 50% of observations. In these cases, intruders often laid simultaneously with the owner females or sometimes stayed adjacent to the host and waited for the owner's departure from the host. In the other half of the replicates (20/38), only one female succeeded and parasitized the host after chasing away the opponent. We further explored the factors affecting contest outcomes in these 20 observations. We observed that intruder females were more likely to win when they had a greater number of mature eggs than their opponents ($G_1 = 18.58$, $P < 0.001$).

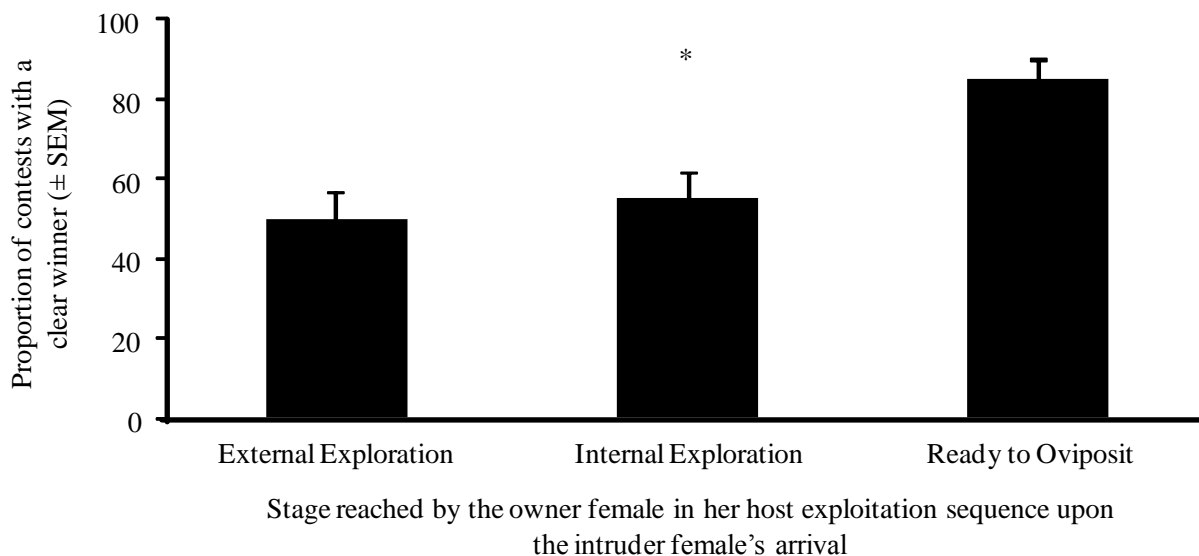


Figure 1: Effect of the time interval between both females' arrivals on contest resolution (proportion of contests with a clear winner). *: $P < 0.05$.

Effect of the previous habitat quality on single females' host exploitation behaviors

The quality of the habitat previously experienced by females did not affect their egg load or the number of eggs laid (Table 3). The duration of the first oviposition was also not significantly influenced by the quality of the previous habitat experienced by females (Table 3). In contrast, experiments lasted longer when females came from a poor than a rich habitat (Table 3). This difference was mainly due to the fact that poor-habitat females spent a longer time in walk-antennating the seeds (i.e. they walked over the surface of the seed, examined it with their antennae and palpating the seed to search and localize the host within) than rich habitat females (Table 3).

Table 3: Effect of the previous habitat quality on single female's egg load and host exploitation behaviors

Previous habitat quality	Egg load ¹	Number of eggs laid ¹	First oviposition duration (s) ²	Experiment duration (s) ²	Walk-antennate host duration (s) ²	Internal examination duration (s) ²
Poor (P-alone)	3.2±0.2	1.2±0.1	803.0±127.5	1903.1±288.7	920.6±126.3	898.5±181.0
Rich (R-alone)	3.3±0.1	1.1±0.0	603.5±83.3	1227.6±120.8	124.20±14.7	581.9±67.7
	F _{1,38} =0.00	F _{1,38} =0.19	χ ² ₁ =2.90	χ ² ₁ =9.10	χ ² ₁ =34.80	χ ² ₁ =5.50
	P=0.93	P=0.66	P>0.05	P<0.01	P < 0.001	P < 0.05

Values presented are means ± SEM

Data were analysed using ¹a log-linear regression or ²a survival analysis

Effect of female egg load and previous quality habitat on contests

We first explored the relationship between the quality of the previous habitat and female egg load in females used in treatments PP-EE, RR-EE, PR-EE and RP-EE. This relationship was not significant (F_{1, 140} = 0.10, P = 0.65), confirming that egg load is independent of habitat quality (see above). We could therefore study separately the effect of egg load and the effect of the previous habitat quality on contest intensity and outcome. In these four treatments,

there was a clear winner (i.e. only one female parasitize the host) in 68% of cases (N = 71). To further assess the effect of previous habitat quality and female egg load on contest intensity and outcome, we only used the 48 clearly resolved contests in the following analyses.

Female aggressiveness

The intensity of contest was defined in terms of the attack rate expressed by females during the experiment. In asymmetrical contests (RP-EE and PR-EE), females displayed a lower attack rate than in symmetrical contests (PP-EE and RR-EE; Kruskal-Wallis, $H_2=17.92$, $P < 0.001$, Fig. 2a). Moreover, the attack rate tended to be greater when two poor-habitat females confronted each other than when two rich-habitat (Mann-Whitney, $U = 15.00$, $P < 0.001$, Fig. 2a) or one rich- and one poor-habitat females were opposed (Mann-Whitney, $U = 42.00$, $P = 0.03$, Fig. 2a). However, in asymmetrical contests, the attack rate of females R and P was not significantly different (Wilcoxon, $W = 97.00$, $P = 0.52$; Fig. 2b).

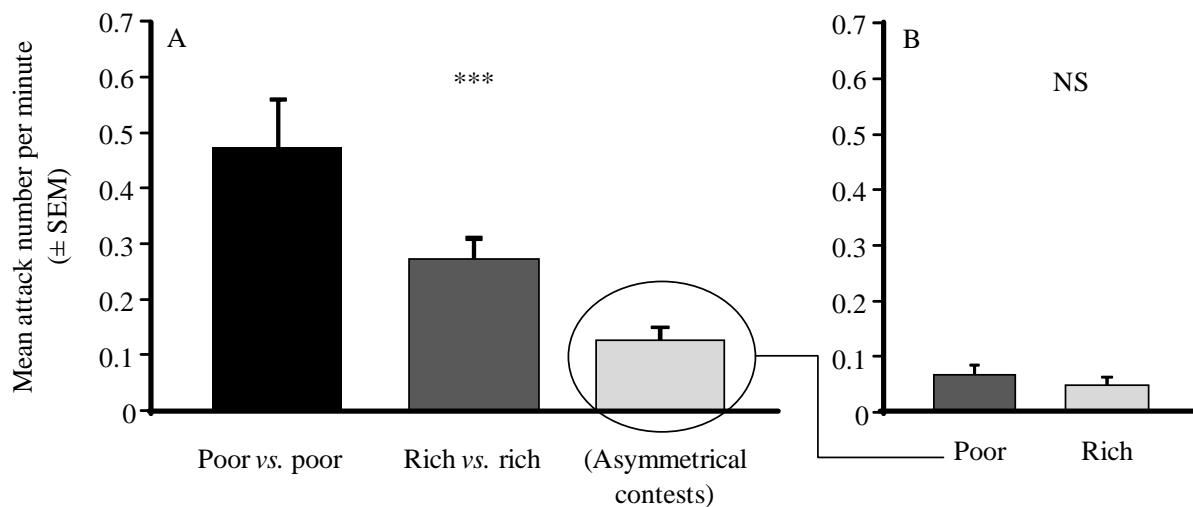


Figure 2: Effect of the previous habitat quality on female aggressiveness measured as the mean number of attacks per minute. (a) Results of the overall effect of each treatment. (b) Results for each type of females in asymmetrical situations. NS: $P > 0.05$, *** $P < 0.001$.

To investigate the effect of the difference in female egg load on their attack rate, we randomly picked one out of the two contesting females in each replicate using the ALEA function of Microsoft Excel (Pack Office 2007) and defined her as the focal female. We then observed

that focal females tended to attack more when they had a higher egg load than their opponent (Spearman rank correlation: $r_s = 0.32$, $P = 0.03$; Fig. 3).

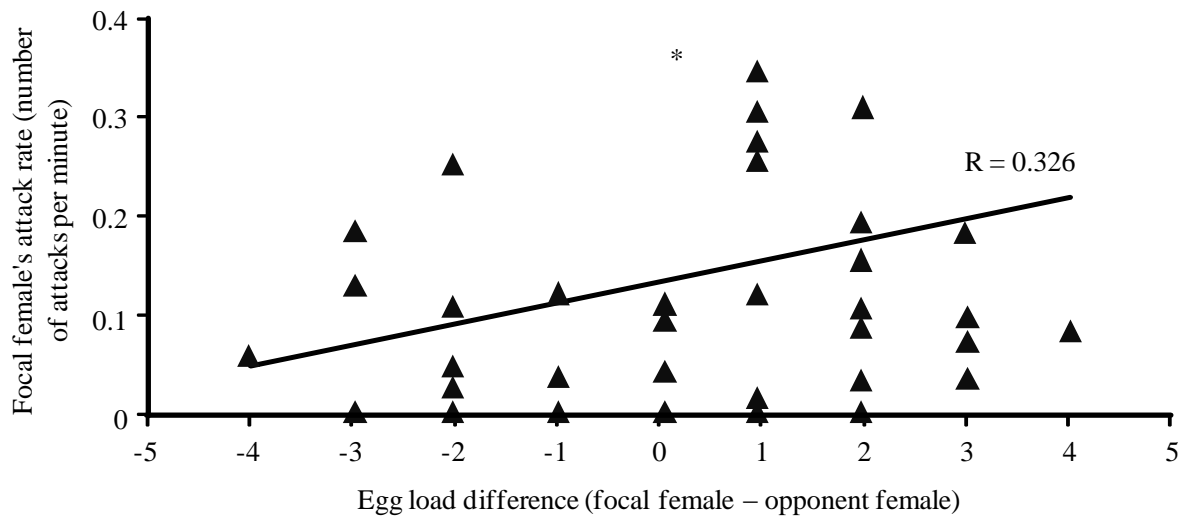


Figure 3: Effect of the difference in female egg load on focal female's aggressiveness, measured in terms of attack rate. *: $P < 0.05$.

Contest outcomes

To investigate the influence of egg load and the quality of the previous habitat on contest outcome, we first randomly assigned one of the two females of each replicate as the focal female (as above). We then defined contest outcomes as a binary response: 0 = the focal female lost and 1 = the focal female won. A multiple logistic regression showed that the probability of the focal female winning the contest was influenced by female egg load difference, with the female with a greater number of mature eggs being more likely to win ($G_1 = 63.08$, $P < 0.001$, Fig. 4). Similarly, the probability of the focal female winning the contest was influenced by the quality of the previous habitat ($G_1 = 4.50$, $P = 0.03$; Fig. 4) with females coming from a poor habitat being more likely to win contest than those coming from a rich habitat. The type of contests, whether asymmetric (RP-EE and PR-EE) or symmetric (RR-EE and PP-EE) also influenced contest resolution ($G_1 = 4.50$, $P = 0.03$). The interactions between these different variables were not significant.

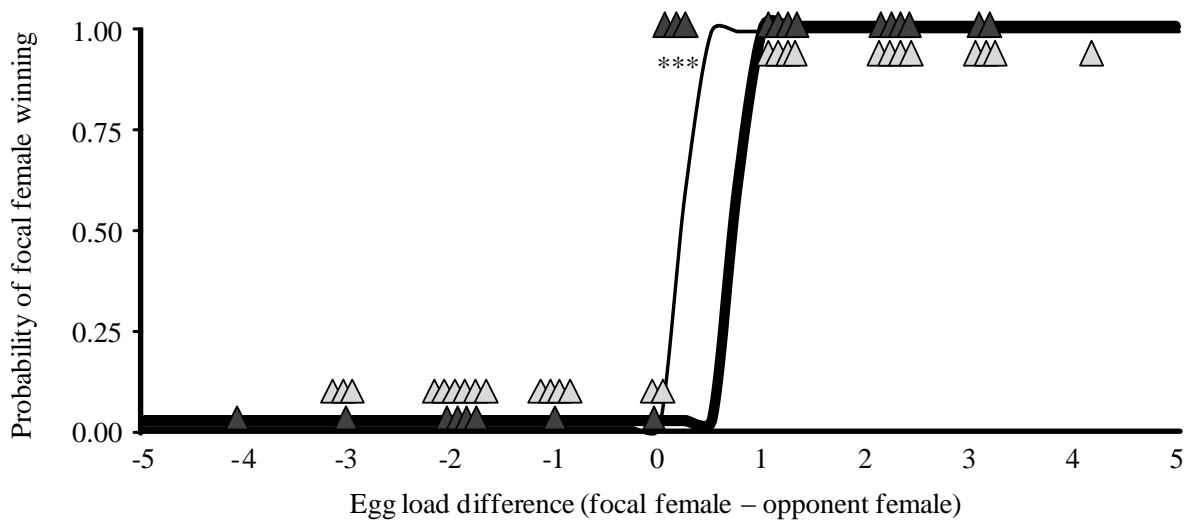


Figure 4: Effect of the previous habitat quality and the difference in female egg load on contest outcome. ▲ — Poor-habitat; △ — Rich-habitat. Contest data are binary (1 = win, 0 = lose). Data points have been vertically displaced from their binary positions to show the number of observations. Positive egg load differences indicate that the focal female had a greater number of mature eggs than the opponent female. The opposite was observed for negative differences. *** $P < 0.001$.

Discussion

The influence of competition between parasitoid females on the success of biological control programs has been the subject of intense discussion. Indeed, already parasitized hosts remain available for subsequent competitors' attack (Denoth et al., 2002), and superparasitism can affect population dynamics of both parasitoids and hosts (Sirost & Krivan, 1997). Additionally, direct agonistic interactions between parasitoid females can modify host and patch exploitation strategies (Field & Calbert, 1998, Field & Calbert, 1999, Goubault et al., 2005, Wajnberg et al., 2004, Hardy et al., 2013), and may consequently disrupt their effect on the control of the host population. Here we investigated *D. basalis* female-female interactions when competing for a host, the cowpea seed pest, *C. maculatus*. We showed for the first time that females of this parasitoid species display agonistic behaviors towards conspecific competitors. We therefore investigated factors affecting female aggressiveness and contest resolution and discussed the potential consequences of such behaviors on the control of the pest in the context of biological control programs.

Presence of a conspecific female

After the detection of an opponent, interactions may escalate to one female chasing the other and attacking her with her antennae or head. No fatalities were noted, as typically observed in intraspecific female-female parasitoid contests (Batchelor et al., 2005, Goubault et al., 2007a, Mohamad et al., 2010). In this species, the presence of a competitor significantly increased the duration of oviposition sequence being frequently stopped by agonistic interactions and increased the duration of the entire experiment. Contrary to other parasitoids, such as some bethylids (Goubault et al., 2007b), *D. basalis* females did not show any brood guarding for extended period of time: they protected their host only during their exploitation.

Ownership status

Ownership status is one of the main factors influencing animal contest intensity and resolution (Krebs, 1982, Kokko et al., 2006, Hardy et al., 2013), with owners usually being more aggressive and more likely to win contests than intruders (Enquist & Leimar, 1987, Krebs, 1982, Leimar & Enquist, 1984). We therefore explored this potential effect in *D. basalis* and observed that ownership status affected both contest aggressiveness and outcomes. Our results additionally showed that contest resolution (i.e. the proportion of contests with a clear winner) was more common as the time interval between the arrivals of the two opponent females increased. This result accords with predictions (Leimar & Enquist, 1984): as the residency period increases, and the ownership status asymmetry increases, contests should be settled more quickly and in favor of owners, with intruders quitting contests early. More precisely, when the owners were advanced in their oviposition sequence and were about to parasitize the host, intruders left the central chamber very quickly. Contrary to *Eupelmus vuilleti* in which intruder females wait for the owner's departure in order to superparasitize (sometimes after ovicide; Mohamad et al., 2012), *D. basalis* intruders left after only 6 minutes on average. Leaving and searching for new hosts seems adaptive in this species because females are unable to kill previously laid eggs (ovicide) and the offspring laid by superparasitizing females show very reduced survival chances due to larval competition (Gauthier et al., 1996). Further, this seems to indicate that intruders perceive the stage reached by the residents in their oviposition sequence and adapt their decisions accordingly. As suggested in *Pachycrepoideus vindemmiae* (Goubault et al., 2007a) and *E. vuilleti* (Mohamad et al., 2012), females might use visual cues, such as the characteristic position of females drilling the host surroundings (here a cowpea seed). Further experiments are nonetheless needed to identify the mechanisms involved in *D. basalis*.

In contrast, when the residency period was short (30 seconds), both females were aggressive and owners did not appear advantaged during contest compared to intruders. In this situation, owners were just starting to explore the host externally and it is possible that this ‘residency’ period was too short for the ownership status to be clearly established. Because the host was still unexploited, and therefore of high quality, it was advantageous for both owners and intruders to fight and secure the host. Contests were then settled according to other asymmetries such as those in resource value due to difference in egg load rather than ownership status (see below). A similar situation was observed in *E. vuilleti* (Mohamad et al., 2012) or in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* where females fought for accessing mates: when time interval between their arrivals was short, contests were not settled on the basis of females’ arrival order but on the contestants’ asymmetry in resource value (Dale & Slagsvold, 1995).

Female egg load

Individual’s physiological status, especially egg load, is known to affect parasitoid females’ host exploitation strategies (Fletcher et al., 1994, Heimpel & Rosenheim, 1998). It is also expected to affect contest intensity and outcomes (Enquist & Leimar, 1987). Indeed, contestants with a more developed reproductive tissue (i.e. gonad size, Neat et al., 1998) or egg load (Stokkebo & Hardy, 2000) should be more ready to reproduce (mate or oviposit) and should therefore place a greater value on the resource (subjective resource value; Enquist & Leimar, 1987). As a result, they should be more motivated to fight (aggressive) and more likely to win access to the resource. According to these expectations, female egg load affected *D. basalis* females’ aggressiveness and contest outcomes. Females with a higher egg load were more likely to win. This result is consistent with previous results obtained during interspecific contests (Mohamad et al., 2011): females with a greater number of ready-to-lay eggs were more likely to win access to the host.

Previous habitat quality

We first verified that the quality of the previous habitat experienced by *D. basalis* females, either poor or rich in hosts, did not affect their egg load. This allowed us to ascertain that these two potential effects on contest resolution were independent. Although in some parasitoid wasps, females adjust their fecundity to host availability (Bai & Smith, 1993), similar results to what have been obtained in *P. vindemmiae* (Goubault et al., 2007a) and *E.*

vuilleti (Mohamad et al., 2010). In these three synovigenic species, females produce new eggs throughout their adult life and seem to be able to maintain a relatively stable stock of mature eggs in their ovaries whatever the environmental conditions.

In any case, *D. basalis* females were able to perceive the difference in previous habitat quality they were submitted to during our experiments as they showed different host exploitation behaviors in relation to their previous experience of host availability: females from a poor habitat spent more time examining the infested seed and exploiting the host than did rich habitat females. This result can be explained by the fact that rich-habitat females, having experienced more opportunities to parasitize hosts, were subsequently more efficient at handling hosts than females coming from a poor habitat. Alternatively, this may indicate that females that were deprived of hosts (i.e. coming from a poor habitat) placed a higher value on the host and therefore invested more in them once they accessed them. By spending a longer period of time with the hosts, they might reduce the probability of the hosts being attacked by conspecific competitors. Such results are similar to those obtained in the parasitoid *E. vuilleti* where host deprivation influences the duration of host exploitation (Mohamad et al., 2010), as well as those obtained in *Trissolcus basalis* in which the tendency to stay on the patch is clearly affected by the value of the patch (patch size; Field, 1998). As a consequence, (subjective) host value should be higher for females that have been deprived of hosts (i.e. coming from a poor habitat).

Females appeared less aggressive in asymmetrical (Rich- vs Poor- habitat females) than in symmetrical contests (Poor- vs. Poor- habitat females and Rich- vs Rich- habitat females), which is consistent with contest theory (Arnott & Elwood, 2008, Hammerstein, 1981, Leimar & Enquist, 1984, Maynard Smith & Parker, 1976). Moreover, in asymmetrical contests, individuals showing the higher (subjective) RV, being more motivated to fight, are predicted to be more aggressive and more likely to win contests (Smith & Parker 1976; Hammerstein 1981; Leimar & Enquist 1984; Arnott & Elwood 2008). Resource deprivation can influence individuals' subjective RV and therefore affect contest resolution. For instance, male house crickets deprived of mating opportunities appear more likely to initiate aggression and win fight for the female access than recently mated males (Brown et al., 2006, Brown et al., 2007). Starved crabs also tend to win contests for food against fully-fed crabs (Dissanayake et al., 2009). Similarly, here, *D. basalis* females deprived of hosts (i.e. coming from a poor habitat) won most contests, although they did not appear more aggressive than rich-habitat females.

Can contest behaviors affect *D. basalis* efficiency as a biological control agent?

Biological control of *C. maculatus* by augmentative releases of *D. basalis* has been investigated in several ecological zones of West Africa (Amevoin et al., 2007, Ouedraogo et al., 1996, Sanon et al., 1998). Previous studies revealed that the release of a suitable number of *D. basalis* adults (i.e. 40 pairs at the beginning of cowpea seeds storage and again 15 days later) reduces the pest population by 90% and enables the maintenance of the seeds quality for 6 months (Amevoin et al., 2007, Sanon et al., 1998). Under storage conditions, *D. basalis* shows a very good capacity to move through the cowpea seeds column and therefore to locate hosts (Huignard, 1996). In addition, *D. basalis* presents suitable life-history traits for a biological control agent: a relatively long life expectancy (32.6 ± 1.6 days) and an elevated reproduction rate (136.5 ± 55.2 eggs laid on 132.7 ± 53.9 hosts, resulting in the production of 111.8 ± 3 offspring over their life span (Mondedji et al., 2002, Sanon, 1997). In absence of interspecific competition with *E. vuilleti*, *D. basalis* thus shows a higher parasitism rate and causes greater decrease in host density than its interspecific competitor alone (Monge et al., 1995).

In contrast, when both parasitoid species are present, *D. basalis* density remains low whereas that of *E. vuilleti* progressively increases (Monge et al., 1995). This result can be explained by the difference in strategies adopted by females of each species when confronted to already parasitized hosts: *D. basalis* females prefer healthy hosts and avoid superparasitism upon perceiving different substances produced by the developing embryo and deposited on the host (Gauthier et al., 1996), whereas *E. vuilleti* females tend to accept parasitized hosts (Jaloux et al., 2004, Monge et al., 1995, van Alebeek, 1991), even sometimes preferring them to healthy hosts. They also frequently commit ovicide before ovipositing (Gauthier et al., 1999, Leveque et al., 1993). In contrast, under direct interspecific competition conditions, *D. basalis* females tend to outcompete *E. vuilleti* females when fighting for a given host. They are more aggressive and win most contests (Mohamad et al., 2011).

However, in granaries, populations of *D. basalis* are suspected to reach very high densities. Females are therefore likely to experience an intense intraspecific exploitative competition (i.e. high encounter rate of parasitized hosts) and a high risk of being in conflict with other conspecifics for host access. As shown in this study, in presence of competitors, *D. basalis* females defend their hosts via agonistic behaviors, chasing and biting their opponents. They did not show any extended brood guarding as observed in other parasitoid species known to defend their hosts, such as *Goniozus nephantidis* females that can stay with their offspring for up to 11 days post-oviposition (Goubault et al., 2007b). In *D. basalis*, females protect their

host only during its inspection and oviposition (for 50 minutes on average). This time seems sufficient for the host to become recognizable as parasitized by a conspecific female. Indeed, females of this species are able to discriminate the host parasitism status only from 30 minutes after oviposition. From that time, they are able to detect a substance produced by the developing embryo present on the host and henceforth strongly avoid superparasitism (Gauthier et al., 1996). From the owner's point of view, it is advantageous to protect the host as long as their offspring are vulnerable but then leave the present host and search for new ones. Thus, in this species, contests would lead to the rapid departure of the losing contestant from the vicinity of the host. These females would then quickly look for and exploit other hosts. This would increase the parasitism efficiency and favor a better control of hosts. Similar results have been found in *Asobara citri* (de Jong et al., 2009, de Jong et al., 2011). In this species, females aggressively defend their hosts and chase conspecific competitors away from the patch that they exploit. This results in a regular spatial distribution of *A. citri* females over the habitat favoring the exploitation of numerous host patches simultaneously. Such an effect would however need to be confirmed in *D. basalis* with investigations carried out at the level of host patch exploitation (and not only at the level of the exploitation of a single host).

Conclusion

The present study demonstrates the importance of female egg load, previous habitat quality, and ownership status on female aggressiveness and contest resolution in *D. basalis*. It also shows that in this species, female-female contests would lead to females' dispersion and potentially to a more regular distribution of parasitoids through the habitat. This would therefore favor a better control of hosts when *D. basalis* is used as biological control agent to suppress bruchid beetles' populations.

References

- Amevoïn K, Sanon A, Apossaba M & Glitho IA** (2007) Biological control of bruchids infesting cowpea by the introduction of *Dinarmus basalis* (Rondani) (Hymenoptera: Pteromalidae) adults into farmers' stores in West Africa. *Journal of Stored Products Research* 43: 240-247.
- Arnott G & Elwood RW** (2008) Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour* 76: 529-542.

- Bai B & Smith SM** (1993) Effect of host availability on reproduction and survival of the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*. *Ecological Entomology* 18: 279-286.
- Batchelor TP, Hardy ICW, Barrera JF & Pérez-Lachaud G** (2005) Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control* 33: 194-202.
- Brown WD, Chimenti AJ & Siebert JR** (2007) The payoff of fighting in house crickets: Motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology* 113: 457-465.
- Brown WD, Smith AT, Moskalik B & Gabriel J** (2006) Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. *Animal Behaviour* 72: 225-233.
- Dale S & Slagsvold T** (1995) Female contests for nest sites and mates in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ethology* 99: 209-222.
- De Jong PW, Hemerik L, Gort G & van Alphen JJM** (2009) Different forms of mutual interference result in different spatial distributions of foraging *Drosophila* parasitoids *Asobara citri* and *Asobara tabida*, Vol. 20: Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 20, Ede, The Netherlands, 19 December 2008 (ed., pp. 17-29.
- De Jong PW, Hemerik L, Gort G & van Alphen JJM** (2011) Rapid establishment of a regular distribution of adult tropical *Drosophila* parasitoids in a multi-patch environment by patch defence behaviour. *PLoS ONE* 6: e20870.
- Denoth M, Frid L & Myers JH** (2002) Multiple agents in biological control: improving the odds? *Biological Control* 24: 20-30.
- Dissanayake A, Galloway TS & Jones MB** (2009) Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375: 57-63.

- Enquist M & Leimar O** (1987) Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* 127: 187-205.
- Field SA** (1998) Patch exploitation, patch-leaving and pre-emptive patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis* (Insecta: Scelionidae). *Ethology* 104: 323-338.
- Field SA & Calbert G** (1998) Patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus Basalis*: When to begin fighting? *Behaviour* 135: 629-642.
- Field SA & Calbert G** (1999) Don't count your eggs before they're parasitized: contest resolution and the trade-offs during patch defense in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*. 10: 122-127. doi:10.1093/beheco/10.2.122.
- Fletcher JP, Hughes JP & Harvey IF** (1994) Life expectancy and egg load affect oviposition decisions of a solitary parasitoid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 258: 163-167. doi:10.1098/rspb.1994.0157.
- Gauthier N** (1996) Étude d'un ectoparasitoïde solitaire *Dinarmus basalis* Rond (Hymenoptera: Pteromalidae) en situation de compétition intra- et interspécifique: Activité reproductrice et réponses comportementales: Université de Tours, Tours, p. 183.
- Gauthier N, Monge JP & Huignard J** (1996) Superparasitism and host discrimination in the solitary ectoparasitoid *Dinarmus basalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 79: 91-99.
- Gauthier N, Sanon A, Monge JP & Huignard J** (1999) Interspecific relations between two sympatric species of hymenoptera, *Dinarmus basalis* Rond and *Eupelmus vuilleti* Crw, ectoparasitoids of the bruchid *Callosobruchus maculatus* F. *Journal of Insect Behavior* 12: 399-413.
- Godfray HCJ** (1994) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Goubault M, Cortesero AM, Poinot D, Wajnberg E & Boivin G** (2007a) Does host value influence female aggressiveness, contest outcome and fitness gain in parasitoids? *Ethology* 10: 10.

- Goubault M, Outreman Y, Poinso D & Cortesero AM** (2005) Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology* 16: 693-701.
- Goubault M, Scott D & Hardy ICW** (2007b) The importance of offspring value: maternal defence in parasitoid contests. *Animal Behaviour* 74: 437-446.
- Goubault Mn, Batchelor TP, Linforth RST, Taylor AJ & Hardy ICW** (2006) Volatile emission by contest losers revealed by real-time chemical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2853-2859. doi:10.1098/rspb.2006.3655.
- Hack MA, Thompson DJ & Fernandes DM** (1997) Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: Effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome duration. *Ethology* 103: 488-498.
- Hammerstein P** (1981) The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour* 29: 193-205.
- Hardy ICW & Goubault M** (2007) Wasp fights: understanding and utilizing agonistic bethylid behaviour. *Biocontrol News and Information* 28: 11-15.
- Hardy ICW, Goubault M & Batchelor TP** (2013) Hymenopteran contests and agonistic behaviour. In: *Animal Contests* (eds. by Hardy & Briffa) university Press, Cambridge, in Press.
- Heimpel GE & Rosenheim JA** (1998) Egg limitation in parasitoids: A review of the evidence and a case study. *Biological Control* 11: 160-168.
- Hughes J, Harvey I & Hubbard S** (1994) Host-searching behavior of *Venturia canescens* (Grav.) (Hymenoptera: Ichneumonidae): Superparasitism. *Journal of Insect Behavior* 7: 455-464.
- Huignard J** (1996) Biological control of bruchid insect pest of cowpea in west Africa. . Rapport final contrat CEE (1993-1996): 142 pages.
- Jaloux B, Sanon A, Huignard J & Monge JP** (2004) Interspecific relationships between the solitary ectoparasitoid, *Eupelmus vuilleti* Crw. Eupelmidae, and its sympatric species, *Dinarmus basalis* Rond. Pteromalidae, in the presence of their host, *Callosobruchus maculatus* Pic Coleoptera Bruchidae. *Journal of Insect Behavior* 17: 793-808.

- Kokko H, López-Sepulcre A & Morrell LJ** (2006) From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *The American Naturalist* 167: 901-912. doi:doi:10.1086/504604.
- Krebs JR** (1982) Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 185-194.
- Leimar O & Enquist M** (1984) Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 111: 475-491.
- Leveque L, Monge J-P, Rojas-Rousse D, Alebeek F & Huignard J** (1993) Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae). *Oecologia* 94: 272-277.
- Maynard Smith J** (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209-221.
- Maynard Smith J** (1982) Do animals convey information about their intentions? *Journal of Theoretical Biology* 97: 1-5.
- Maynard Smith J & Parker GA** (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24: 159-175.
- Mohamad R, Monge J-P & Goubault M** (In press) Wait or fight? Ownership asymmetry affects contest behaviors in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*.
- Mohamad R, Monge J-P & Goubault M** (2011) Agonistic interactions and their implications for parasitoid species coexistence. *Behavioral Ecology* 22: 1114-1122. doi:10.1093/beheco/arr098.
- Mohamad R, Monge JP & Goubault M** (2010) Can subjective resource value affect aggressiveness and contest outcome in parasitoid wasps? *Animal Behaviour* 80: 629-636.
- Monedji D, Amevoïn K, Nuto Y & Glitho IA** (2002) Potentiel Reproducteur de *Dinarmus basalis* Rond. (Hymenoptera: Pteromalidae) en Présence de Son Hôte *Callosobruchus*

maculatus F. (Coleoptera: Bruchidae) en Zone Guinéenne. *Insect Sci. Applic* 22: 113-121.

Monge JP, Dupont P, Idi A & Huignard J (1995) The consequences of interspecific competition between *Dinarmus-basalis* (Rond) (Hymenoptera, Pteromalidae) and *Eupelmus-vuilleti* (Crw) (Hymenoptera, Eupelmidae) on the development of their host population. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 16: 19-30.

Neat FC, Huntingford FA & Beveridge MMC (1998) Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour* 55: 883-891.

Ouedraogo PA, Sou S, Sanon A, Monge JP, Huignard J, Tran B & Credland PF (1996) Influence of temperature and humidity on populations of *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its parasitoid *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) in two climatic zones of Burkina Faso. *Bulletin of Entomological Research* 86: 695-702. doi:doi:10.1017/S0007485300039213.

Parker GA (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 47: 223-243.

Pérez-Lachaud G, Hardy ICW & Lachaud J-P (2002) Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control* 25: 231-238.

Petersen G & Hardy ICW (1996) The importance of being larger: parasitoid intruder-owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour* 51: 1363-1373.

Sanon A (1997) Contribution à l'étude du contrôle biologique des coléptères bruchidae et de leurs parasitoïdes larvophages dans les systèmes de stockage du niébé (*Vigna unguiculata* Walp) au Burkina Faso. Importance dans la mise en place des méthodes de lutte biologique: Université de Tours, Tours, p. 180.

Sanon A, Ouedraogo AP, Tricault Y, Credland PF & Huignard J (1998) Biological control of bruchids in cowpea stores by release of *Dinarmus basalis* (hymenoptera: pteromalidae) adults. *Environmental Entomology* 27: 717-725.

- Sirot E & Krivan V** (1997) Adaptive superparasitism and host-parasitoid dynamics. *Bulletin of Mathematical Biology* 59: 23-41.
- Stokkebo S & Hardy ICW** (2000) The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour* 59: 1111-1118.
- Takeuchi T & Honda K** (2009) Early comers become owners: effect of residency experience on territorial contest dynamics in a Lycaenid Butterfly. *Ethology* 115: 767-773.
- Van Alebeek FAN** (1991) Interspecific host discrimination by two solitary ectoparasitoids of immature stages of Bruchidae. *Medecine Faculty Landbouw Rijksmiv Genetic* 56: 1011-1020.
- Waage JK & Hassell MP** (1982) Parasitoids as biological control agents - a fundamental approach. *Parasitology* 84: 241-268. doi:doi:10.1017/S003118200005366X.
- Wajnberg E, Bernstein C & van Alphen J** (2008) Behavioural ecology of insect parasitoids: From theoretical approaches to field applications. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Wajnberg E, Curty C & Colazza S** (2004) Genetic variation in the mechanisms of direct mutual interference in a parasitic wasp: consequences in terms of patch-time allocation. *Journal of Animal Ecology* 73: 1179-1189.

Chapitre 4

Stratégies des femelles en situation de compétition interspécifique



Contexte de l'étude

Quand deux espèces exploitent la même niche écologique, elles entrent en compétition. Cette compétition interspécifique peut conduire à l'exclusion de l'une d'entre elles. Toutefois, il est possible qu'un équilibre s'installe et que les deux espèces coexistent en sympatrie.

Eupelmus vuilleti et *Dinarmus basalis* sont deux espèces de parasitoïdes solitaires, sympatriques exploitant la même niche écologique, les larves et les nymphes de *Callosobruchus maculatus*, un coléoptère séminivore, au sein des systèmes de stockage traditionnels du Niébé (*Vigna unguiculata* Walp). Les greniers constituent des systèmes relativement clos, au sein desquels les populations des deux espèces fluctuent fortement, pouvant entraîner une compétition intra- et interspécifique importante. En situation de **compétition par exploitation**, les deux espèces présentent des stratégies différentes : *D. basalis* tend à rejeter les hôtes parasités, par des femelles hétérospécifiques. Au contraire, *E. vuilleti* tend à accepter ces hôtes voire parfois à les préférer à des hôtes sains. Ces capacités de multiparasitisme s'accompagnent parfois d'ovicide ou larvicide. Ainsi *E. vuilleti* semblerait être une espèce dominante qui pourrait exclure *D. basalis*. Donc comment *D. basalis* peut-il se maintenir ?

L'ensemble des études précédentes faites sur ces deux espèces, se sont concentrées sur l'étude des stratégies comportementales des femelles des deux espèces en situation de compétition par exploitation. Aucune donnée n'est disponible dans la littérature sur les stratégies de ces deux espèces en situation de **compétition par interférence** (i.e. les femelles exploitent les patches en présence de compétitrices et interagissent directement avec elles). Cette partie est donc consacrée à l'étude des stratégies des femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* en situation de compétition par interférence interspécifique dans le but de déterminer si ces stratégies permettent de contre-balancer l'apparente dominance d'*E. vuilleti* en situation de compétition par exploitation.

Nous avons étudié la capacité des femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* à protéger directement leurs hôtes (et donc leur progéniture) face à des compétitrices de l'autre espèce. Nous avons tout d'abord étudié l'influence de facteurs tels que la qualité de l'habitat précédent, le nombre d'œufs en rétention et le statut de propriétaire sur l'intensité et la résolution des conflits pour l'accès à un hôte (**Article 4**). Puis, nous nous sommes intéressés aux stratégies d'exploitation d'un patch d'hôtes en présence d'une concurrente allospécifique (compétition interspécifique

par interférence et par exploitation). Nous avons ainsi essayé de déterminer les stratégies adoptées par les femelles faisant face à un trade-off entre protéger leurs descendants et exploiter les hôtes sains restant dans le patch (**Article 5**).

ARTICLE 4

**Agonistic interactions and their implications for parasitoid species
coexistence**

Mohamad Rihab, Monge Jean-Paul & Goubault Marlène

Behavioral Ecology. 22:1114-1122.

Les combats permettent-ils à deux espèces parasitoïdes de coexister?

Quand deux espèces exploitent la même niche écologique, elles entrent en compétition. Cette compétition interspécifique peut conduire à l'exclusion de l'une d'entre elles. Toutefois, il est possible qu'un équilibre s'installe et que les deux espèces coexistent en sympatrie. La compétition entre espèces existe sous deux formes : (i) la compétition par exploitation, lorsque la simple exploitation des ressources par les individus d'une espèce réduit leur disponibilité pour les individus de l'autre espèce et (ii) la compétition par interférence, lorsque des individus des deux espèces entrent en conflit direct pour l'accès aux ressources. Les stratégies adoptées par les deux espèces dans les deux types de compétition peuvent se contre-balancer et permettre la coexistence en sympatrie.

Eupelmus vuilleti et *Dinarmus basalis* sont deux espèces de parasitoïdes solitaires, exploitant la même niche écologique, les larves et les nymphes de *Callosobruchus maculatus* un coléoptère séminivore. En situation de compétition par exploitation, les femelles de *D. basalis* rejettent les hôtes parasités par *E. vuilleti* alors que celles d'*E. vuilleti* acceptent ceux parasités par *D. basalis* voire les recherchent et les préfèrent aux hôtes sains. De surcroît, à ces capacités de multiparasitisme est associé un comportement d'ovicide et de larvicide. Ainsi *E. vuilleti* présente les caractéristiques d'une espèce dominante, potentiellement capable d'exclure *D. basalis*. Aussi, nous pouvons nous demander comment *D. basalis* peut se maintenir dans la même niche écologique qu'*E. vuilleti*, comme cela est observé dans certaines zones africaines ?

Des études préliminaires nous ont permis d'observer que les femelles de ces deux espèces expriment, en situation de compétition par interférence, des comportements agonistiques les unes envers les autres visant à défendre les hôtes qu'elles exploitent. L'objectif de ce travail est d'étudier ces comportements et en particulier l'effet de facteurs influençant les capacités à se battre des femelles (poids), leur motivation (charge en œufs et qualité de l'habitat précédent) et le statut de propriétaire sur l'intensité et la résolution des conflits. Ainsi nous pourrions déterminer si les comportements en situation de compétition par interférence peuvent contrebalancer les comportements en situation de compétition par exploitation et permettre la sympatrie.

Dans cette étude, nous avons observé qu'en présence de compétitrices allospécifiques, les femelles de *D. basalis* et d'*E. vuilleti* expriment des comportements agonistiques (poursuites et attaques). Celles de *D. basalis* sont les plus agressives et remportent la majorité des conflits. La résolution des conflits est davantage influencée par la charge en œufs des femelles (valeur subjective de la ressource) que par la taille relative des compétitrices (capacité à se battre): les femelles de *D. basalis* sont en effet plus petites que celles d'*E. vuilleti*. Néanmoins, comme attendu, la valeur que la femelle place dans l'hôte augmentant avec sa charge en œufs, elle est plus motivée pour pondre et remporte plus souvent l'accès à l'hôte. Selon la théorie des conflits, les femelles issues d'un habitat pauvre devraient placer une grande valeur dans l'hôte; aussi, elles devraient être plus motivées à se battre et elles devraient remporter les conflits. Toutefois le contraire est observé chez *E. vuilleti* : les femelles venant d'un habitat riche gagnent plus souvent l'accès à l'hôte. Ceci pourrait s'expliquer par leurs plus grandes capacités à se battre grâce à l'énergie acquise par nutrition aux dépens des hôtes avant l'expérience.

Finalement, si les femelles d'*E. vuilleti* semblent dominer en situation de compétition par exploitation, en faisant du multiparasitisme précédé d'ovicide, celles de *D. basalis* semblent dominer en situation de compétition par interférence, en étant plus agressives et en limitant l'accès aux hôtes à leurs compétitrices allospécifiques. La coexistence de ces deux espèces pourrait être le résultat d'un équilibre entre les stratégies adoptées par les femelles dans ces deux situations de compétition.

Abstract

When two species exploit the same limiting resource, interspecific competition may lead to the exclusion of one of them. For the two species to coexist, resource exploitation strategies exhibited by both species must somehow counterbalance each other. *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis* are two solitary parasitoid species exploiting the same hosts (larvae and pupae of *Callosobruchus maculatus*) in sub-Saharan Africa. They display different strategies when in indirect (exploitative) competition situations: *D. basalis* females tend to avoid multiparasitism while *E. vuilleti* females tend to accept parasitized hosts. Therefore, *E. vuilleti* seems dominant and potentially able to exclude *D. basalis*. Thus, how can *D. basalis* persist when in sympatry with *E. vuilleti*? Here, we studied the strategies adopted by females of either species when in direct (interference) competition. We investigated the effect of certain factors affecting females' competitive abilities or the value that they place on the resource such as female size, female physiological state (egg load), the quality of the habitat previously encountered by females (rich or poor in hosts) and the ownership status. This study revealed that *D. basalis* females tended to outcompete *E. vuilleti* females when competing for a given host. They were more aggressive and won most contests, whereas *E. vuilleti* females only won contests when being an owner with a high egg load or when having experienced high host availability. Thus, both species seem to show counterbalancing strategies when in exploitative and interference competition, which could promote their coexistence in nature.

Key words: Interspecific competition, female size, female egg load, previous habitat quality, ownership status, sympatry

Introduction

The coexistence of different species that depend on, and compete for, the same resources at the same time is commonly observed (Basset 1995). The mechanisms allowing such a coexistence of species have been much debated over the past 50 years (since Hutchinson (1961)). The efforts of theoretical, laboratory and field ecologists have been mainly devoted to determine the biological properties and behavioral strategies that competing species must show in order to avoid competitive exclusion (Huston 1994). The different factors that can influence the distribution of species, and lead either to their coexistence or exclusion, can be classified in three categories: (1) abiotic factors such as climatic changes (Miyazaki et al. 2006) or salinity (Willason 1981; Knowlton et al. 1994) which are tolerated differentially by the competing species. (2) Extrinsic biotic factors such as, for instance, the biological properties of the resource shared which can differentially affect the population dynamics of the studied species (e.g. species difference in resource acquisition, preemption (Kyle and Sebastian 2010), or degradation abilities (Reitz and Trumble 2002)). The presence of predators/parasites can also influence species distribution since natural enemies may preferentially attack one of the interacting species (Tayasu et al. 1996). (3) Biotic factors intrinsic to the studied species can additionally affect their distribution such as their foraging efficiency (Brown 1989; Morrison 2002; Morrison 2006), niche partitioning (Salewski et al. 2003), temporal partitioning (Richards 2002), spatial aggregation (Shorrocks and Sevenster 1995) or competitive ability (Houle et al. 2006).

Coexistence is usually mediated by more than one mechanism, with interspecific competition certainly being the major force driving animal and plant community structure (Huston 1994; McCormick et al. 1996, Yu and Wilson 2001, Amarasekare 2002). It is, however, considered that coexistence of multiple species is generally restricted to situations where interspecific competition is weaker than intraspecific competition (Schoener 1976). In such cases, coexistence then depends on trade-offs between the species' competitive abilities to discover and exploit the shared resource (exploitative competition) and to dominate it (interference competition). These trade-offs can, in turn, be influenced by predation or parasitism that may occur between the competing species (Amarasekare 2002) or may be committed by natural enemies on one of the species (LeBrun and Feener 2007).

In parasitoid wasps, hosts represent a limited resource for which females may compete with heterospecific females in order to feed and lay their eggs. Such an interspecific competition

can strongly structure species distribution and condition species diversity. Many theoretical and empirical investigations have highlighted the outcome of these competitive interactions: either competitive exclusion or coexistence (Briggs 1993; Briggs et al. 1993; Murdoch and Briggs 1996; Murdoch et al. 1996; Amarasekare 2000; Castillo and Velasco-Hernandez 2003; Batchelor et al. 2005, 2006; Mahmoud and Lim 2008; Hackett-Jones et al. 2009). Coexistence of multiple species has been found to depend first on the host's life history parameters, and second on the parasitoids' competitive ability and parasitism efficiency (Castillo and Velasco-Hernandez 2003, Batchelor et al. 2006).

Eupelmus vuilleti Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) are two solitary synovigenic (i.e. females mature eggs throughout adult life) ectoparasitoid species. They exploit the same hosts: they both feed and lay eggs on larvae and pupae of different bruchid species (e.g. *Bruchidius atrolineatus*, *Callosobruchus rhodesianus* and *Callosobruchus maculatus*) (Huignard 1996; Rivero and Casas 1999), which represent important pests attacking cowpea seeds in Sub-Saharan Africa. The distribution of *D. basalis* is wide (from subtropical Guinea to dry Sahelian areas) and overlaps that of *E. vuilleti* in dry sub-Saharan areas (Huignard 1996). Although the density of hosts and parasitoids can be low in the field, they can be much higher under storage conditions. Indeed, at the beginning of the dry season, cowpea seeds are harvested and stored in granaries where *C. maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) can become extremely abundant and the major and most damaging pest of cowpea seeds. Adults of other species such as *B. atrolineatus* and *C. rhodesianus* which emerge at the beginning of the storage are in reproductive diapause and soon leave the containers to reach aestivation sites (Amevoin et al. 2006). Due to the high density of *C. maculatus* in granaries, parasitoid populations may increase greatly, potentially leading to high intra- and interspecific competition levels (Monge and Huignard 1991).

Previous studies have shown that these two parasitoid species present different biological properties (Table 1). Under storage conditions, *D. basalis* shows a very good capacity to move through the cowpea seeds column and therefore to locate hosts (Huignard 1996). This leads this species to present, in absence of interspecific competition, a high parasitism efficiency and cause the strongest decrease in host density (Monge et al. 1995). In contrast, when both parasitoid species are present, *D. basalis* density remains low whereas that of *E. vuilleti* progressively increases (Monge et al. 1995). This result can be explained by the

difference in strategies adopted by females of each species under exploitative competition: when confronted by already parasitized hosts, *D. basalis* females tend to avoid multiparasitism, whereas *E. vuilleti* females tend to accept parasitized hosts (van Alebeek 1991; Monge et al. 1995; Jaloux 2004), even sometimes preferring them to healthy hosts. They also frequently commit ovicide before ovipositing (Leveque et al. 1993; Gauthier et al. 1999). *E. vuilleti* therefore seems to be dominant and potentially able to exclude *D. basalis* (van Alebeek 1991). Nevertheless several studies confirmed that both species can coexist (Monge et al. 1995). We thus considered the question of how *D. basalis* can persist when in sympatry with *E. vuilleti*.

Table 1: Summary of some biological properties and behavioral strategies of *D. basalis* and *E. vuilleti*

Biological properties/ behavioral strategies	<i>D. basalis</i>	<i>E. vuilleti</i>	Source
Host plant location efficiency	++	+	(Monge and Cortesero 1996)
Parasitism efficiency	++	+	(Monge et al. 1995; Sanon 1997)
Growth rate	++	+	(Huignard 1996)
Lifetime fecundity	++ (136 eggs)	+	(Sanon 1997; Mondedji et al. 2002)
Superparasitism and multiparasitism	-	++	(van Alebeek 1991; Monge et al. 1995; Jaloux 2004)
Kleptoparasitism and ovicide	-	++	(Leveque et al. 1993; van Alebeek et al. 1993; Jaloux et al. 2004)

Recent observations revealed interspecific agonistic behaviors between females of *E. vuilleti* and *D. basalis* when exploiting a host simultaneously (R. Mohamad, personal observation). Outcomes of such contests are expected to be determined by the differences in competitive abilities between opponents, called Resource Holding Potential or RHP (Maynard Smith 1974; Leimar and Enquist 1984; Petersen and Hardy 1996; Hack et al. 1997; Goubault et al.

2006; Goubault et al. 2007b; Arnott and Elwood 2009). They should also be influenced by the differences in the value that they place in the resource, called Resource Value or RV (Maynard Smith 1982; Stokkebo and Hardy 2000; Humphries et al. 2006; Goubault et al. 2007b; Arnott and Elwood 2008; Mohamad et al. 2010). Finally, their ownership status (i.e. owner vs. intruder) should affect contest resolution (Petersen and Hardy 1996). In *E. vuilleti*, female aggressiveness and outcomes of intraspecific contests have been shown to mainly depend on contestant's asymmetries in subjective resource value (which affects female motivation to fight): females having more ready-to-lay eggs and those having been deprived of hosts (i.e. coming from an habitat poor in hosts) were more aggressive and more likely to win contests (Mohamad et al. 2010).

In the present study, we aimed at understanding how *E. vuilleti* and *D. basalis* can coexist when in sympatry. More particularly, we investigated the behavioral strategies adopted by females of both species when in direct (contest) interspecific competition. The aim was to assess whether agonistic interactions may, at least partially, counterbalance the fact that *E. vuilleti* dominates indirect (exploitative) competition for hosts. We thus explored females' ability to directly protect their hosts (and therefore their offspring) against heterospecific females (contest competition). We also explored the extent to which factors modifying females' competitive ability (RHP) and the value that they placed on the host (RV) can affect contest outcomes. The tested factors were female size, female egg load, the quality of the previous habitat experienced by females (i.e. either rich or poor in hosts) and the intruder species. We then discussed our results in the context of contest behaviors and the potential consequences of these behaviors in species coexistence.

Materials and methods

Rearing procedures

Dinarmus basalis and *E. vuilleti* individuals were collected in crop fields in Togo in 2007. They were then reared on larvae and pupae of *C. maculatus* in the laboratory (IRBI, University of Tours, France). Parasitoids and *C. maculatus* were bred according to the methodology described in Jaloux et al. (2004), in a climate room at 33°C, high relative humidity and 13:11h L:D.

Contest experiments

Females used in experiments were isolated upon emergence, preventing them from having any previous experience of competition. They were individually placed in Petri dishes (diameter: 8.5 cm, height: 2.7 cm) for the 4 days preceding the experiment. They were provided with water, 1-to-2 males for insemination and oogenesis stimulation (Terrasse and Rojas-Rousse 1986), and a variable number (see below) of cowpea seeds, each infested by a single healthy host (either a fourth instar larva or a prepupa of *C. maculatus*). Females were weighed and deprived of hosts for two hours before the test.

Following Mohamad and collaborators' experimental procedures (Mohamad et al. 2010), we placed one female of each species into an apparatus described and illustrated in Petersen & Hardy (1996). It consisted of a plastic block made of three chambers (one central containing one host and two empty lateral) linked by a slot. Barriers could be inserted into the slot to isolate or interconnect the chambers. This apparatus simulates the pods in which cowpea seeds naturally grow.

Contests were always staged between one *D. basalis* and one *E. vuilleti* female of the same age (4 days old). The two females were introduced into the central chamber containing one host. We recorded all agonistic behaviors displayed by each female (see results for a description of these behaviors) using a custom computer program serving as a behavioral event recorder (developed by Robert Collins and Michael Tourtellot, University of Kansas). Observations stopped when neither of the females contacted the host or displayed any agonistic interactions for at least 60 seconds (pilot studies showed that females leaving the host for at least 60s did not return to it). Immediately after each test, the wasps were dissected in order to count the number of mature eggs present in their abdomen (egg load), and cowpea seeds were opened to confirm behavioral observations of oviposition. The eggs of both species are easily distinguishable: those of *E. vuilleti* are bigger (Length = 800 μm , width = 160 μm) and show a 60- μm pedicle, while those of *D. basalis* are smaller (Length = 600 μm , width = 150 μm) and present no pedicle (Jaloux et al. 2004). The sum of the eggs ready to lay and those laid during the experiments allowed us to calculate the females' initial egg load.

To investigate the influence of the quality of the previous habitat experienced by females and female egg load on contest outcome and female aggressiveness, we generated two groups of females: females were either supplied with a single host replaced daily (i.e. poor-habitat females) or with eight hosts replaced daily (i.e. rich-habitat females). Females of each species

were randomly assigned to one of these groups at their emergence. The different treatments are presented in Table 2.

In order to study the influence of intruder species on contest outcome, one species was defined as the owner of the host: a female of that species was left alone with the host until she started exploring it with her ovipositor (pilot work showed that females could be considered as owners once they had started exploring the host with their ovipositor). At this stage, a female of the other species, called intruder, was introduced into the arena.

Statistical analysis

For data analysis, we used generalized linear modeling carried out with GenStat statistical package (Version 10, VSN International, Hemel Hempstead, U.K.). Log-linear analyses were used to investigate the effect of previous habitat quality on female egg load and the effect of female egg load on female size. Logistic regressions were used to explore the influence of previous habitat quality, female egg load and intruder species on contest outcomes (Hardy and Field 1998). Finally, as data on attack rates were not normally distributed (Shapiro-Wilk test: $W = 0.614$, $P < 0.001$), we used nonparametric tests to analyze them. Wilcoxon tests were used to compare the attack rate of *E. vuilleti* and *D. basalis* females and to compare the female egg load and female size between both species. We used contingency table to compare the percentage of contests won by each species between the different treatments described in table 2. A Spearman rank correlation was used to assess the correlation between females' attack rate and their own egg load, applying a Bonferroni correction as multiple statistical tests were performed on the same data set. Finally, Mann-Whitney tests were used to compare the attack rates of females differing in previous habitat quality and to study the independence between female size and previous habitat quality.

Results

Female egg load, female weight and quality of the previous habitat

We first checked that egg load was not affected by the quality of the previous habitat experienced by females (in *D. basalis*; Log-linear regression: $F_{1, 68} = 0.17$, $P = 0.67$ and in *E. vuilleti*; $F_{1, 68} = 0.07$, $P = 0.78$). Similarly, female size, defined as body weight, did not vary with habitat quality in both species (in *D. basalis*; Mann-Whitney test: $U = 567.0$, $P = 0.74$ and in *E. vuilleti*; $U = 248.0$, $P = 0.10$). We also found that egg load was not correlated with body weight in *D. basalis* (Log-linear regression: $F_{1, 68} = 3.76$, $P = 0.05$) and in *E. vuilleti* ($F_{1,$

$t_{68} = 2.37, P = 0.12$). We were therefore able to study the separate effects of egg load, female weight and previous habitat quality on intensity and outcome of contests in *E. vuilleti* and in *D. basalis*.

Females of the two species differed significantly in terms of egg load and size, with *D. basalis* females being more gravid but smaller (mean \pm SEM: 3.64 ± 0.17 vs. 2.73 ± 0.15 mature eggs in *D. basalis* and *E. vuilleti* respectively, Wilcoxon test: $T = 62.5, n = 69, P < 0.001$; 1.35 ± 0.01 vs. 1.71 ± 0.02 mg in *D. basalis* and *E. vuilleti* respectively, $T = 48.5, n = 69, P < 0.001$). Because of these differences between females of both species, the effects of egg load and weight on contest behaviors and outcomes have been tested separately for each species.

Female aggressiveness and contest outcomes

When encountering a heterospecific competitor during host exploitation, *D. basalis* and *E. vuilleti* females displayed agonistic behaviors. *E. vuilleti* females showed the same repertoire of agonistic behaviors as observed when competing with a conspecific female (Mohamad et al. 2010): they raised their antennae in the direction of their opponent, could kick her with their legs during the oviposition sequence without taking their ovipositor out of the seed (defensive behavior) and this could escalate to a full attack (chasing and hitting with her antennae or head). *D. basalis* females exhibited similar agonistic behaviors except for the defensive behavior. In this study, as in Mohamad et al. (2010), we only considered the most aggressive behaviors, chasing and hitting, regrouped under the term attack because these behaviors led to the departure of the loser female from the central chamber of the arena. During all of these observations, no females were killed or visibly injured.

Dinarmus basalis females appeared to be more aggressive than *E. vuilleti* females regardless of the quality of their previous habitat (Wilcoxon test: $T = 191.0, n = 69, P < 0.001$; Figure 1a). There was a clear winner (i.e. only one female laid an egg) in 57 of the 69 contests. We therefore restricted our following analyses to these cases. *D. basalis* females won most of these contests (73%) when simultaneously exploiting a host with *E. vuilleti* females ($\chi^2 = 37.44, df = 3, P < 0.0001$, Table 2, Figure 1b).

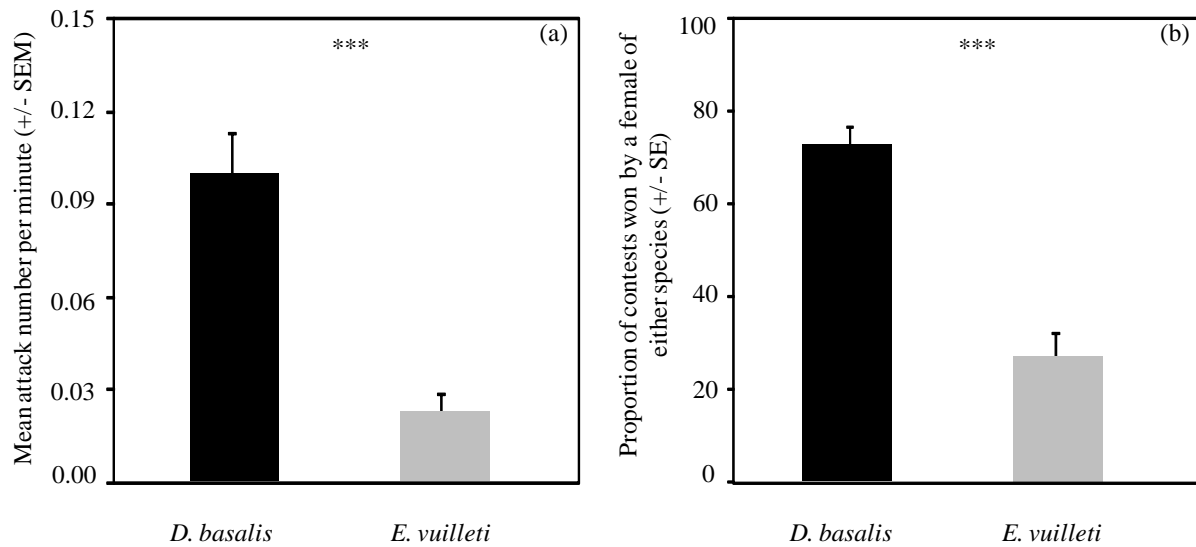


Figure 1: (a) Female aggressiveness in terms of attack rate in *D. basalis* and *E. vuilleti* and (b) Proportion of contests won by a female of either species. ***: $P < 0.001$.

Table 2: Contest outcomes according to females' previous habitat quality

Quality of the previous habitat experienced by		No. replicates	No. contests with a clear winner	Contests won by <i>D. basalis</i> (%)	Contests won by <i>E. vuilleti</i> (%)
<i>D. basalis</i>	<i>E. vuilleti</i>				
Poor	Poor	19	14	86	14
Rich	Rich	18	16	75	25
Rich	Poor	16	15	80	20
Poor	Rich	16	12	50	50

Effect of female egg load, female weight and previous habitat quality on female aggressiveness and contest outcome

To investigate the effect of female egg load, female weight and previous habitat quality on female aggressiveness and contest outcome, we randomly picked one out of the two contesting females in each replicate using the ALEA function of Microsoft Excel (Pack Office 2007) and defined her as the focal female. Among the 57 observations with a clear winner, the focal female was *D. basalis* in 30 of them, and *E. vuilleti* in 27. To assess the influence of the quality of the previous habitat experienced by female, female egg load and female size on

contest outcome, we defined contest outcome as a binary response: 1 = *E. vuilleti* female won, 0 = *E. vuilleti* female lost.

Effect of female weight

There was no effect of female weight on the attack rate expressed by *D. basalis* and *E. vuilleti* females during contests ($r_s = 0.32$, $n = 30$, $P = 0.09$ and $r_s = 0.13$, $n = 27$, $P = 0.94$ respectively). The probability of *E. vuilleti* female winning the contest was influenced by *D. basalis* female size (they were less likely to win when *D. basalis* females were large; $G_1 = 5.58$, $P = 0.018$) but not by their own weight ($G_1 = 1.36$, $P = 0.24$).

Effect of female egg load

We observed that *D. basalis* female's attack rate was not influenced by her egg load ($r_s = 0.34$, $n = 30$, $P = 0.10$). Similarly, the attack rate of *E. vuilleti* female did not increase with her egg load ($r_s = 0.32$, $n = 27$, $P = 0.42$). In contrast, contest outcomes were influenced by female egg load in both species. The probability of *E. vuilleti* females winning contests decreased with *D. basalis* egg load ($G_1 = 20.12$, $P < 0.001$; Figure 2a) but increased with their own egg load ($G_1 = 5.49$, $P = 0.01$; Figure 2b).

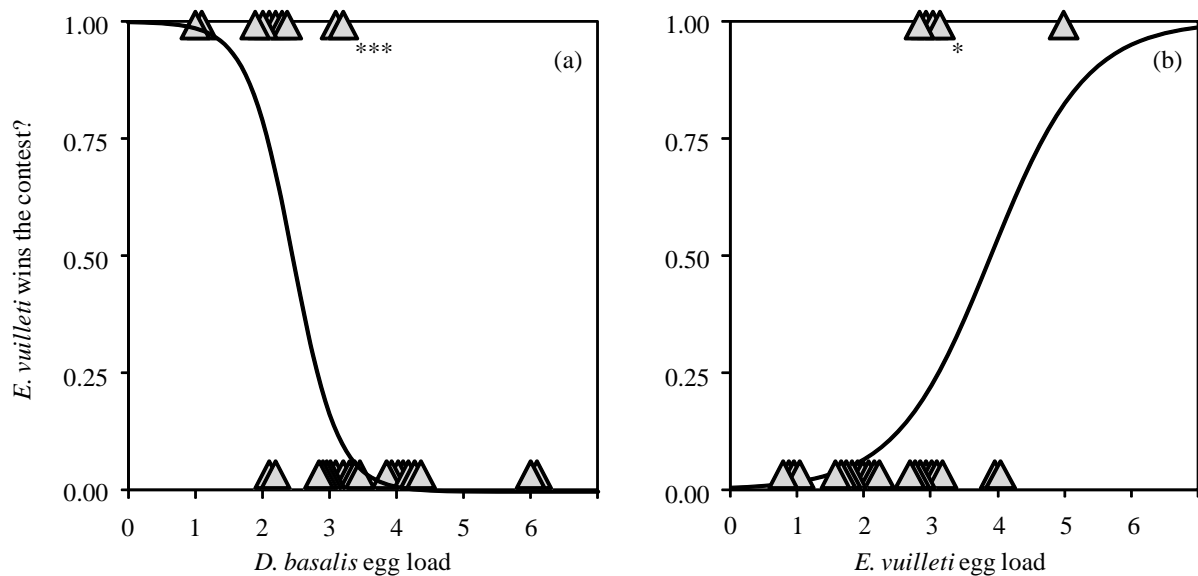


Figure 2: Effect of (a) *D. basalis* female's egg load and (b) *E. vuilleti* female's egg load on contest outcome in terms of *E. vuilleti* wins the contests. *: $P < 0.05$, ***: $P < 0.001$.

Effect of previous habitat quality

There was an effect of the previous habitat quality on the aggressiveness of *D. basalis* females ($U = 61.5$, $P = 0.03$; Figure 3a): poor habitat females tended to attack more than females from

a rich habitat but this did not affect contest outcomes ($G_1 = 0.02$, $P = 0.87$; Figure 4a). The quality of the previous habitat experienced by *E. vuilleti* also influenced their attack rate but in the opposite direction: *E. vuilleti* females coming from a rich habitat appeared more aggressive than those from a poor habitat ($U = 35.0$, $P < 0.001$; Figure 3b). This resulted in rich habitat *E. vuilleti* females being more likely to win than poor habitat females when fighting *D. basalis* females ($G_1 = 12.73$, $P < 0.001$, Figure 4b, see also table 2).

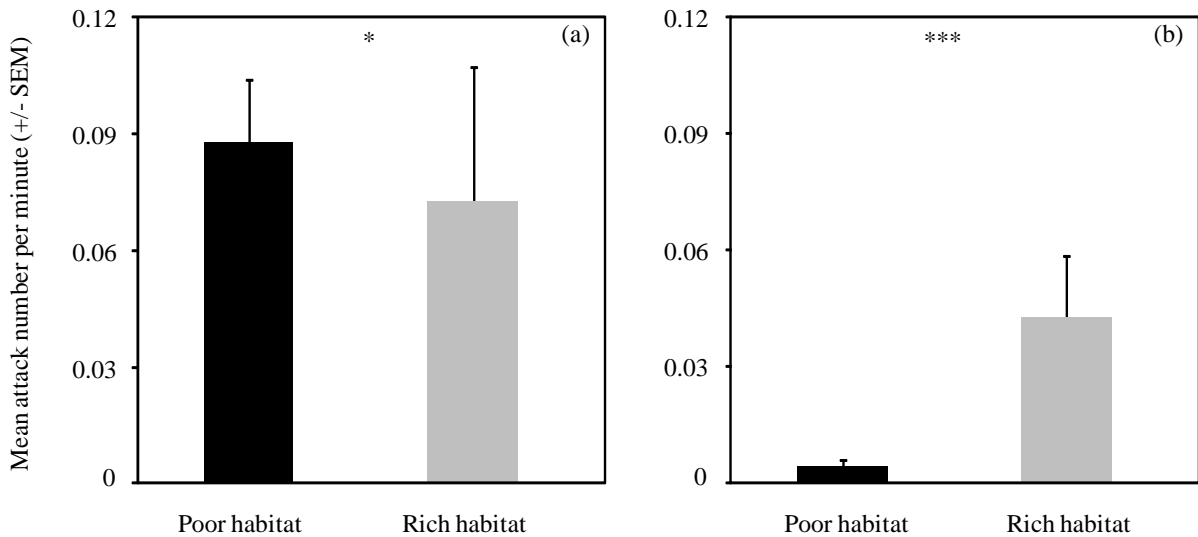


Figure 3: Effect of previous habitat quality on female aggressiveness in terms of attack rate in (a) *D. basalis* females and (b) *E. vuilleti* females. *: $P < 0.05$, ***: $P < 0.001$.

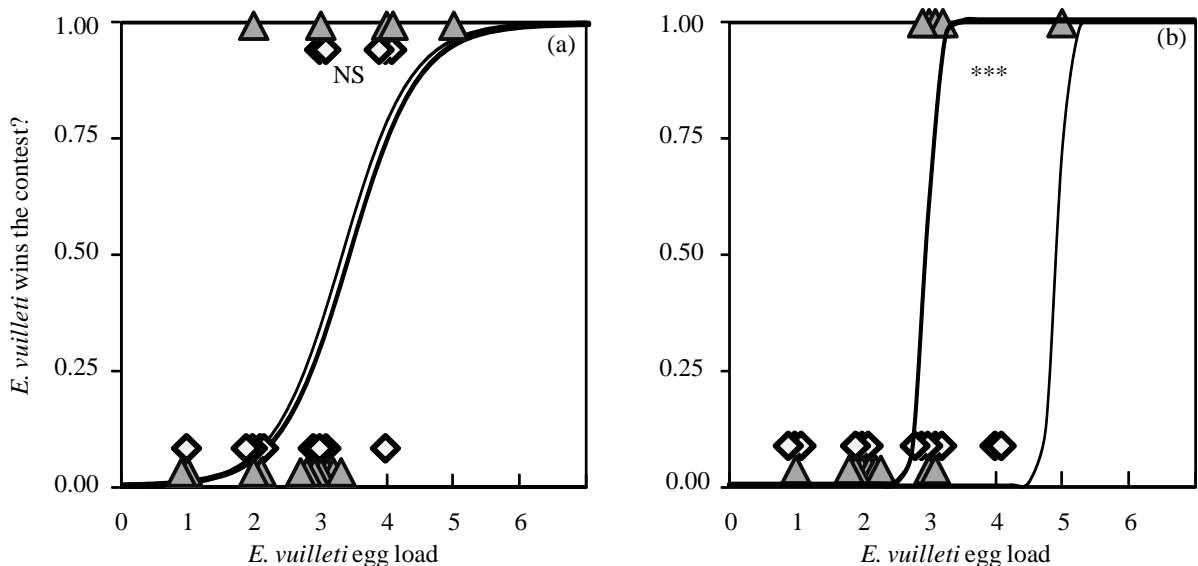


Figure 4: Effect of the previous habitat quality experienced by (a) *D. basalis* females and (b) *E. vuilleti* females on contest outcome. \diamond — Poor habitat; \triangle — Rich habitat. Contest

Discussion

The ecological outcome of interspecific competition is classically a stable coexistence of the competing species or the exclusion of one of them. In the context of exploitative competition with *E. vuilleti*, the exclusion of *D. basalis* could be expected because *E. vuilleti* females show the propensity to oviposit on the hosts previously parasitized by *D. basalis*, sometimes after killing their eggs (ovicide; van Alebeek 1991). However, several studies have confirmed that these two species do exist simultaneously in nature, sharing the same (host) resource (Monge et al. 1995). Here, we showed that the apparent superiority of *D. basalis* females during direct conflicts with *E. vuilleti* females could explain, at least partially, their coexistence.

Female aggressiveness and contest outcomes

When exploiting a host simultaneously, *E. vuilleti* and *D. basalis* females can display interspecific agonistic behaviors: after the detection of an opponent, one female can chase the other and attack her with her antennae or head. *Dinarmus basalis* females appeared to be more aggressive leading them to win most contests against *E. vuilleti* females. Similar asymmetrical outcomes in interspecific conflicts have been documented in different taxa (Tayasu et al. 1996; Pérez-Lachaud et al. 2002; Batchelor et al. 2005; Houle et al. 2006; Morrison 2006), sometimes leading to the death of the inferior competitor (Batchelor et al. 2005). Here, however, injuries were not observed in the present study.

Factors affecting aggressiveness and contest outcomes

Female weight

Body size and mass are common predictors of individuals' fighting abilities (RHP) and therefore of contest outcomes: larger individuals are generally more likely to escalate and win contests than smaller ones (Maynard Smith 1974; Hammerstein 1981; Whitehouse 1997; Riechert 1998). In intraspecific contests, such an effect has been observed in a great variety of taxa (e.g. Petersen and Hardy 1996; Hack 1997; Sacchi et al. 2009; Tibbetts and Shorter 2009). Similarly, interspecific conflicts are usually won by the individuals of the larger species. For instance, the heavier *Neomys anomalus* shrews are more aggressive and more likely to gain access to food shelters than the smaller species, *Sorex araneus*, when both species interact (Rychlik and Zwolak 2006). In our study, however, body size did not affect aggressiveness and contest outcome in such a classical way. First, female weight did not

influence female aggressiveness and second, contests were mostly won by the individuals of the 20%-smaller species (*D. basalis*). *Dinarmus basalis* weight was positively related to their probability of winning host access, whereas *E. vuilleti* mass had no consequence on contest resolution.

Female egg load

Theoretical models predict that intensity and outcomes of contests also depend on the value that contestants place on the resource, knowing that this value can vary with individual's physiological status (Enquist and Leimar 1987). Contestants with a more developed reproductive tissue (i.e. gonad size (Neat et al. 1998) or egg load (Stokkebo and Hardy 2000)) should be more ready to reproduce (mate or oviposit) and should therefore place a greater value on the resource (subjective resource value; Enquist & Leimar 1987). As a result, they should be more motivated to fight (aggressive) and more likely to win access to the resource. Contrary to these expectations and previous results obtained during intraspecific contests in *E. vuilleti* (Mohamad et al. 2010), female egg load did not affect female aggressiveness in both (*D. basalis* and *E. vuilleti*) species during interspecific interactions. Nevertheless, contest outcomes were, as predicted, strongly influenced by female egg load. In both species, females with a greater number of ready-to-lay eggs were more likely to win access to the host, resulting in the females of the most gravid species (*D. basalis*) winning most contests.

Previous habitat quality

Another factor that can affect the value that animals place on a resource is their past experience of the availability of that resource. Individuals that have been deprived of a particular resource should value it highly. They should therefore be more motivated to fight and more likely to win access to it (Brown et al. 2006; Brown et al. 2007; Dissanayake et al. 2009). Here, *D. basalis* females coming from a habitat poor in hosts were slightly (but significantly) more aggressive than rich habitat females but they eventually did not show a higher probability of winning contests against *E. vuilleti* females than did *D. basalis* females coming from a rich habitat. This indicates that previous experience of habitat quality affects *D. basalis* females' behaviors, as predicted, but the females of this species remain, regardless of their past experience, a superior competitor when facing *E. vuilleti* females. Concerning *E. vuilleti*, results clearly contrast with predictions: females that have experienced a habitat rich in hosts were more aggressive and also more likely to win against *D. basalis* females than did

poor habitat females. This rather surprising result could be explained by the greater opportunities to feed from the host that rich habitat females encountered before the experiments. Host-feeding provide females with a large amount of proteins and carbohydrates (Giron et al. 2002) and this could sustain behaviors energetically demanding such as, for instance, fighting behaviors. As rich habitat females did not show an increase in egg maturation or body weight, the acquired energy may directly enhance females' fighting ability (RHP) and be invested into fuelling host defense behaviors. This explanation is supported by similar observations made during intraspecific contests for host in another parasitoid wasp, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Goubault et al. 2007a). In this species, females that had more opportunities to host-feed (i.e. coming from a habitat rich in hosts) were more likely to oviposit first and obtained greater fitness returns.

However, the present results contrast with those obtained during intraspecific contests in *E. vuilleti* (Mohamad et al. 2010): when females coming from a poor habitat faced females from a rich habitat in dyadic competition for hosts, they appeared more aggressive and more likely to win contests than their opponents. In this situation, it therefore appeared that previous experience of host scarcity affected females' subjective resource value and that contest resolution was influenced accordingly. Thus, it seems that in situations where the contested resource can be a source of energy (food), previous resource availability would affect both subjective RV and RHP of contestants, which in turn would each influence contest intensity and outcomes in opposite directions. The relative effect of both factors would then depend on the identity of the opponent. For instance, in our study system (*E. vuilleti*), an enhanced RHP through the acquisition of energy would be more decisive in contests against a superior interspecific competitor (*D. basalis*) whereas a higher RV would be more favorable against a conspecific opponent.

Ownership status

Aggressiveness and contest outcomes can also be influenced by the ownership status of contestants, with owners usually being more aggressive and more likely to win contests than intruders (Krebs 1982; Leimar and Enquist 1984; Enquist and Leimar 1987). Here, females of both species did not show any difference in attack rates when being the owner or the intruder of the hosts. Nevertheless, ownership status influenced contest resolution with *E. vuilleti* females losing all contests when intruders but winning some (5 out of 16) when owners. This increase in success rate seemed however conditioned by a high egg load in these females.

In summary, during direct conflicts for host with *E. vuilleti* females, *D. basalis* females appear to be superior competitors, winning most contests. In order for *E. vuilleti* females to succeed in taking possession of the host, they need to be the initial owner of the host and show particularly high subjective RV, due to a substantial number of ready-to-lay eggs, or an increased RHP, resulting from host-feeding.

Implication for species coexistence

Numerous factors could contribute to the coexistence of *E. vuilleti* and *D. basalis* in nature. In addition to showing a higher reproductive success (via a higher oviposition rate and a shorter developmental cycle; Ouedraogo et al. 1996), the capacity of *D. basalis* females to exclude *E. vuilleti* females when in direct confrontation for hosts appears to be a strategy that could, at least partially, counter-balance *E. vuilleti* dominance during the exploitation of already attacked host in absence of competitors (Gauthier et al. 1999; Jaloux et al. 2004). A similar pattern is observed in two species of forest Kenyan monkeys showing a highly overlapping diet (Houle et al. 2006). Red-tailed monkeys (*Cercopithecus ascanius*) show a higher foraging efficiency, as they have a lower giving-up density (i.e. they leave very small amount of food behind after the exploitation of fruit trees), but blue monkeys (*C. mitis*) succeed in chasing them in over 95% of direct interactions. Animals with high giving-up densities are less likely to persist in the company of those with lower giving-up densities because the former are not able to exploit food patches used previously by the latter. This leads the red-tailed monkeys to be temporally excluded from fruit trees and forced to wait until the departure of blue monkeys to access to the remaining food. The coexistence of this two species therefore seems to result from a trade-off between interspecific agonistic dominance and foraging efficiency (Houle et al. 2006). Similar trade-offs between interference and exploitative competitive abilities, called dominance-(food) discovery trade-offs, have also been observed in different guilds of ants: subordinate species reduced their feeding time in presence of dominant species but were faster at finding new food sources (Fellers 1987, LeBrun & Feener 2007).

Nevertheless, a major difference between parasitoids and consumers (or predators) is that, contrary to food that is no longer available to competitors once consumed by an individual, hosts already exploited by parasitoids do remain present in the habitat and may be subjected to further attack by competitors (Godfray 1994). In *E. vuilleti*, females show such a propensity to exploit hosts already parasitized by *D. basalis* females, which appears advantageous as they save the time and energy required to drill the cowpea seeds containing the hosts. To increase their chances of their offspring successfully developing, as they risk competing with *D.*

basalis offspring, they usually precede their oviposition by the destruction of *D. basalis* eggs (Jaloux et al. 2004). Because of this ability to reuse already parasitized hosts, *E. vuilleti* females may have advantage to avoid agonistic interactions with *D. basalis* females (which they are likely to lose) and wait for the departure of their opponents to exploit the hosts. Such a strategy of “waiting” has already been observed in *Trissolcus basalis* (Field et al. 1998). In *T. basalis*, when all hosts in a patch had been parasitized, both resident and intruder switch to a waiting game, in which the resident sits on the patch and aggressively defends the patch for up to several hours, and the intruder usually waited until the resident left and then returned to superparasitize part or the entire patch of hosts. This waiting game would need to be confirmed in *E. vuilleti* with investigations carried out at the level of host patch exploitation (and not only at the level of the exploitation of a single host).

Conclusion

The present study demonstrates the strategies adopted by the two species when simultaneously competing for a host. *Dinarmus basalis* females are superior at interference competition: they tend to be more aggressive and exclude *E. vuilleti* females from the host vicinity. In contrast, *E. vuilleti* females have been shown to be superior at exploitative competition: they are known to out-exploit resource versus *D. basalis* because of their propensity to commit ovicide and then parasitize hosts previously attacked by *D. basalis*. These two species therefore seem to show two different competitive strategies which can allow their co-existence: *D. basalis* mainly invests in host defense whereas *E. vuilleti* mainly invests in parasitized host exploitation.

References

- Amarasekare P.** 2000. Coexistence of competing parasitoids on a patchily distributed host: local vs. Spatial mechanisms. *Ecology*. 81:1286-1296.
- Amarasekare P.** 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 269:2541-2550.
- Amevoïn K, Glitho IA, Nuto Y, Monge JP.** 2006. Dynamique des populations naturelles de bruches et de leurs parasitoïdes nympho-larvophages en situation expérimentale de stockage de niébé en zone guinéenne *Tropicultura*. 24:45-50.

- Arnott G, Elwood RW.** 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*. 76:529-542.
- Arnott G, Elwood RW.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*. 77:991-1004.
- Basset A.** 1995. Body size-related coexistence: an approach through allometric constraints on home-range use. *Ecological Society of America*. 76:1027-1035.
- Batchelor TP, Hardy ICW, Barrera JF, Pérez-Lachaud G.** 2005. Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 33:194-202.
- Batchelor TP, Hardy ICW, Barrera JF.** 2006. Interactions among bethylid parasitoid species attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 36:106-118.
- Briggs CJ.** 1993. Competition among parasitoid species on a stage-structured host and its effect on host suppression. *The American Naturalist*. 141:372.
- Briggs CJ, Nisbet RM, Murdoch WW.** 1993. Coexistence of competing parasitoid species on a host with a variable life-cycle. *Theoretical Population Biology*. 44:341-373.
- Brown JS.** 1989. Coexistence on a seasonal resource. *The American Naturalist* 133:168-182
- Brown WD, Chimenti AJ, Siebert JR.** 2007. The payoff of fighting in house crickets: Motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology*. 113:457-465.
- Brown WD, Smith AT, Moskalik B, Gabriel J.** 2006. Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. *Animal Behaviour*. 72:225-233.
- Castillo D, Velasco-Hernandez JX.** 2003. Coexistence in a competitive parasitoid-host system. *Journal of Theoretical Biology*. 221:61-77.

- Dissanayake A, Galloway TS, Jones MB.** 2009. Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 375:57-63.
- Enquist M, Leimar O.** 1987. Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*. 127:187-205.
- Fellers JH.** 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*. 68:1466-1478.
- Field SA, Calbert G, Keller MA.** 1998. Patch defence in the parasitoid Wasp *Trissolcus basalis* (Insecta: Scelionidae): The time structure of pairwise contests, and the 'waiting game'. *Ethology*. 104:821-840.
- Gauthier N, Sanon A, Monge JP, Huignard J.** 1999. Interspecific relations between two sympatric species of hymenoptera, *Dinarmus basalis* Rond and *Eupelmus vuilleti* Crw, ectoparasitoids of the bruchid *Callosobruchus maculatus* F. *Journal of Insect Behavior*. 12:399-413.
- Giron D, Rivero A, Mandon N, Darrouzet E, Casas J.** 2002. The physiology of host feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Functional Ecology*. 16:750-757.
- Godfray HCJ.** 1994. *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Goubault M, Cortesero AM, Poinot D, Wajnberg E, Boivin G.** 2007a. Does host value influence female aggressiveness, contest outcome and fitness gain in parasitoids? *Ethology*. 10:10.
- Goubault M, Scott D, Hardy ICW.** 2007b. The importance of offspring value: maternal defence in parasitoid contests. *Animal Behaviour*. 74:437-446.
- Goubault M, Batchelor TP, Linforth RST, Taylor AJ, Hardy ICW.** 2006. Volatile emission by contest losers revealed by real-time chemical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273:2853-2859.
- Hack MA.** 1997. Assessment strategies in the contests of male crickets, *Acheta domesticus* (L.). *Animal Behaviour*. 53:733-747.

- Hack MA, Thompson DJ, Fernandes DM.** 1997. Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: Effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome duration. *Ethology*. 103:488-498.
- Hackett-Jones E, Cobbold C, White A.** 2009. Coexistence of multiple parasitoids on a single host due to differences in parasitoid phenology. *Theoretical Ecology*. 2:19-31.
- Hammerstein P.** 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour*. 29:193-205.
- Hardy ICW, Field SA.** 1998. Logistic analysis of animal contests. *Animal Behaviour*. 56:787-792.
- Houle A, Vickery WL, Chapman CA.** 2006. Testing mechanisms of coexistence among two species of frugivorous primates. *Journal of Animal Ecology*. 75:1034-1044.
- Huignard J.** 1996. Biological control of bruchid insect pest of cowpea in west Africa. In: Rapport final contrat CEE (1993-1996); 142.
- Humphries EL, Hebblethwaite AJ, Batchelor TP, Hardy ICW.** 2006. The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour*. 72:891-898.
- Huston MA.** 1994. Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes Cambridge: Cambridge University press.
- Hutchinson GE.** 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*. 95:137-145.
- Jaloux B.** 2004. La discrimination interspécifique par *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) des hôtes parasités par *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [Ph.D. dissertation]. Tours (France): Université de Tours; 212 p.
- Jaloux B, Sanon A, Huignard J, Monge JP.** 2004. Interspecific relationships between the solitary ectoparasitoid, *Eupelmus vuilleti* Crw. Eupelmidae, and its sympatric species, *Dinarmus basalis* Rond. Pteromalidae, in the presence of their host, *Callosobruchus maculatus* Pic Coleoptera Bruchidae. *Journal of Insect Behavior*. 17:793-808.

- Knowlton RE, Khan RN, Arguin PM, Aldaghlis TA, Sivapathasundram R.** 1994. Factors determining distribution and abundance of Delmarva Grass Shrimp (*Palaemonetes SPP.*). Virginia Journal of Science. 45:231-247.
- Krebs JR.** 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? Behavioral Ecology and Sociobiology. 11:185-194.
- Kyle FE, Sebastian JS.** 2010. Preemption of space can lead to intransitive coexistence of competitors. Oikos. 119:1201-1209.
- LeBrun ED, Feener DH JR.** 2007. When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. Journal of Animal Ecology. 76:58-64.
- Leimar O, Enquist M.** 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. Journal of Theoretical Biology. 111:475-491.
- Leveque L, Monge J-P, Rojas-Rousse D, Alebeek F, Huignard J.** 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae). Oecologia. 94:272-277.
- Mahmoud AMA, Lim UT.** 2008. Host discrimination and interspecific competition of *Trissolcus nigripedius* and *Telenomus gifuensis* (Hymenoptera: Scelionidae), sympatric parasitoids of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera: Pentatomidae). Biological Control. 45:337-343.
- Maynard Smith J.** 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. Journal of Theoretical Biology. 47:209-221.
- Maynard Smith J.** 1982. Do animals convey information about their intentions? Journal of Theoretical Biology. 97:1-5.
- McCormick PV, Stevenson RJ, Max LB, Rex LL.** 1996. Resource competition and species coexistence in Freshwater Benthic Algal Assemblages. In: Algal Ecology. San Diego: Academic Press; 229-252.

- Miyazaki T, Tainaka K-i, Togashi T, Suzuki T, Yoshimura J.** 2006. Spatial coexistence of phytoplankton species in ecological timescale. *Population Ecology*. 48:107-112.
- Mohamad R, Monge JP, Goubault M.** 2010. Can subjective resource value affect aggressiveness and contest outcome in parasitoid wasps? *Animal Behaviour*. 80:629-636.
- Monedji D, Amevoïn K, Nuto Y, Glitho IA.** 2002. Potentiel reproducteur de *Dinarmus basalis* Rond. (Hymenoptera: Pteromalidae) en présence de son hôte *Callosobruchus maculatus* F. (Coleoptera: Bruchidae) en Zone Guinéenne. *Insect Sci. Applic.* 22:113-121.
- Monge JP, Cortesero AM.** 1996. Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and leguminosae seeds; Influence of pre-and post-emergence learning on parasitoid's response to host and host-plant cues. *Entomol. Exp. Appl.* 80:293-296.
- Monge JP, Dupont P, Idi A, Huignard J.** 1995. The consequences of interspecific competition between *Dinarmus basalis* (Rond) (Hymenoptera, Pteromalidae) and *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Hymenoptera, Eupelmidae) on the development of their host population. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 16:19-30.
- Monge JP, Huignard J.** 1991. Population fluctuations of two bruchid species *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae) and their parasitoids *Dinarmus basalis* (Rondani) and *Eupelmus vuilleti* (Crawford) (Hymenoptera, Pteromalidae, Eupelmidae) in a storage situation in Niger. *Revue de zoologie africaine* 105:187-196.
- Morrison LW.** 2002. Interspecific competition and coexistence between ants and land hermit crabs on small Bahamian islands. *Acta Oecologica*. 23:223-229.
- Morrison LW.** 2006. Mechanisms of coexistence and competition between ants and land hermit crabs in a Bahamian archipelago. *Acta Oecologica*. 29:1-8.
- Murdoch WW, Briggs CJ.** 1996. Theory for biological control: Recent developments. *Ecology*. 77:2001-2013.

- Murdoch WW, Briggs CJ, Nisbet RM.** 1996. Competitive displacement and biological control in parasitoids: A Model. *The American Naturalist*. 148:807.
- Neat FC, Huntingford FA, Beveridge MMC.** 1998. Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*. 55:883-891.
- Ouedraogo PA, Sou S, Sanon A, Monge JP, Huignard J, Tran B, Credland PF.** 1996. Influence of temperature and humidity on populations of *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its parasitoid *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) in two climatic zones of Burkina Faso. *Bulletin of Entomological Research*. 86:695-702.
- Pérez-Lachaud G, Hardy ICW, Lachaud J-P.** 2002. Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 25:231-238.
- Petersen G, Hardy ICW.** 1996. The importance of being larger: parasitoid intruder-owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour*. 51:1363-1373.
- Reitz SR, Trumble JT.** 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology*. 47:435-465.
- Richards SA.** 2002. Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behavioral Ecology*. 13:427-438.
- Riechert SE.** 1998. Game theory and animal contests. In: *Game theory and animal behaviour* (Dugatkin LA, Reeve HR, eds). Oxford: Oxford University press; 64-93.
- Rivero A, Casas J.** 1999. Rate of nutrient allocation to egg production in a parasitic wasp. In: *Proceedings of the Royal Society of London. London: Series B: Biological Sciences*; 1169-1174.
- Rychlik L, Zwolak R.** 2006. Interspecific aggression and behavioural dominance among four sympatric species of shrews. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*. 84:434-448.

- Sacchi R, Pupin F, Gentili A, Rubolini D, Scali S, Fasola M, Galeotti P.** 2009. Male-male combats in a polymorphic lizard: Residency and size, but not color, affect fighting rules and contest outcome. *Aggressive Behavior*. 35:274-283.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B.** 2003. Niche partitioning of two Palearctic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. *Behavioral Ecology*. 14:493-502.
- Sanon A.** 1997. Contribution à l'étude du contrôle biologique des coléoptères bruchidae et de leurs parasitoïdes larvophages dans les systèmes de stockage du niébé (*Vigna unguiculata* Walp) au Burkina Faso. Importance dans la mise en place des méthodes de lutte biologique [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 180 p.
- Schoener TW.** 1976. Alternatives to Lotka-Volterra competition: Models of intermediate complexity. *Theoretical Population Biology*. 10:309-333.
- Shorrocks B, Sevenster JG.** 1995. Explaining local species diversity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 260:305-309.
- Stokkebo S, Hardy ICW.** 2000. The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*. 59:1111-1118.
- Tayasu I, Shigesada N, Mukai H, Caswell H.** 1996. Predator-mediated coexistence of epiphytic grass shrimps that compete for refuges. *Ecological Modelling*. 84:1-10.
- Terrasse C, Rojas-Rousse D.** 1986. Distribution de la ponte et évitement du superparasitisme chez l'hyménoptère solitaire *Eupelmus vuilleti*, parasite des stades larvaires de son hôte, *Callosobruchus maculatus* (Coléoptère Bruchidae). *Journal of Applied Entomology*. 101:243-256.
- Tibbetts E, Shorter J.** 2009. How do fighting ability and nest value influence usurpation contests in *Polistes* wasps? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63:1377-1385.
- van Alebeek F, Rojas-Rousse D, Leveque L.** 1993. Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 69:21-31.

- van Alebeek FAN.** 1991. Interspecific host discrimination by two solitary ectoparasitoids of immature stages of Bruchidae. *Medecine Faculty Landbouw Rijksmiv Genetic.* 56:1011-1020.
- Whitehouse MEA.** 1997. Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour.* 53:913-923.
- Willason SW.** 1981. Factors influencing the distribution and coexistence of *Pachygrapsus crassipes* and *Hemigrapsus oregonensis* (Decapoda: Grapsidae) in a California salt marsh. *Marine Biology.* 64:125-133.
- Yu WD, Wilson HB.** 2001. The competition-colonization trade-off is dead; long live the competition-colonization trade-off. *American Naturalist.* 158:49-63.

ARTICLE 5

**Patch exploitation strategies under interspecific direct
competition in parasitoid wasps**

Mohamad Rihab, Wajnberg Eric, Monge Jean-Paul & Goubault
Marlène

In preparation for Behavioral Ecology and Sociobiology

Stratégies d'exploitation des patches en situation de compétition interspécifique directe entre deux espèces de guêpes parasitoïdes

De nombreux travaux théoriques et empiriques ont étudié les phénomènes d'exploitation des patches, mais très peu se sont intéressés au cas où plusieurs femelles exploitent simultanément le patch. Pourtant, la présence de femelles compétitrices modifie la balance coût-bénéfice des stratégies des femelles : la stratégie optimale d'une femelle dépend de celles adoptées par les compétitrices. En situation de compétition, les femelles devraient davantage superparasiter les hôtes et rester plus longtemps dans les patches que ne le fait une femelle qui prospecte seule. En effet, lorsque le nombre de femelles augmente dans un patch, le gain du superparasitisme devrait augmenter d'une part parce que les hôtes parasités deviennent rapidement abondants et d'autre part, parce que déposer plusieurs pontes dans un même hôte (self-superparasitisme) augmente la probabilité que les descendants de la femelles remportent les combats larvaires. Ces actes de superparasitisme devraient donc augmenter le temps de résidence des femelles dans les patches. A cela s'ajoutent les interactions agonistiques entre les femelles qui perturbent souvent la séquence de ponte et de ce fait, augmentent le temps d'exploitation des hôtes. Chez certaines espèces, ces interactions peuvent aussi être particulièrement violentes et conduire à l'exclusion de compétitrices qui quittent alors le patch précocement.

Jusqu'à présent, l'ensemble de ces travaux a essentiellement concerné des cas de compétition intraspécifique. Beaucoup moins se sont intéressés aux situations de compétition interspécifique. Et ces rares études ont exclusivement concerné des situations de compétition interspécifique indirecte (par exploitation). Elles ont montré que les femelles de l'espèce la moins compétitive, c'est-à-dire celle dont les descendants tendent à perdre les combats larvaires, devraient investir moins de temps et d'œufs dans un patch déjà exploité par une compétitrice interspécifique que les femelles de l'espèce la plus compétitive. Toutefois, les deux espèces restent moins longtemps et pondent moins d'œufs dans un patch déjà exploité que dans un patch inexploité.

Nous avons ici pour projet d'étudier les stratégies comportementales qu'adoptent les femelles d'*Eupelmus vuilleti* et de *Dinarmus basalis* (deux parasitoïdes sympatriques exploitant la même niche écologique, les larves et les nymphes de *Callosobruchus maculatus*) lorsqu'elles exploitent un patch d'hôtes en présence de compétitrices allospécifiques. Sachant que les

femelles de ces deux espèces se battent pour défendre les hôtes qu'elles exploitent, elles sont confrontées à un trade-off entre protéger leurs descendants et exploiter les hôtes sains restant dans le patch. Nous espérons ainsi pouvoir apporter des hypothèses sur les stratégies qui permettent à ces deux espèces d'être sympatriques. Les femelles de *D. basalis* vont-elles exclure les femelles d'*E. vuilleti* du patch, puisque nous avons vu que les femelles de *D. basalis* sont plus agressives et remportent les conflits à l'échelle de l'hôte ? Ou, au contraire, les femelles d'*E. vuilleti* vont-elles attendre que les femelles de *D. basalis* quittent le patch pour faire du multiparasitisme puis éventuellement précéder à des ovicides ?

L'analyse des résultats montre qu'en situation de compétition interspécifique directe, les femelles d'*E. vuilleti* restent en moyenne plus longtemps sur le patch que les femelles de *D. basalis*. Et ceci semble dû au fait qu'elles attendent le départ de *D. basalis* en périphérie du patch (dans une zone que nous avons nommé zone d'attente) pour revenir ensuite vers les hôtes et les multiparasiter. Les femelles de *D. basalis*, quant à elles, font davantage de self-superparasitisme et restent en moyenne plus longtemps immobiles sur ou à proximité des hôtes que lorsqu'elles exploitent seules le patch.

Nous montrons aussi que les principaux facteurs qui influencent la tendance des femelles à quitter le patch sont :

- l'état physiologique, plus les femelles ont d'œufs en rétention, plus elles sont motivées pour pondre et plus elles restent sur le patch,
- la qualité des hôtes rencontrés, le rejet et l'acceptation des hôtes sains ou parasités poussent, au contraire, les femelles à quitter le patch. Un tel mécanisme semble avantageux puisque l'exploitation d'hôte indique une diminution de la qualité du patch,
- le niveau de compétition, présence/absence d'une compétitrice et contacts plus ou moins importants avec la rivale. Le temps de résidence des femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* est affecté par la présence de compétitrices. Chez *E. vuilleti*, le comportement des femelles à quitter le patch est influencé par les interférences agonistiques directes avec les compétitrices : elles quittent le patch précocement lorsqu'elles subissent une attaque des femelles de *D. basalis*. Chez *D. basalis*, la simple perception de la présence d'une compétitrice interspécifique prospectant le patch tend à les faire quitter le patch, et ceci surtout lorsque *E. vuilleti* est l'espèce résidente.

Ainsi, nous avons pu montrer, chez *E. vuilleti* et *D. basalis*, l'importance de l'effet de la présence simultanée de femelles compétitrices interspécifiques et de leurs comportements agonistiques respectifs sur les stratégies d'exploitation des patches des femelles des deux espèces. Ces facteurs devraient désormais être pris en compte dans les futurs modèles théoriques d'exploitation des patches.

Abstract

The presence of competitors may affect the pay-off of individuals' foraging strategies. They should therefore modify their resource exploitation decisions accordingly. In such a direct competition situation, theory predicts that individuals should stay longer on a resource patch than when individuals forage alone. However, theoretical models focus on intraspecific competition without agonistic interactions between concurrents. Here, we investigate the patch use strategies of females of two parasitoid species, *Dinarmus basalis* and *Eupelmus vuilleti*, attacking the same host, *Callosobruchus maculatus*, knowing that the former is more aggressive than its sympatric competitor and able to exclude it during dyadic contests for single hosts. In this study, we therefore analyzed the time structure and oviposition behaviours within patches of hosts of females of both species in order to understand how interspecific direct competition can influence their respective patch exploitation strategies. Time allocation and oviposition strategies differed in relation to the species and type of competition (i.e., presence/absence of competitor, simultaneous/sequential females' introduction or resident/intruder female). *Eupelmus vuilleti* females tended to wait in the patch surroundings for *D. basalis* females' departure to return and multiparasitize the hosts (after destruction of the interspecific eggs). In contrast, *D. basalis* females tended to self-superparasitize and stay motionless nearby the hosts. If they detected an *E. vuilleti* female entering the patch, they attacked and chased her definitely away from the patch. On average, females of both species tended to stay a shorter period of time in the patch when in presence of an interspecific competitor than when alone. This study, which is the first to test the influence of interspecific direct competition and arrival order on patch exploitation strategies in parasitoids species, also highlights the necessity to include agonistic behaviours into theoretical models predicting optimal patch residence time in situation of competition.

Key words: Interspecific competition, direct mutual interference, patch time allocation, oviposition behavior, *Eupelmus vuilleti*, *Dinarmus basalis*

Introduction

Foraging behaviours have been studied by behavioural ecologists, assuming that natural selection favours animals which optimize their resource exploitation strategies in order to maximize their energy gain and therefore their offspring production. When resources of various quality are patchily distributed in the environment, foragers have to decide what resource to exploit preferentially and when to leave a patch of resources and search for a new one (Charnov 1976; Hassell & Southwood 1978; Krebs & Davies 1993; Wajnberg 2006; Louâpre *et al.* 2011). Such foraging decisions have been investigated in a wide range of taxa, such as mammals (Valone & Brown 1989), birds (Valone 1992; Van Gils *et al.* 2003), and insects (Biernaskie & Gegear 2007), especially parasitoid wasps (van Alphen & Galis 1983; van Alphen 1988; Visser, van Alphen & Nell 1992a; Field & Calbert 1998; Goubault *et al.* 2005; Wajnberg *et al.* 2006; Fernandez-Arhex & Corley 2010; Le Lann *et al.* 2010) which have stimulated the development of most theoretical models aiming to explain optimal patch use. One of the first models was the Marginal Value Theorem (MVT, Charnov 1976). It predicts that an individual exploiting a patch of resources alone should leave it and search for another one when its rate of resource gain falls below the mean rate expected in the whole environment. Single foragers should therefore adjust their patch residence time according to the patch quality and the travel time between patches (Charnov 1976). However, it is not rare that several individuals exploit a patch simultaneously. Conspecific foragers, for instance, have similar requirements to survive, grow and reproduce, and are likely to search for and exploit similar resources under a high risk of competition.

In the presence of competitors, individuals' optimal patch use strategies may differ from those of single foragers, as the pay-off of their foraging decisions is likely to depend on those taken by others (Maynard Smith 1974). Foragers can indeed interfere directly via agonistic interactions. These time-consuming behaviours, which may interrupt resource exploitation and therefore prolong its duration, should increase individuals' patch residence time (Hassell & Southwood 1978; van Alphen 1988; Field & Calbert 1998; Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b). Foragers can also interfere indirectly when the presence of competitors reducing the resource gain rate of each individual. As a consequence, foragers will benefit from the departure of their competitors: remaining individuals will continue exploiting the patch and increase their pay-off, as opposed to individuals that have left the patch early (Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b). In parasitoids, early-leaving females can even lose offspring due to the continuing patch exploitation of the

remaining females: females staying in the patch can attack host previously exploited by other females (i.e., superparasitism), reducing the probability of the already-left females obtaining offspring from these hosts (Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b). Females should therefore engage in a “generalized war of attrition”, by trying to stay longer on the patch than their competitors (Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b). Resulting patch residence times should increase. Furthermore, the fact that foragers may enter the patch at different times can generate “resource value asymmetries” between them (Maynard Smith & Parker 1976; Hammerstein 1981; Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b): first-arriving females have parasitized more hosts in the patch than later-arriving females when superparasitism starts. The expected pay-offs from the patch of the two types of females is therefore different and should affect their respective optimal patch residence time. The “asymmetric generalized war of attrition” model (Haccou & Glaizot, 2002; Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b, Haccou & van Alphen, 2008) predicts that foragers arriving early on the patch should stay longer than those arriving later (van Alphen & Visser 1990; Visser, van Alphen & Nell 1990; Visser *et al.* 1992b; Haccou & Glaizot 2002; Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b; Le Lann *et al.* 2010).

In contrast to these theoretical predictions, in some species, the presence of aggressive competitors appears to increase foragers’ patch leaving tendency (e.g. Wajnberg, Curty & Colazza 2004; Goubault *et al.* 2005; Fernandez-Arhex & Corley 2010; de Jong *et al.* 2011). For instance, an important proportion of *Pachycrepoideus vindemmiae* females retreat before patch depletion has started, and this proportion increases with the number of conspecifics present on the patch (Goubault *et al.* 2005). Similarly, contacts and fights between females of *Trissolcus basalis* strongly increase their patch-leaving tendency (Wajnberg, Curty & Colazza 2004). This can even lead to the rapid establishment of a regular distribution of foragers over the different patches available in the habitat, as observed in *Asobara citri* (de Jong *et al.* 2011). Moreover, factors that usually affect the optimal patch use by solitary foragers, such as previous experience and/or physiological state, can also influence foraging strategies under competition (Goubault *et al.* 2005; Outreman *et al.* 2005). For instance, forager’s physiological state such as egg load is known to affect patch exploitation (Minkenberg, Tatar & Rosenheim 1992; Fletcher, Hughes & Harvey 1994), a low egg load can cause a delayed departure from the patch (Field 1998).

Most theoretical and empirical studies have examined patch use strategies in the context of intraspecific competition and only very few addressed this problem at the interspecific

competition level. Those that did, focused on the situation of indirect competition (i.e. exploitative competition) (Vet *et al.* 1884; Bernstein 1975; McBrien & Mackauer 1990; Janssen *et al.* 1995; Takasu, Hirose & Takagi 1998; Tamò *et al.* 2006; Le Lann *et al.* 2008). To date, we are aware of no study that has explored the effect of the presence of interspecific foragers on individuals' patch exploitation strategies in fighting species. The aim of the present study was therefore to investigate the patch use strategies of females of two parasitoid species attacking the same host in a situation where one species is known to be more aggressive and able to exclude the other during dyadic contests for single hosts (Mohamad, Monge & Goubault 2011).

Eupelmus vuilleti Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) are two solitary synovigenic (i.e. females mature eggs throughout their adult life) ectoparasitoid species. They exploit the same hosts: they both feed and lay eggs on larvae and pupae of different bruchid species (e.g. *Bruchidius atrolineatus*, *Callosobruchus rhodesianus* and *Callosobruchus maculatus*) (Huignard 1996; Rivero & Casas 1999), which represent important pests attacking cowpea seeds in Sub-Saharan Africa. Due to the high density of *C. maculatus* when cowpea seeds are stored in granaries, parasitoid populations may increase greatly, potentially leading to high intra- and interspecific competition levels (Monge & Huignard 1991). The two parasitoid species present different host exploitation strategies under indirect interspecific competition: when confronted to already parasitized hosts, *D. basalis* females tend to avoid multiparasitism as their offspring show low survival chances during larval competition with *E. vuilleti* (Gauthier *et al.* 1999). In contrast, *E. vuilleti* females tend to accept hosts parasitized by the other species (van Alebeek 1991; Monge *et al.* 1995; Jaloux 2004), even sometimes preferring them to healthy hosts. In this kleptoparasitoid species (van Alebeek, Rojas-Rousse & Leveque 1993), females can actively search for hosts parasitized by an allospecific female, destroy the egg already present (i.e. commit an ovicide) and lay their own clutch, which consequently replaces that of the competitor (Leveque *et al.* 1993; Gauthier *et al.* 1999). In situation of direct competition for single hosts, however, agonistic behaviours between females of both species are observed and *D. basalis* females tend to outcompete *E. vuilleti* females when contesting for a given host: they are more aggressive and win most conflicts preventing *E. vuilleti* females from accessing and exploiting the host (Mohamad, Monge & Goubault 2011).

Here, we aimed to explore the strategies used by *E. vuilleti* and *D. basalis* when simultaneously exploiting a patch of hosts. We expected that *E. vuilleti* females would tend to avoid agonistic interactions with *D. basalis* females, wait for their departure from the patch

and subsequently multiparasitize since it is advantageous for them to reuse hosts previously parasitized by *D. basalis* females. We also expected that *D. basalis* females would face a trade-off between defending the hosts already parasitized and exploiting the remaining healthy hosts. As the arrival order on the patch may affect the pay-off of patch use strategy of both species, we also tested the effect of simultaneous vs. sequentially arrivals, as well as which species arrived first on the patch, on female oviposition behaviours and patch residence time.

Materials and methods

Rearing procedures

E. vuilleti and *D. basalis* individuals were collected in crop fields in Togo in 2007. They were then reared on larvae and pupae of *C. maculatus* in the laboratory (IRBI, University of Tours, France). Parasitoids and *C. maculatus* were bred according to the methodology described in Jaloux *et al.* (2004), in a climate room at 33°C, high relative humidity 70% and 13:11h L:D.

Experimental procedures

Females used in experiments were isolated upon emergence to prevent them from having any previous experience of competition with other females. They were individually placed in Petri dishes (diameter: 8.5 cm, height: 2.7 cm) for 4 days preceding the experiment. They were provided with water, 1-to-2 males for insemination and oogenesis stimulation (Terrasse & Rojas-Rousse 1986), and 4 cowpea seeds, each infested by a single healthy host (either a fourth instar larva or a prepupa of *C. maculatus*). Females were deprived of hosts for two hours before the test. To study the effect of the presence of an allospecific competitor on patch exploitation strategies in *E. vuilleti* and *D. basalis*, we first studied the behaviours of isolated females of both species foraging on a patch of 4 healthy hosts. We then studied the behaviours of females confronted to a competitor of the other species. For this, one female of each species was introduced on the host patch either simultaneously or sequentially. In the latter case, the second female was introduced just after the first one had parasitized one host. Under competition conditions, *D. basalis* was the focal female in half of the replicates and *E. vuilleti* in the remaining replicates. Table 1 summarizes the different experimental treatments carried out. The ‘patch’ was divided into two areas: the central part and the surrounding part. The central part consisted of an open Petri dish (diameter: 2 cm) containing the infested four

cowpea seeds. The surrounding part consisted of a ring, free of host and called the ‘waiting’ area (diameter: 7 cm), directly encircling the central part. Pilot studies showed that females leaving the central part of the patch could stay motionless in the waiting area for some time before returning to the central part, whereas those leaving the waiting area never returned to the patch. In order to catch the females leaving the patch definitely, the patch (the central part plus the surrounding waiting area) was placed inside a large see-through Plexiglas container (23.5 × 17.5 × 9.5 cm). A video-camera was installed above the container in order to record the behaviour of both the focal female and its opponent.

Experiments started with the introduction of the first female and stopped either with the departure of the focal female or after 4 h of observations (preliminary studies showed that 90% of the females left the patch within 4 h). During the experiments, the following foraging behaviours of the focal females were noted and analyzed using The Observer® XT (version 9, Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands): (1) host rejection (after either an antennal or an internal examination of the seed containing the host), (2) oviposition, (3) ovicide (females are able to perceive and pierce already-laid eggs with their ovipositor) and (4) feeding event on the host. For all these behavioural items, the host quality was noted (i.e., healthy, already parasitized by the focal female or parasitized by the opponent female). We also recorded focal females’ agonistic behaviours: passive detection of the opponent (the non-focal female retreated without being attacked by the focal female), attack (i.e., when chasing their opponent out of the seed and hitting them with their antennae or head) and retreat (i.e., when fleeing upon being attacked). Finally, we noted the number of times focal females entered the waiting area as well as the time they spent in that zone, the time they spent motionless in the central part of the patch (called here the stationary period) and the total time spent in the complete patch (overall patch residence time). For the opponent females, we only noted when they entered the patch and left it definitely, the time spent in the waiting area and the number of successful ovipositions. Immediately after each experiment, all females were dissected in order to count the number of mature eggs present in their abdomen (egg load), and cowpea seeds were opened to confirm oviposition by the presence of eggs on hosts. This allowed us to calculate females’ initial egg load.

Table 1: Experimental treatments with number of replicates done. Ev: *E. vuilleti* and Db: *D. basalis*

Treatment	Patch quality	No. replicates (species of the focal female)	Treatment code
One female			
<i>E. vuilleti</i>	4 healthy hosts	16 (<i>E. vuilleti</i>)	absence
<i>D. basalis</i>	4 healthy hosts	16 (<i>D. basalis</i>)	
Two females			
Simultaneous arrivals			
<i>E. vuilleti</i> + <i>D. basalis</i>	4 healthy hosts	12 (<i>E. vuilleti</i>)	arriving-together
<i>E. vuilleti</i> + <i>D. basalis</i>	4 healthy hosts	15 (<i>D. basalis</i>)	
Sequential arrivals			
<i>E. vuilleti</i> introduced first	3 healthy hosts + 1	14 (<i>E. vuilleti</i>)	Ev-resident
	parasitized by <i>E. vuilleti</i>	15 (<i>D. basalis</i>)	Db-intruder
<i>D. basalis</i> introduced first	3 healthy hosts + 1	15 (<i>E. vuilleti</i>)	Ev -intruder
	parasitized by <i>D. basalis</i>	14 (<i>D. basalis</i>)	Db-resident

Data Analysis

The effect of the type of competition (i.e. presence or absence of an allospecific competitor, arrival type on the patch, either simultaneous or sequential and ownership status, either resident or intruder), the focal female's species and the interaction between these two main effects on different behaviours were investigated using survival analyses carried out with GenStat statistical package (Version 10, VSN International, Hemel Hempstead, UK). We used a Weibull distribution after examination that this provided a significantly better fit to the data than an exponential distribution assuming a constant hazard (Crawley 1993). We investigated these effects on (1) the host handling time, assuming that host handling time was the time used by females to exploit the hosts, (i.e. patch residence time – (stationary duration + waiting duration)), (2) the duration of the stationary period and (3) the cumulated time spent in the waiting area. We indeed noted that all agonistic behaviours were extremely brief: their duration was therefore negligible.

To investigate the effect of (1) the type of competition (see above), (2) the species the focal female belongs to and the interaction between these two main effects on females' number of oviposition in relation to host quality (healthy, self-parasitized or parasitized by the interspecific competitor), we used log-linear models carried out with GenStat.

The patch residence time and patch-leaving mechanisms adopted by the focal females were analyzed by using Cox's proportional hazards model (Cox 1972) using Splus (Venables & Ripley 1994). A detailed description of this model can be found in the literature dealing with survival analysis (see Collett 1994). This model is formulated in terms of hazard rate. In the present study, this represents the probability per unit of time that a parasitoid female leaves the visited patch, given that she is still on it. The Cox's model assumes that the patch-leaving tendency is the product of a basic tendency to leave the patch (i.e., baseline hazard) and a factor representing the joint effect of all the explanatory variables taken into account (i.e., the covariates). For the focal female, the number of successful ovipositions, host rejections (after host examination by the antennae or the ovipositor), host-feeding on a healthy host or on a host attacked previously by either the same female or the opponent, and ovide before an oviposition were used as time-dependent covariates in order to understand their influence on the focal females' patch-leaving tendency. Female species, competition type (i.e., presence/absence of competitor, simultaneous/sequential females' introduction or resident/intruder female) and focal female egg load were considered as fixed covariates. Additionally, we included as time-dependent covariates the number of active contacts between females: attacks, retreats and passive contacts (i.e., detection of the presence of a competitor). Finally, the cumulated duration of the stationary period, the cumulated time spent in the waiting area as well as the total number of visits of the waiting area were also considered as time-dependent covariates. For the opponent females, the covariates tested in the model were their egg load (fixed), the number of their successful ovipositions and the cumulated times spent both in the patch and in the waiting area (time-dependent). Table 2 gives a detailed list of all these covariates. Their significant effects were assessed using standard likelihood ratio tests using an iterative procedure leading to the most parsimonious model (Collett 1994; Wajnberg, Rosi & Colazza 1999) for a detailed explanation).

Table 2 : List of the explanatory covariates used in the Cox’s proportional hazards model use to identify the patch-leaving mechanisms adopted by the focal females. Covariates #5–21 concerned the focal female only and covariates #25–27 the opponent female, whereas covariates #22–24 concerned the behavioural interactions between the two females. Covariates #1–4 were fixed. All others were time-dependent.

No.	Covariates
1	Species of the focal female
2	Competition type (treatment code)
3	Focal female’s egg load
4	opponent female’s egg load
5	Number of ovipositions in a healthy host
6	Number of ovipositions in a host previously parasitized by the same female
7	Number of ovipositions in a host previously parasitized by the opponent
8	Number of antennal rejections of a healthy host
9	Number of antennal rejections of a host previously parasitized by the same female
10	Number of antennal rejections of a host previously parasitized by the opponent
11	Number of internal rejections of a healthy host
12	Number of internal rejections of a host previously parasitized by the same female
13	Number of internal rejections of a host previously parasitized by the opponent
14	Number of feeding events from a healthy host
15	Number of feeding events from a host previously parasitized by the same female
16	Number of feeding events from a host previously parasitized by the opponent
17	Number of ovicide of focal female’s eggs
18	Number of ovicide of the opponent female’s egg
19	Number of visits of the waiting area
20	Cumulated time spent stationary by the focal female
21	Cumulated time spent in the waiting area by the focal female
22	Number of attacks
23	Number of retreats
24	Number of passive contacts
25	Number of opponent female’s ovipositions
26	Cumulated time spent in the central part of the patch by the opponent female
27	Cumulated time spent in the waiting area by the opponent female

Results

Time allocation within the patch

The time that females spent in handling the hosts or motionless in the central part of the patch (stationary duration) or in the waiting area (waiting duration) differed between species (Table 3). When present in the central part of the patch, *Eupelmus vuilleti* females tended to spend most of their time handling the available hosts without resting compared to *D. basalis* females which stayed on average half an hour motionless nearby the hosts (Fig 1, Table 3). In contrast, *E. vuilleti* females visited the surrounded area and waited in that zone for a longer period of time than *D. basalis* females (Fig 1, Table 3).

We further explored the effect of the presence of an allospecific female, the effect of the arrival type (i.e., simultaneous vs sequential) and the effect of the ownership status (i.e., resident vs intruder) on the time spent handling the host, spent motionless nearby the hosts or in the waiting zone. We found that the duration of host handling significantly depended on the type of competition (Fig 1, Table 3). The presence of an allospecific female reduced handling time only in *D. basalis* females, whereas females of both species increased their host handling time when introduced simultaneously or when the intruder in the case of sequential arrival of competitors (Fig 1, Table 3). We also found that, contrary to *E. vuilleti* females which never really displayed such behaviour, *D. basalis* females often stayed motionless close to or on the hosts. They remained in this position much longer in the presence of a competitor than alone, and especially when both females were introduced simultaneously (Fig 1, Table 3). When introduced sequentially, *D. basalis* females spent a longer time stationary when they were residents than when they were intruders (Table 3). In contrast, *E. vuilleti* females stayed longer in the waiting area in the presence of a competitor than when alone (Fig 1, Table 3). In a competing situation, they remained in this zone longer when females' arrival was sequential, and when they were the intruders. *D. basalis* females spent a longer period of time in the waiting zone when they were residents (Fig 1, Table 3).

Eupelmus vuilleti females tended to spend on average half an hour longer in the patch than *D. basalis* females. This difference was very close to be statistically significant (patch residence time in *E. vuilleti* females: 178 ± 9 min (mean \pm SE); in *D. basalis*: 151 ± 9 min; Log-rank test: $\chi^2 = 3.76$; 1 df, $P = 0.0525$).

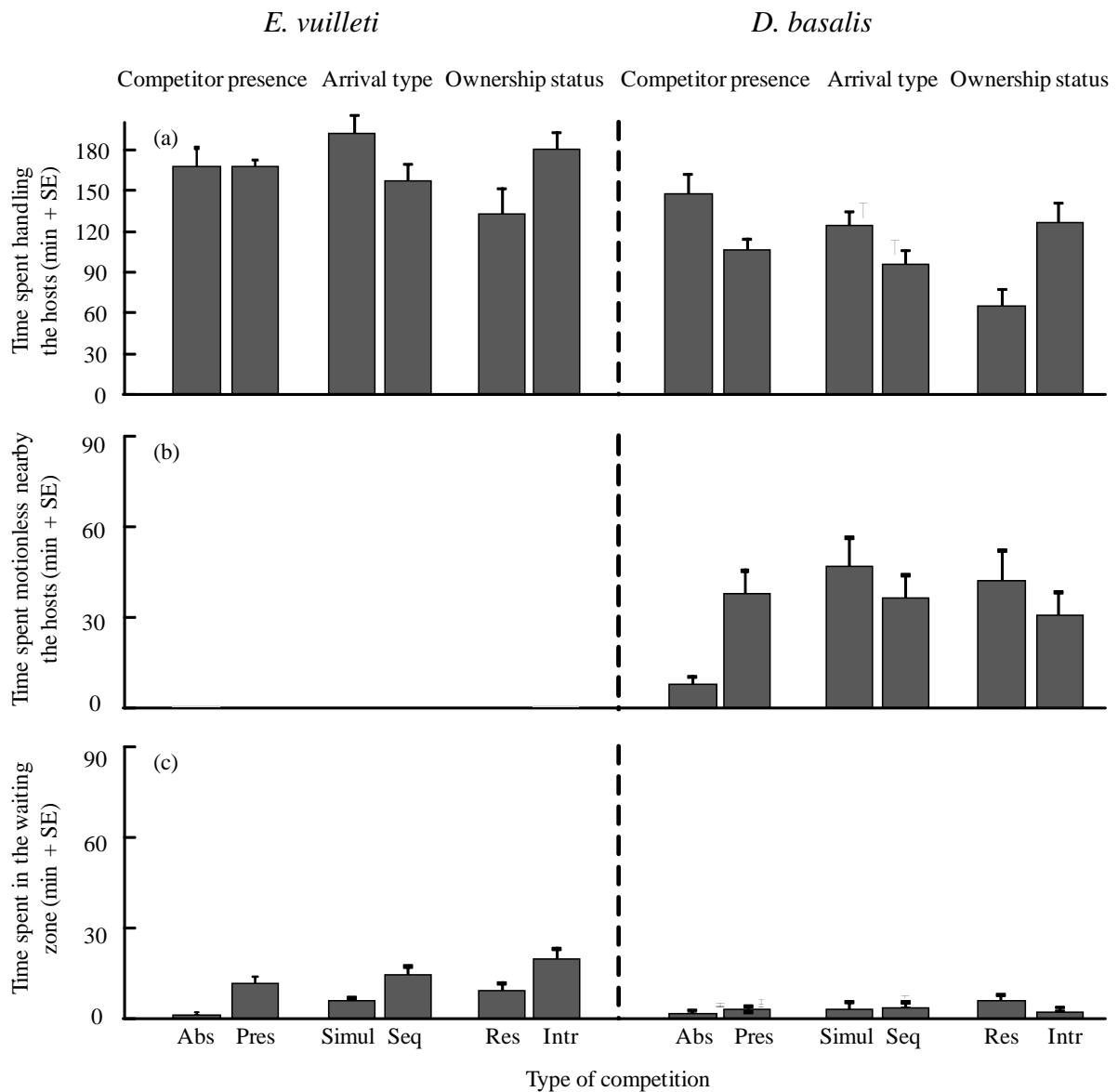


Figure 1: Time allocation of *E. vuilleti* and *D. basalis* females within the patch: females were either handling the hosts (a), motionless nearby the hosts knowing that this behaviour was not found in *E. vuilleti* species (b) or in the waiting zone (c). Data are presented according to the type of competition: in the absence (abs) or presence (pres) of an interspecific competitor. In situation of competition, both females were introduced either simultaneously (simul) or sequentially (seq). In the latter case, the focal female was either the resident (res) or the intruder (intr).

Table 3: Statistical results showing the effect of the type of competition (absence vs. presence of an interspecific competitor, simultaneous vs. sequential arrivals, resident vs. intruder females), the species of the focal female and the interaction between both on female time allocation with the patch.

	Host handling time	Time spent motionless the hosts	Time spent nearby waiting zone
Absence vs. presence			
Type of competition (1)	$\chi^2_1 = 1.0$, NS	$\chi^2_1 = 56.4$, ***	$\chi^2_1 = 24.0$, ***
Species (2)	$\chi^2_1 = 18.0$, ***	N/A	$\chi^2_1 = 20.0$, ***
Interaction (1) \times (2)	$\chi^2_1 = 3.0$, NS	N/A	$\chi^2_1 = 4.0$, *
Simultaneous vs. sequential			
Type of competition (1)	$\chi^2_1 = 100.0$, ***	$\chi^2_1 = 136.5$, ***	$\chi^2_1 = 78.0$, ***
Species (2)	$\chi^2_1 = 22.0$, ***	N/A	$\chi^2_1 = 40.0$, ***
Interaction (1) \times (2)	$\chi^2_1 = 0.0$, NS	N/A	$\chi^2_1 = 2.0$ NS
Resident vs. intruder			
Type of competition (1)	$\chi^2_1 = 185.0$, ***	$\chi^2_1 = 26.2$, ***	$\chi^2_1 = 213.0$, ***
Species (2)	$\chi^2_1 = 32.0$, ***	N/A	$\chi^2_1 = 26.0$, ***
Interaction (1) \times (2)	$\chi^2_1 = 9.0$, **	N/A	$\chi^2_1 = 30.0$, ***

N/A: Not applicable because this behaviour was only found in *D. basalis* species. NS: $P > 0.05$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$.

The patch-leaving rules used by focal females of the two species were identified by means of a Cox's proportional hazards model and Table 4 gives the estimated effects of all covariates having a significant influence on the *D. basalis* and *E. vuilleti* females' patch-leaving tendencies. In *E. vuilleti*, female egg load had an incremental effect on female patch residence time: the larger their egg load, the longer they stayed on the patch. In contrast, as females exploited the patch and laid eggs, their tendency to leave increased: parasitizing a healthy host increased their patch-leaving tendency by a factor of 2.004. Exploiting an already parasitized had an even stronger effect. It increased their patch-leaving tendency by a factor of 5.089 when the host was already parasitized by the focal female and by a factor of 3.021 when it was parasitized by the interspecific competitor. Rejecting a host already parasitized by the

focal female after antennal examination and feeding from healthy hosts also increased their tendency to leave. In contrast, when females committed an ovicide on one of their eggs before ovipositing, they increased their patch residence time. A similar effect, almost significant, was observed when the egg killed had been laid by the interspecific competitor. Finally, agonistic interactions between the two females significantly influenced female decisions to leave the patch: attacking the opponent decreased their tendency to leave by a factor of 0.744, while retreating (i.e., being attacked) significantly increased this tendency by a factor of 1.182.

In *D. basalis*, females' patch-leaving tendency was influenced by their egg load and that of their opponent: the greater number of mature eggs the focal or the competitor females had in their ovaries, the longer *D. basalis* females remained on the patch. The type of competition also affected their patch residence time. *D. basalis* females showed a tendency to leave the patch 4.376 times higher when they were introduced after *E. vuilleti* female on the patch (i.e., as intruders) than when they were introduced first (i.e., as residents). In contrast, when exploiting a patch alone or arriving simultaneously with *E. vuilleti* females on the patch, their patch-leaving tendency decreased by a factor of 0.01 and 0.83, respectively. *D. basalis* patch residence time was also influenced by their host exploitation behaviours: parasitizing or rejecting a healthy host, after either an external or internal examination, had a significant decremental effect on the time females spent on the patch. The fact that the competitor parasitized a host also enhanced their tendency to leave the patch. Finally, visiting the waiting area had a significant decremental influence on the *D. basalis* females' patch residence time.

Oviposition strategies

We investigated the effect of the presence of a competitor on the total number and type of hosts (healthy, already parasitized by the focal female or by the opponent) that *E. vuilleti* and *D. basalis* females parasitized. The total number of ovipositions was similar when females were alone or in situation of competition (Fig 2, Table 5). Although *D. basalis* females tended to oviposit more when they were in competition than *E. vuilleti* females, this difference was not significant ($P = 0.07$, Table 5). Nevertheless, the number of ovipositions differed according to the type of hosts females preferentially parasitized (Fig 2, Table 5). Alone, *E. vuilleti* females preferred healthy hosts whereas in competition, they preferred hosts parasitized by the allospecific competitor (Fig 2, Table 5). In *D. basalis*, females preferentially oviposited on healthy hosts when alone. In interspecific competition, however, they mainly laid on the hosts that they have already parasitized (Fig. 2).

Table 4 : Estimated regression coefficients (β), standard errors of β (SE) and hazard ratios ($\exp(\beta)$) for the covariates having a significant effect ($P < 0.05$) on the patch-leaving tendency of focal females only. χ^2 correspond to likelihood ratio tests. * We keep this value because it is marginally significant.

Species	β	SE	$\exp(\beta)$	χ^2 (d.f.)	P-value
Covariates					
<i>Eupelmus vuilleti</i>					
Focal female egg load	-1.314	0.241	0.268	41.984 (1)	<0.001
Oviposition on a healthy host	0.695	0.281	2.004	5.959 (1)	0.01
Oviposition on a self-parasitized host	1.627	0.388	5.089	17.990 (1)	<0.001
Oviposition on a inter-specifically parasitized host	1.106	0.268	3.021	17.313 (1)	<0.001
Antennal rejection of a self-parasitized host	-0.679	0.1220	1.972	34.563 (1)	<0.001
Ovicide of her own egg	-7.737	19.778	0.000	6.039 (1)	0.013
Ovicide of an opponent's egg	-0.679	0.380	0.506	3.414 (1)	0.06*
Feeding from a healthy host	1.150	0.453	3.158	6.446 (1)	0.011
Attack	-0.295	0.107	0.744	7.964 (1)	<0.01
Retreat	0.168	0.050	1.182	11.201 (1)	<0.001
<i>Dinarmus basalis</i>					
Focal female egg load	-0.623	0.135	0.536	27.278 (1)	<0.001
Opponent's egg load	-0.611	0.215	0.543	9.429 (1)	<0.01
Type of competition 'absence'	-4.537	1.313	0.010		
Type of competition 'arriving together'	-0.180	0.771	0.835	19.016 (3)	<0.001
Type of competition 'Db-intruder'	1.476	0.805	4.376		
Type of competition 'Ev-intruder'	0.000	–	1.000		
Oviposition on a healthy host	1.733	0.480	5.658	16.717 (1)	<0.001
Opponent female ovipositions	1.093	0.317	2.984	12.594 (1)	<0.001
Antennal rejection of a healthy host	0.503	0.162	1.653	8.004 (1)	<0.01
Internal rejection of a healthy host	3.370	0.770	29.067	15.070 (1)	<0.001
Time spent in the waiting area by the focal female	2.768	0.326	15.928	166.546 (1)	<0.001

We then explored the effect of the type of competition (simultaneous vs. sequential arrivals) and the ownership status (resident vs. intruders) on the total number of ovipositions that females of both species did. It appeared that none of these factors had a significant effect in *E.*

vuilleti and *D. basalis*. However, these factors affected the type of hosts that females of both species preferentially parasitized. When females were introduced sequentially, *E. vuilleti* females were more likely to lay on healthy hosts as residents than intruders, whereas as intruders, they were more likely to lay on hosts parasitized by the interspecific competitor. In *D. basalis*, the same oviposition pattern was observed (Fig 2, Table 5).

Table 5 : Statistical results showing the effect of the type of competition (absence vs. presence of an interspecific competitor, simultaneous vs. sequential arrivals, resident vs. intruder females), the species of the focal female and the interaction between both on females' number of ovipositions according to host quality (healthy, self-parasitized or parasitized by the interspecific competitor).

	Total number of parasitized	Healthy host	Self-parasitized host	Interspecifically-parasitized host
Absence vs. presence				
Type of competition (1)	$F_{1, 113} = 0.35, P = 0.48$	$F_{1, 113} = 20.94, P < .001$	$F_{1, 113} = 0.74, P = 0.43$	-
Species (2)	$F_{1, 113} = 2.39, P = 0.07$	$F_{1, 113} = 16.85, P < .001$	$F_{1, 113} = 13.12, P = 0.001$	-
Interaction (1) × (2)	$F_{1, 113} = 0.02, P = 0.84$	$F_{1, 113} = 2.37, P = 0.03$	$F_{1, 113} = 8.75, P = 0.008$	-
Simultaneous vs. sequential arrivals				
Type of competition (1)	$F_{1, 81} = 0.70, P = 0.35$	$F_{1, 81} = 1.36, P = 0.12$	$F_{1, 81} = 0.70, P = 0.41$	$F_{1, 80} = 3.37, P = 0.14$
Species (2)	$F_{1, 81} = 1.65, P = 0.15$	$F_{1, 81} = 16.35, P < 0.001$	$F_{1, 81} = 21.93, P < 0.001$	$F_{1, 80} = 39.20, P < 0.001$
Interaction (1) × (2)	$F_{1, 81} = 0.65, P = 0.37$	$F_{1, 81} = 1.65, P = 0.09$	$F_{1, 81} = 0.03, P = 0.86$	$F_{1, 80} = 2.17, P = 0.23$
Resident vs. intruder				
Type of competition (1)	$F_{1, 54} = 2.44, P = 0.09$	$F_{1, 54} = 9.59, P < 0.001$	$F_{1, 54} = 0.99, P = 0.37$	$F_{1, 54} = 23.57, P < 0.001$
Species (2)	$F_{1, 54} = 2.30, P = 0.10$	$F_{1, 54} = 16.13, P < 0.001$	$F_{1, 54} = 15.47, P < 0.001$	$F_{1, 54} = 22.73, P < 0.001$
Interaction (1) × (2)	$F_{1, 54} = 0.36, P = 0.51$	$F_{1, 54} = 2.66, P = 0.01$	$F_{1, 54} = 0.63, P = 0.47$	$F_{1, 54} = 11.23, P < 0.001$

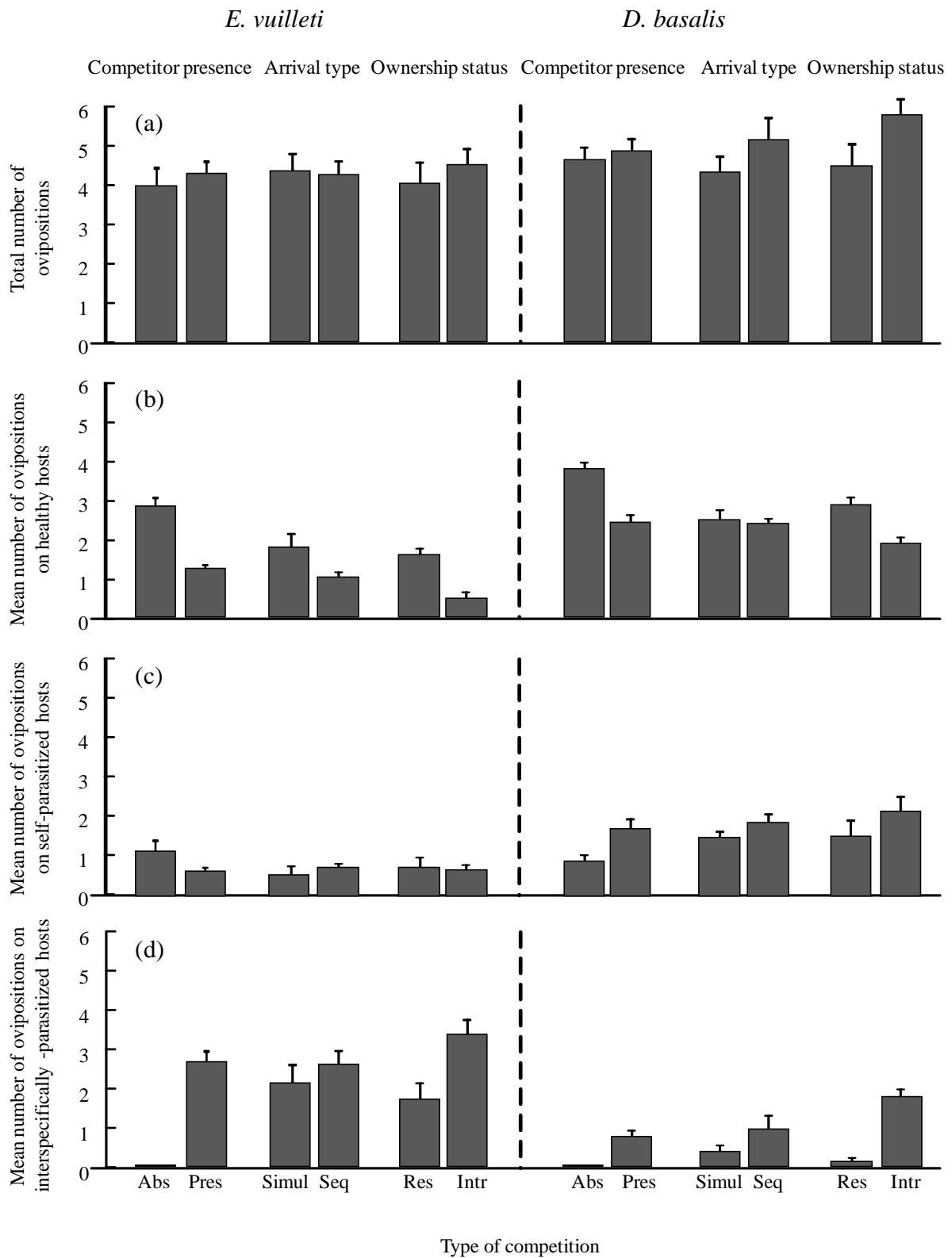


Figure 2: Total number of ovipositions (a) and oviposition allocation according to host quality, healthy (b), self-parasitized (c) or parasitized by the interspecific female (d), in *E. vuilleti* and *D. basalis* females. Data are presented according to the type of competition: in the

absence (abs) or presence (pres) of an interspecific competitor. In situation of competition, both females were introduced either simultaneously (simul) or sequentially (seq). In the latter case, the focal female was either the resident (res) or the intruder (intr).

Discussion

We studied the effect of interspecific direct competition on patch exploitation strategies of foragers using two parasitoid species, *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, competing for the same hosts. Whereas the presence of an allospecific female did not affect the number of oviposition of females of both species, it affected differently the time they allocated to different behaviours and their total patch residence time. In *E. vuilleti*, females exploiting the patch in situation of competition did not stay longer than when they were alone whereas in *D. basalis*, females left the patch earlier in presence of an allospecific competitor. We discuss below the different strategies adopted by both species under interspecific direct competition, as well as the pay-off of these strategies.

Oviposition decision and time allocation

Under interspecific direct competition, *D. basalis* females frequently attacked *E. vuilleti* females when exploiting the patch. Nevertheless, *E. vuilleti* females did not subsequently leave the patch but instead tended to remain longer in the patch than *D. basalis* females. They actually spent an important part of their time (on average 12 min) motionless in the area surrounding the group of hosts (i.e., in the “waiting zone”), waiting for their opponent’s departure. They then walked back to the hosts and multiparasitize them. Such a “waiting strategy” had already been reported in this species during dyadic intraspecific contests for a host (Mohamad, Monge & Goubault 2012). Similarly to this previous study, the waiting behaviour was more likely to be displayed by *E. vuilleti* females when entering the patch with some delay after their competitor. This strategy of waiting for, and then multiparasitizing hosts seems actually advantageous for *E. vuilleti* females. Indeed, when exploiting an already parasitized host, 93% of *E. vuilleti* females were observed to find and re-use the hole drilled by the first (*D. basalis*) female through the seed in order to access the host (N=15). Re-using the hole would first save them a lot of time: accessing the host by reusing *D. basalis* orifice is 6 times shorter than by drilling a complete hole through the seed. Secondly, it would prevent them from the risk of damaging their ovipositor which is long and flexible (Terrasse & Rojas-Rousse 1986; van Alebeek 1991), compared to that of *D. basalis*, which is short, thick and

possesses denticulations allowing a more efficient perforation of the seed (Gauthier 1996). Moreover, re-using the hole drilled by the previous female could also increase their probability of locating the opponent's egg and successfully commit ovicide, as observed in *P. vindemniae* (Goubault *et al.* 2004). Additionally, in multiparasitized hosts, the survival probability of *E. vuilleti* offspring is not negligible: their larvae have 66% chances of winning the competition against *D. basalis* offspring when the time interval between the two ovipositions is under the hour (Gauthier, Monge & Huignard 1996; Gauthier *et al.* 1999). This survival probability can even increase if *E. vuilleti* females destroy the *D. basalis* egg first. Females of *E. vuilleti* indeed present the ability to commit ovicide (Leveque *et al.* 1993), which could restore, at least partially, host quality (Mayhew 1997). The waiting strategy followed by multiparasitism therefore appears adaptive in this species where females tend to prefer already parasitized hosts to healthy ones (Jaloux *et al.* 2004).

In contrast, *D. basalis* females adopted a different strategy in situation of competition: they left the patch earlier than when alone. They especially spent less time exploiting the hosts, parasitizing fewer of them but usually deposited more than one egg on each of them. The observation of such a self-superparasitism behaviour is common in parasitoids experiencing competition and therefore a high risk of subsequent super- or multi-parasitism of their hosts (van Alphen & Visser 1990). By out-numbering the opponent's offspring, they increase the probability of their offspring to win the larval competition. In the presence of an interspecific competitor, *D. basalis* also showed a particular behaviour: they spent extended periods of time (on average 40 min) motionless nearby or on the hosts, especially when introduced simultaneously with *E. vuilleti* females or when the resident (in case of sequential arrivals). This stationary behaviour was then interrupted either by the females pursuing the exploitation of the patch or by the detection of the *E. vuilleti* female. In this later case, *D. basalis* females quickly attacked and chased away the competitor. By sitting motionless on the patch, females may be less detectable by *E. vuilleti* females, which, as a result, may leave their waiting zone and approach the patch. As observed in *Trissolcus basalis* (Field *et al.* 1998), the stationary behaviour may therefore allow females to monitor and assess the risk of competition while exploiting the patch. These two types of waiting strategies developed by *E. vuilleti* in the surroundings of the patch and by *D. basalis* nearby/on the hosts are reminiscent of the 'waiting game' observed during intraspecific contests for host patches in *T. basalis* (Field *et al.* 1998, Wajnberg, Curty & Colazza 2004). The waiting strategies observed here nevertheless differ from those observed in *T. basalis* by the fact that, in *E. vuilleti* and *D. basalis*, they do not lead to a war of attrition (Maynard Smith 1974) as female patch residence

time did not increase in situation of competition compared to when females exploited the patch alone.

Patch-leaving rules under direct interspecific competition

The patch-leaving tendency of females of both parasitoid species, *E. vuilleti* and *D. basalis*, were influenced by different factors: as classically observed for single foragers, their decision to leave the patch appeared influenced by their physiological status (egg load) and the evolution of the patch quality, through the exploitation or rejection of hosts of different quality (see Wajnberg 2006 for a review). However, here, we additionally showed that the presence of an interspecific competitor also greatly influenced females' strategies and that the relative effect of the different factors differed between the two species.

Variations in female's physiological status, such as in egg load, are known to influence parasitoids' foraging behaviours (Minkenbergh, Tatar & Rosenheim 1992). Here it clearly affected the tendency to leave the patch in both species: the larger the focal females' egg load, the longer they stayed on the patch. Females with a greater number of mature eggs present in their ovaries would be more motivated to access a reproductive site and lay their eggs (Mohamad, Monge & Goubault 2010). They would therefore spend more time exploiting the available hosts. They should also place a higher value on the patch and defend it for an extended period of time. On the contrary, in species like *T. basalis*, a low egg load can be the cause of a delayed departure from the patch (Field 1998). These contrasting results may be explained by the difference in egg maturation dynamics between the species we studied and *T. basalis*. Contrary to *E. vuilleti* and *D. basalis* that are synovigenic (i.e., females mature eggs throughout adult life), *T. basalis* is a pro-ovigenic species: females emerge with a fixed, finite number of eggs (Cusumano *et al.* 2012). When their egg stock diminishes, female are less likely to be able to exploit new patches of hosts. It is therefore likely to be more advantageous for them to protect the eggs that they have already laid. Brood guarding would then increase patch residence time. Moreover, we observed that *D. basalis* females delayed their departure from the patch as their opponent's egg load increased. Although the information they use to assess it remains unknown, this seems particularly advantageous as the opponent's egg load is likely to reflect its probability to exploit hosts. Multiparasitism represents a considerable threat for *D. basalis* offspring which, as previously mentioned, tend to lose larval competition against *E. vuilleti* (Gauthier *et al.* 1999).

Females of both species also appeared to use local information about the evolution of the patch quality to determine their patch departure time. Globally, each oviposition and rejection

of healthy and already parasitized hosts increased females' tendency to leave the patch. Numerous studies, which have focused on the patch-leaving rules of single foragers in different species, have shown that the exploitation of healthy and parasitized hosts can have either an incremental effect, a decremental effect, or a mixture of both, on patch residence time (see Wajnberg 2006 for a review). The evolution of one of these mechanisms would depend, among other factors, on host distribution (Wajnberg 2006). Here, the observed decremental effect of host exploitation on females' patch residence time seems adapted to the regular distribution of *C. maculatus* in nature. Larvae and nymphs of this bruchid beetle are indeed located inside the cowpea seeds, which are grouped within pods (Murdock 1959). Each oviposition and detection of already parasitized hosts would therefore indicate that fewer healthy hosts remain to be discovered within the pod: female probability of leaving such a patch should increase accordingly.

Moreover, if females' decision to leave the patch were influenced by the presence of the interspecific competitor in both species, the information used was different. In *E. vuilleti*, patch-leaving decisions were affected by the direct agonistic interactions with the competitor: attacking led females to remain on the patch, whereas being attacked and thus retreating favored their departure. Several types of information might be collected by the female during these aggressive encounters. Upon detecting the presence of a competing forager, they could assess their relative fighting ability or motivation to access and exploit the hosts. Receiving an attack may inform them that the opponent is more prone to win the contest; leaving early the patch would therefore be adaptive. In contrast, in *D. basalis*, females' leaving tendency increased with the simple presence of an opponent. The effect was even more pronounced when they arrived after the *E. vuilleti* female has started to exploit the patch, indicating that they perceived the delay between both females' arrivals. Direct interactions with the interspecific concurrent did not affect significantly *D. basalis* females' patch residence time: the simple detection of the presence of the opponent female was sufficient to affect their patch residence decision. Further experiments would be needed to identify the cues or signals used by females to perceive the presence of a competitor as well as their arrival order. In any case, the fact that the first-arrived females stayed longer on the patch than the second-arrived females tends to concord with the predictions of the "asymmetrical war or attrition" model (Haccou & Glaizot, 2002). However, this model also predicts that foragers should stay longer than when alone, which was not the case here. It has to be noted that the different models (Haccou & Glaizot 2002; Haccou, Glaizot & Cannings 2003; Hamelin *et al.* 2007a, 2007b; Haccou & van Alphen 2008) developed to predict the patch leaving rules of foragers

experiencing competition do not assume any direct, costly interactions between them. Here, it seems, as observed in other fighting parasitoid species such as *T. basalis* (Wajnberg, Curty & Colazza 2004) and *P. vindemniae* (Goubault *et al.* 2005), that agonistic behaviours (or the risk of experiencing them) considerably affect females' patch leaving decisions and favor shorter residence time.

In conclusion, we observed that both species adopt different strategies when competing for host patch exploitation directly. *Dinarmus basalis* females tend to invest in self-superparasitism and hosts' protection, while *E. vuilleti* females tend to wait for the departure of the concurrent female and further exploit (multiparasitize) the hosts. Nevertheless, if they get detected and therefore attacked by *D. basalis* females, they leave the patch early. In any case, and in contradiction with predictions, females of both species tend to stay for a shorter period of time in the patch in presence than in absence of allospecific competitors. Such an early departure from the patch may be due to the risk and costs associated with agonistic behaviours. We thus urge theorists to include in their model the possible occurrence of energetically demanding aggressive behaviours, which may lead to injuries or even fatalities especially in situation of interspecific competition (Pérez-Lachaud, Hardy & Lachaud 2002; Batchelor *et al.* 2005) as they can strongly impact optimal patch use strategies.

References

- Batchelor, T.P., Hardy, I.C.W., Barrera, J.F., & Pérez-Lachaud, G.** (2005) Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, **33**, 194-202.
- Bernstein, R.A.** (1975) Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, **56**, 213-219.
- Biernaskie, J.M. & Gegear, R.J.** (2007) Habitat assessment ability of bumble-bees implies frequency-dependent selection on floral rewards and display size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 2595-2601.
- Charnov, E.** (1976) Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.
- Collett, D.** (1994) *Modelling survival data in medical research* Chapman & Hall, London.
- Cox, D.R.** (1972) Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **34**, 187-220.
- Crawley, M.J.** (1993) *GLIM for Ecologists* Blackwell Scientific, Oxford.

- Cusumano, A., Peri, E., Vinson, S.B., & Colazza, S.** (2012) The ovipositing female of *Ooencyrtus telenomicida* relies on physiological mechanisms to mediate intrinsic competition with *Trissolcus basalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **143**, 155-163.
- Fernandez-Arhex, V. & Corley, J.C.** (2010) The effects of patch richness on con-specific interference in the parasitoid *Ibalia leucospoides* (Hymenoptera: Ibalidae). *Insect Science*, **17**, 379-385.
- Field, S.A.** (1998) Patch exploitation, patch-leaving and pre-emptive patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis* (Insecta: Scelionidae). *Ethology*, **104**, 323-338.
- Field, S.A. & Calbert, G.** (1998) Patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis*: When to begin fighting? *Behaviour*, **135**, 629-642.
- Fletcher, J.P., Hughes, J.P., & Harvey, I.F.** (1994) Life expectancy and egg load affect oviposition decisions of a solitary parasitoid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **258**, 163-167.
- Gauthier, N.** (1996) Etude d'un ectoparasitoïde solitaire *Dinarmus basalis* Rond (Hymenoptera: Pteromalidae) en situation de compétition intra- et interspécifique: Activité reproductrice et réponses comportementales. PhD thesis, University of Tours, Tours.
- Gauthier, N., Monge, J.P., & Huignard, J.** (1996) Superparasitism and host discrimination in the solitary ectoparasitoid *Dinarmus basalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **79**, 91-99.
- Gauthier, N., Sanon, A., Monge, J.P., & Huignard, J.** (1999) Interspecific relations between two sympatric species of hymenoptera, *Dinarmus basalis* (Rond) and *Eupelmus vuilleti* (Craw), ectoparasitoids of the bruchid *Callosobruchus maculatus* (F). *Journal of Insect Behavior*, **12**, 399-413.
- Goubault, M., Outreman, Y., Poinso, D., & Cortesero, A.M.** (2005) Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*, **16**, 693-701.
- Haccou, P. & Glaizot, O.** (2002) The ESS in an asymmetric generalized war of attrition with mistakes in role perception. *Journal of Theoretical Biology*, **214**, 329-349.
- Haccou, P., Glaizot, O., & Cannings, C.** (2003) Patch leaving strategies and superparasitism: an asymmetric generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology*, **225**, 77-89.
- Haccou, P. & van Alphen, J.J.M.** (2008). Competition and asymmetric wars of attrition in insect parasitoids. In *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids*, (eds É. Wajnberg, C. Bernstein & J. van Alphen), pp. 193-211. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Hamelin, F., Bernhard, P., Nain, P., & Wajnberg, É.** (2007a). Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 1. Scramble competition. In *Advances in Dynamic Game Theory*, (eds S. Jørgensen, M. Quincampoix & T. L. Vincent), pp. 327-348. Birkhäuser Boston.

- Hamelin, F., Bernhard, P., Shaiju, A.J., & Wajnberg, É.** (2007b). Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 2. Interference competition. In *Advances in Dynamic Game Theory*, (eds S. Jørgensen, M. Quincampoix & T. L. Vincent), pp. 349-365. Birkhäuser Boston.
- Hammerstein, P.** (1981) The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour*, **29**, 193-205.
- Hassell, M.P. & Southwood, T.R.E.** (1978) Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**, 75-98.
- Huignard, J.** (1996) Biological control of bruchid insect pest of cowpea in west Africa. *Rapport final contrat CEE (1993-1996)*, 142 pages.
- Jaloux, B.** (2004) La discrimination interspécifique par *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) des hôtes parasités par *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae). PhD thesis, University of Tours, Tours.
- Janssen, A., Alphen, J.J.M., Sabelis, M.W., & Bakker, K.** (1995) Odour-mediated avoidance of competition in *Drosophila* parasitoids: the ghost of competition. *Oikos*, **73**, 356-366.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B.** (1993) *An introduction to behavioural ecology* Blackwell scientific publications, Oxford.
- Le Lann, C., Outreman, Y., Van Alphen, J.J.M., Krespi, L., Pierre, J.-S., & Van Baaren, J.** (2008) Do past experience and competitive ability influence foraging strategies of parasitoids under interspecific competition? *Ecological Entomology*, **33**, 691-700.
- Le Lann, C., Outreman, Y., van Alphen, J.J.M., & van Baaren, J.** (2010) First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behavioral Ecology*.
- Leveque, L., Monge, J.-P., Rojas-Rousse, D., Alebeek, F., & Huignard, J.** (1993) Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae). *Oecologia*, **94**, 272-277.
- Louâpre, P., van Baaren, J., Pierre, J.S., & van Alphen, J.J.M.** (2011) Information gleaned and former patch quality determine foraging behavior of parasitic wasps. *Behavioral Ecology*, **22**, 1064-1069.
- Maynard Smith, J.** (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 209-221.
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A.** (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, **24**, 159-175.
- McBrien, H. & Mackauer, M.** (1990) Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **56**, 145-153.

- Minkenbergh, O., Tatar, M., & Rosenheim, J.** (1992) Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos*, **65**, 134-142.
- Mohamad, R., Monge, J.-P., & Goubault, M.** (2010) Can subjective resource value affect aggressiveness and contest outcome in parasitoid wasps? *Animal Behaviour*, **80**, 629-636.
- Mohamad, R., Monge, J.-P., & Goubault, M.** (2011) Agonistic interactions and their implications for parasitoid species coexistence. *Behavioral Ecology*, **22**, 1114-1122.
- Mohamad, R., Monge, J.-P., & Goubault, M.** (2012) Wait or fight? Ownership asymmetry affects contest behaviors in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, in press.
- Monge, J.P., Dupont, P., Idi, A., & Huignard, J.** (1995) The consequences of interspecific competition between *Dinarmus basalis* (Rond) (Hymenoptera, Pteromalidae) and *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Hymenoptera, Eupelmidae) on the development of their host population. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **16**, 19-30.
- Monge, J.P. & Huignard, J.** (1991) Population fluctuations of two bruchid species *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae) and their parasitoids *Dinarmus basalis* (Rondani) and *Eupelmus vuilleti* (Crawford) (Hymenoptera, Pteromalidae, Eupelmidae) in a storage situation in Niger. *Revue de zoologie africaine*, **105**, 187-196
- Murdock, G.P.** (1959) *Africa: its peoples and their culture history* Mc Graw-Hill, New York.
- Outreman, Y., Le Ralec, A., Wajnberg, E., & Pierre, J.-S.** (2005) Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**, 208-217.
- Pérez-Lachaud, G., Hardy, I.C.W., & Lachaud, J.-P.** (2002) Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*, **25**, 231-238.
- Rivero, A. & Casas, J.** (1999) Rate of nutrient allocation to egg production in a parasitic wasp. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **266**, 1169-1174.
- Takasu, K., Hirose, Y., & Takagi, M.** (1998) Occasional interspecific competition and within-plant microhabitat preference in egg parasitoids of the bean bug, *Riptortus clavatus* (Hemiptera : Alydidae) in soybean. *Applied entomology and zoology*, **33**, 391-399
- Tamò, C., Roelfstra, L.-L., Guillaume, S., & Turlings, T.C.J.** (2006) Odour-mediated long-range avoidance of interspecific competition by a solitary endoparasitoid: a time-saving foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1091-1099.
- Terrasse, C. & Rojas-Rousse, D.** (1986) Distribution de la ponte et évitement du superparasitisme chez l'hyménoptère solitaire *Eupelmus vuilleti*, parasite des stades larvaires de son hôte, *Callosobruchus maculatus* (Coléoptère Bruchidae). *Journal of Applied Entomology*, **101**, 243-256.

- Valone, T.J.** (1992) Information for patch assessment: a field investigation with black-chinned hummingbirds. *Behavioral Ecology*, **3**, 211-222.
- Valone, T.J. & Brown, J.S.** (1989) Measuring patch assessment abilities of desert granivores. *Ecology*, **70**, 1800-1810.
- van Alebeek, F., Rojas-Rousse, D., & Leveque, L.** (1993) Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **69**, 21-31.
- van Alebeek, F.A.N.** (1991) Interspecific host discrimination by two solitary ectoparasitoids of immature stages of Bruchidae. *Medecine Faculty Landbouw Rijksmiv Genetic*, **56**, 1011-1020.
- van Alphen, J.J.M.** (1988) Patch time allocation by insect parasitoids: superparasitism and aggregation. *Population Genetics and Evolution*, **35**, 59-79.
- van Alphen, J.J.M. & Galis, F.** (1983) Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. *Animal Ecology*, **52** 937-952.
- van Alphen, J.J.M. & Visser, M.E.** (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, **35**, 59-79.
- van Gils, J.A., Jan, A., Schenk, Ingrid, W., Bos, Oscar, Piersma, & Theunis** (2003) Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. University of Chicago Press, Chicago, IL, Etats-Unis.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D.** (1994) *Modern applied statistics with S-Plus*. Springer, New York, USA.
- Vet, L.E.M., Meyer, M., Bakker, K., & van Alphen, J.J.M.** (1984) Intra- and interspecific host discrimination in *Asobara tabida* Nees (Hymenoptera) larval endoparasitoids of *Drosophilidae*: comparison between closely related and less closely related species. *Animal Behavioural*, **32**, 871 – 874.
- Visser, M.E., van Alphen, J.J.M., & Nell, H.W.** (1992a) Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids : the influence of pre-patch experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 163-171.
- Visser, M.E., van Alphen, J.J.M., & Hemerik, L.** (1992b) Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 93-101.
- Visser, M.E., van Alphen, J.J.M., & Nell, H.W.** (1990) Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of the number of parasitoids depleting a patch. *Behaviour*, **114**, 21-36.
- Wajnberg, É.** (2006) Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 589-611.

- Wajnberg, E., Bernhard, P., Hamelin, F., & Boivin, G.** (2006) Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**, 1-10.
- Wajnberg, E., Curty, C., & Colazza, S.** (2004) Genetic variation in the mechanisms of direct mutual interference in a parasitic wasp: consequences in terms of patch-time allocation. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1179-1189.
- Wajnberg, E., Rosi, M.C., & Colazza, S.** (1999) Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 121-133.

Discussion générale & Perspectives



Ce travail de thèse caractérise les stratégies comportementales des femelles parasitoïdes d'*Eupelmus vuilleti* et de *Dinarmus basalis*, lorsqu'elles exploitent un hôte ou un patch en présence d'autres femelles conspécifiques ou interspécifiques. Dans de telles conditions de compétition par interférence, nous avons trouvé que les femelles manifestent des comportements agonistiques envers leurs concurrentes dans le but de protéger les hôtes ou les patches qu'elles exploitent comme cela a déjà été observé chez d'autres espèces (chapitre 1). Nous avons également mis en évidence l'effet de différents facteurs modifiant la valeur placée dans la ressource (i.e. hôte), la capacité à obtenir et à garder une ressource et le statut de propriétaire sur l'intensité et la résolution des conflits. Ces études ont permis de décrire et de préciser les stratégies comportementales permettant à ces deux espèces d'être sympatriques et de coexister dans la nature et les greniers.

Conséquence de la présence de femelles concurrentes

Les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis*, expriment des comportements agonistiques à l'encontre de leurs adversaires. Leur but est de protéger leurs ressources et donc leurs descendants pour augmenter leurs chances de survie, en défendant temporairement les hôtes qu'elles ont parasités. Ces comportements sont : (a) le soulèvement des antennes (la femelle soulève ses antennes en direction de son adversaire), (b) les coups de pattes chez *E. vuilleti* (la femelle en train de pondre peut donner des coups de pattes à son adversaire, ce comportement semble être un moyen de défense, Figure 11), (c) la poursuite (la femelle pourchasse son adversaire), et (d) la poussée (la femelle pousse son adversaire à coup de tête). Les comportements (c) et (d) sont des comportements qui provoquent le départ de l'adversaire.



Figure 11: Comportement « coup de pattes » d'une femelle *E. vuilleti* envers une conspécifique.

Facteurs influençant la résolution des conflits

Jusqu'à présent, les mécanismes de résolution des conflits ont été peu étudiés et la majorité des études se sont concentrées sur l'effet des paramètres influençant la capacité d'un individu à obtenir et à garder sa ressource (ex : la taille, le poids, la position, l'expérience, le développement de l'armement) (Arnott and Elwood 2009).

En général, le poids influence les capacités à combattre (i.e. RHP) et il est un assez bon indicateur de ces dernières (e.g. chez les guêpes parasitoïdes : Petersen and Hardy 1996; Stokkebo and Hardy 2000; Moore et al. 2008, et dans d'autres taxa : Riechert 1998). Il est même souvent considéré comme le meilleur indicateur morphologique des capacités à combattre car il est corrélé avec tous les autres paramètres habituellement utilisés pour estimer le RHP chez les arthropodes (e.g. largeur de la tête, longueur des tibias, des tarse, des fémurs, taille des armements ; Kasumovic et al. 2009). Pourtant, chez la plupart des espèces, c'est la taille des individus qui affecte le plus la résolution des conflits. Stokkebo et Hardy (2000) montrent que chez *Goniozus nephantidis*, il y a une relation entre la charge en œufs et le poids des individus et que les différences de poids et de charge en œufs entre les femelles ont une influence significative sur la résolution des conflits, avec un effet de la charge en œufs nettement moins marqué que celui du poids. (Stokkebo and Hardy 2000). La différence de poids entre les femelles n'a pas d'influence sur la résolution des conflits chez *E. vuilleti* (Goubault and Decuignière 2012 in press). Même en situation de compétition interspécifique, nous n'avons pas trouvé d'effet du poids des femelles sur la résolution des conflits que ce soit chez *E. vuilleti* ou chez *D. basalis* (article 4).

Ainsi, si les études empiriques et théoriques décrivent des situations où la résolution des conflits est essentiellement influencée par les capacités de combat des compétiteurs (RHP), peu d'études se sont penchées sur les effets des paramètres influençant la valeur que l'individu place dans la ressource. Les espèces étudiées ici sont synovigéniques et peuvent très rapidement finir la maturation de leurs œufs si les conditions sont favorables. Contrairement à ce qui est observé chez la majorité des parasitoïdes (Ellers and Jervis 2003), nous ne trouvons, d'ailleurs, pas de relation entre la charge en œufs des femelles et leur poids (article 1, 3 & 4). En présence d'une graine contenant un hôte au stade 4 ou une nymphe, les femelles sont rapidement motivées pour pondre : elles placent une grande valeur dans la ressource et cela les incite à combattre et ceci d'autant plus si un seul hôte est présent dans la graine. Chez *E. vuilleti* et *D. basalis*, la résolution des conflits est principalement influencée

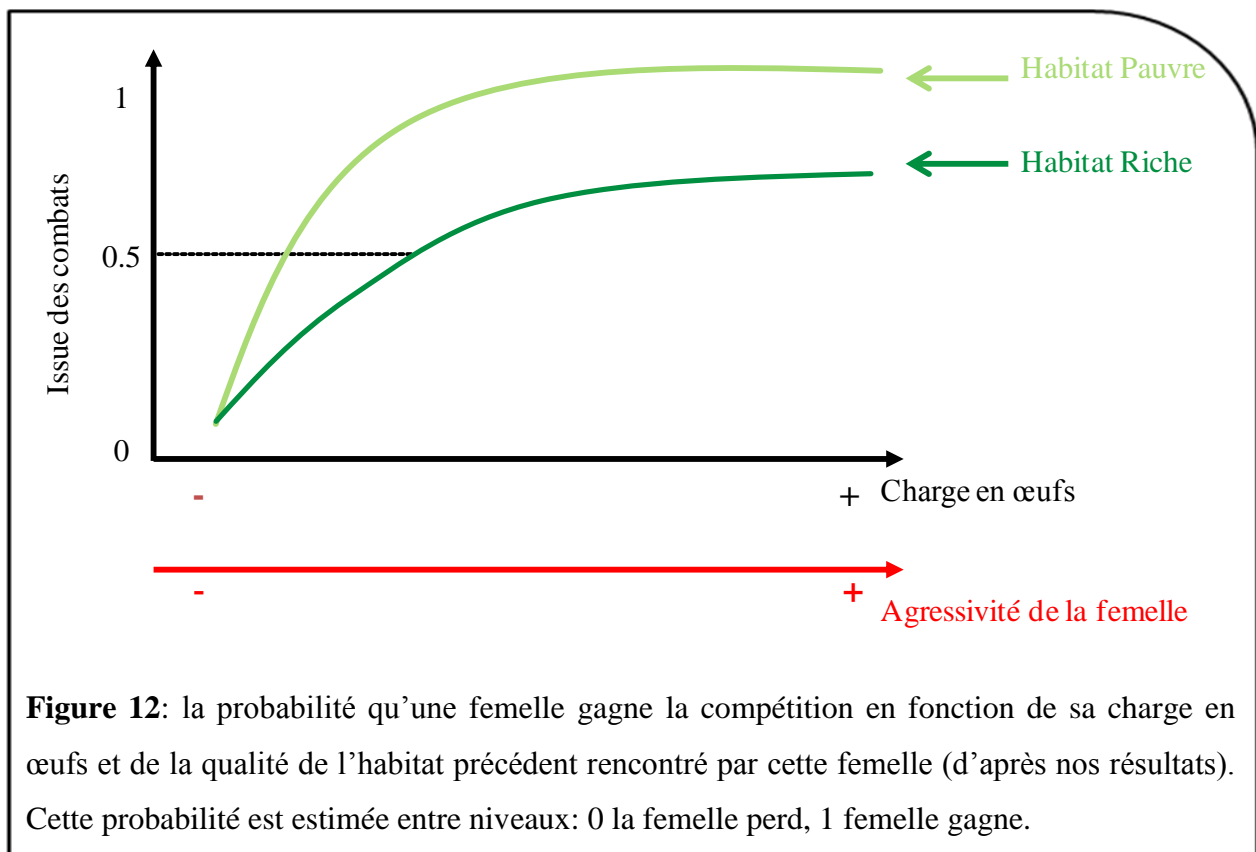
par la valeur que les femelles placent dans la ressource (RV). Cet avantage de l'asymétrie de RV sur celle du RHP est d'autant plus prononcé quand on prend en compte l'effet de la qualité de l'habitat rencontré précédemment par les femelles sur la résolution des conflits. Les femelles qui viennent d'un habitat pauvre en hôtes, remportent plus fréquemment les conflits car elles placent une plus grande valeur dans l'hôte, alors que celles qui sont expérimentées dans un habitat riche en hôtes, ne sont pas avantagées lors des combats malgré leur grande capacité à se battre (article 1 & 3).

Toutefois, nos résultats montrent que la différence de charge en œufs entre les compétitrices a une influence significative sur la résolution des conflits : la femelle portant plus d'œufs a tendance à remporter le combat (articles 1, 3 & 4). Cette influence déterminante de la charge en œufs sur la résolution des conflits peut s'expliquer par le fait que plus une femelle a d'œufs matures, plus elle sera motivée pour pondre et donc pour se battre afin de prendre possession des hôtes (i.e. la valeur de l'hôte pour une femelle augmente avec sa charge en œufs). Il est surprenant de noter que l'influence de la différence de charge en œufs sur la résolution des conflits peut se jouer à l'œuf près et ce résultat n'a, a priori, été décrit que chez ces deux espèces (article 1 & 3). Il est donc évident que la charge en œufs est le principal facteur qui influence la résolution des conflits. Ainsi, chez *E. vuilleti*, 76% des résolutions ont été expliquées par l'asymétrie de la charge en œufs, alors que seules 24% sont expliquées par d'autres asymétries telles que celle de la qualité de l'habitat précédent (article 1). Chez *D. basalis*, 63% de la déviance a été expliquée par l'asymétrie de la charge en œufs (article 3). Ce sont donc les facteurs influençant la valeur de la ressource qui semblent prédominants sur la résolution des conflits et notamment plus importants que les facteurs qui influencent les capacités à se battre. **A la suite de ce travail trois questions mériteraient d'être approfondies.** Elles concernent l'effet relatif des différents facteurs qui influencent la valeur de la ressource sur l'issue des conflits, les mécanismes d'estimation de la valeur subjective de la ressource et enfin l'influence du taux d'hormones circulant sur la résolution des conflits.

Les facteurs influençant (RV) sont plus importants que les facteurs influençant (RHP) pour déterminer l'issue des conflits

C'est l'asymétrie dans la valeur de la ressource entre les femelles qui détermine la femelle gagnante. Il faut savoir que tous les modèles développés pour expliquer la dynamique et la résolution des conflits animaux sont basés sur le RHP des individus. D'un point de vue théorique, il serait donc intéressant de développer un modèle utilisant comme paramètre

principal non plus les capacités de combat mais la valeur de la ressource et donc la motivation afin de modéliser les comportements d'espèces telles qu'*E. vuilleti* et *D. basalis*. Ainsi, on pourrait peut-être établir un lien entre l'expérience d'un habitat pauvre en hôtes et la charge en œufs élevée d'un part et la différence dans l'estimation de la valeur de la ressource par les individus d'autre part (Figure 12). Selon le graphique inspiré de nos résultats et basé sur les études théoriques précédentes, la femelle entre dans un patch avec une certaine motivation (à pondre et à se nourrir) qui augmente avec la charge en œufs jusqu'à une valeur maximum. Mais cette augmentation est plus importante chez la femelle qui vient d'un habitat pauvre en hôtes que chez celle qui vient d'un habitat riche en hôtes. Donc c'est l'état physiologique, en provoquant des différences dans la valeur mise dans la ressource (RV), qui détermine l'issue des combats, alors que les capacités à se battre (RHP) ne jouent aucun rôle pour définir cette issue.



Mécanismes d'estimation de la valeur subjective de la ressource : RV

Une autre étude complémentaire chercherait à expliquer les mécanismes d'estimation qui permettent aux insectes de prendre et modifier leurs décisions comportementales lors des

confrontations. Les études de l'évolution des conflits animaux montrent que les individus suivent des règles qui maximisent leur gain individuel. Cette fitness d'un individu dépend non seulement du comportement qu'il exprime mais aussi de celui exprimé par l'adversaire (Maynard Smith and Price 1973). Divers modèles (voir encart 2) ont été développés pour expliquer ces mécanismes et ils sont regroupés ici en deux grandes catégories en fonction du type d'estimation des capacités de combat lors de la confrontation : on distingue les modèles à auto-estimation de ceux à estimation mutuelle. Le point commun à tous ces modèles est que le conflit s'arrête lorsque l'un des compétiteurs décide de se retirer et leur but est de définir comment et quand le perdant prend la décision d'abandonner le conflit.

ENCART 2 : Modèles d'estimation

Modèles avec auto-estimation (Maynard Smith and Parker 1976).

On considère ici que l'individu peut uniquement estimer son propre RHP mais pas celui de l'opposant. Dans ce scénario, les adversaires estiment leurs propres aptitudes au combat et lorsqu'ils atteignent un certain seuil qui leur est propre et qui augmente avec leur RHP, ils se retirent de la confrontation. C'est donc l'individu qui est prêt à poursuivre le plus longtemps qui gagne (plus grand RHP).

Modèles avec estimation mutuelle : (Enquist and Leimar 1983)

Dans ce modèle, les individus utilisent des indices (visuels, sonores, chimiques...) provenant de l'opposant pour estimer ses capacités à combattre afin de se retirer s'il lui devient évident qu'ils risquent fortement de perdre la confrontation. La décision de l'animal est donc basée sur l'estimation de l'asymétrie de RHP qui existe entre son adversaire et lui-même.

Mettre en évidence l'existence de l'utilisation d'une auto-estimation ou d'une estimation mutuelle par les individus en conflit, n'est pas chose aisée. Pour distinguer les deux modes d'estimation, il faut mettre en évidence les relations suivantes (Arnott and Elwood 2009) : (1) dans le cas d'auto-estimation, la durée du conflit devrait augmenter avec le RHP de l'individu perdant car plus la valeur de son RHP est élevée, plus l'individu met du temps à atteindre son seuil. (2) Dans le cas d'estimation mutuelle, la durée du conflit devrait être corrélée négativement avec la différence de RHP entre les individus. Si l'asymétrie est grande, elle sera détectée plus rapidement (Maynard Smith and Parker 1976; Enquist and Leimar 1983) et le conflit sera interrompu plus tôt (Arnott and Elwood 2009). Actuellement, les études portant sur le sujet se basent sur ces deux propositions et ne prennent principalement en compte que les estimations du RHP lors de conflits. Les études se basant sur des estimations de RV sont moins nombreuses (Arnott and Elwood 2008).

Dans l'article (1) nous avons trouvé que l'agressivité de la femelle augmente avec sa charge en œufs, mais aucun effet de la charge en œufs de l'adversaire n'a été trouvé chez cette espèce. Dans les articles 2 & 3, nous avons également montré que les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* sont capables de percevoir l'état d'avancement de la séquence de ponte de l'adversaire et de modifier leurs stratégies comportementales. Chez *E. vuilleti*, les femelles intruses ont le choix entre deux stratégies : soit elles combattent avec les femelles résidentes pour accéder à l'hôte lorsque l'intervalle de temps entre l'introduction des femelles sur l'hôte est court (i.e. fighting strategy) soit, lorsque l'intervalle de temps est long, elles attendent que les femelles résidentes finissent leur ponte et ensuite elles reviennent pour superparasiter l'hôte (i.e. waiting strategy; article (2)). Chez *D. basalis*, les femelles ont le choix entre la « fighting strategy » lorsque l'intervalle de temps entre l'arrivée des deux femelles sur l'hôte est court ou bien quitter l'arène sans attendre lorsque l'intervalle de temps est long (article 3). Nous avons également montré, dans les conditions expérimentales de l'article 5, que la tendance des femelles de *D. basalis* à quitter le patch est influencée par la charge en œufs des femelles compétitrices d'*E. vuilleti*, ce qui nous conduit à nous demander si nos femelles sont capables d'estimer les RV des autres femelles. Au vu de nos résultats, il semble probable que les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* soient capables d'estimer la RV de leurs compétitrices (estimation mutuelle). Pour vérifier cette hypothèse et bien comprendre les mécanismes qui agissent sur les espèces étudiées lors de la confrontation, des analyses supplémentaires similaires à celles proposées en encart 2 mais en se basant sur la valeur subjective de la ressource plutôt que le RHP seraient nécessaires.

En cas d'estimation mutuelle, sur quels indices les femelles peuvent-elles se baser ?

De nombreuses études se sont penchées sur la communication utilisée lors de conflits entre animaux (Parker and Rubenstein 1981; Maynard Smith 1982; Riechert 1998; Mager et al. 2012) et quelques-unes ont abordé la communication chimique liée au combat (Breithaupt and Eger 2002; Monnin et al. 2002; Goubault et al. 2006). Par exemple, l'étude de Goubault et al (2006) a montré que chez la guêpe parasitoïde *Goniozus legneri*, la perdante d'un conflit sécrète des composés volatiles qui ont pour effet de diminuer l'agressivité des individus. Ainsi, Goubault et al (2006) émettent l'hypothèse que cette sécrétion a la fonction d'une arme de défense permettant la fuite de la perdante. Ceci pourrait également être le cas chez *E. vuilleti* et *D. basalis*. Par ailleurs, des indices visuels, tels que la position de l'opposante sur la graine pouvant indiquer son avancée dans l'exploitation de l'hôte, pourraient également influencer les décisions comportementales prises par les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis*

(Dallongeville 2009). Les observations effectuées indiquant la possibilité d'une estimation mutuelle, différentes pistes seraient à explorer pour définir les indices utilisés lors des confrontations intra- et interspécifiques.

Influence du taux d'hormones circulant (JH et/ou ecdystéroïdes) sur la résolution des conflits

Un autre facteur pourrait intervenir dans la résolution des conflits entre individus en influençant l'évaluation de leur propre statut motivationnel, il s'agit du taux des hormones.

Les comportements agonistiques permettent de résoudre les conflits entre animaux. La majorité des études portant sur ces comportements agonistiques se sont intéressées à vérifier quels paramètres physiques particuliers (RHP) influencent la résolution des conflits dans différents groupes du règne animal. Certaines études ont testé la relation entre les hormones et les comportements agonistiques. Elles ont établi un type de corrélation entre les comportements agressifs et des hormones chez différentes espèces : la sérotonine (Coccaro 1992), l'octopamine (Hoyer et al. 2008; Pedetta et al. 2010), la norepinephrine (Barrett et al. 1990), la dopamine (Shively et al. 1997), la corticostérone (Schuett et al. 1996) et la testostérone (Wingfield 1984; Fuxjager et al. 2009). Les effets observés sont très variables en fonction des taxa. Chez les ongulés, les hormones sexuelles affectent de nombreux aspects du comportement animal comme les conduites agressives et l'établissement de relations de dominance (Bouissou 1995). Chez les insectes, l'étude de la relation entre hormones et conflit est beaucoup plus récente et très peu de travaux ont été publiés. Ils ont abordé la corrélation entre la concentration en hormone juvénile (JH) et le niveau d'agressivité exprimé par les individus (abeilles : (Pearce et al. 2001), araignées: (Niogret et al. 2003), scarabées : (Scott 2006), cafards : (Kou et al. 2008)). La JH est largement impliquée dans plusieurs étapes du développement et de la reproduction chez les insectes. Plusieurs études sur les insectes sociaux suggèrent également que la JH module aussi l'agressivité des individus. Leur dosage pourrait donc être un moyen de prévoir qui va gagner (Pearce et al. 2001). Kou et al (2009) ont pu constater chez les blattes *Nauphoeta cinerea* que les individus dominants ont un taux d'hormone juvénile III beaucoup plus élevé que les subordonnés et les individus non combattants. (Kou et al. 2009).

Chez notre modèle *E. vuilleti*, nous avons pu montrer que la charge en œufs joue un rôle très important dans l'intensité et la résolution des conflits. La femelle qui a plus d'œufs en rétention (à l'œuf près) remporte souvent les combats car elle est plus motivée et plus

agressive. On suppose que cet effet est lié soit à un effet hormonal (ecdystéroïdes ou JH), soit à la tendance à pondre. Chez *E. vuilleti*, l'ecdysone a un effet important sur la maturation des œufs (Bodin et al. 2009). Chez *D. basalis*, nous avons également trouvé que la charge en œufs joue un rôle fondamental dans l'agressivité et la résolution des conflits. Toutefois, aucune donnée n'est disponible dans la littérature concernant l'effet des hormones sur la maturation des œufs chez cette espèce.

Il serait donc intéressant de comprendre les mécanismes qui sous-tendent les effets de la charge en œufs. En effet, avec chaque nouvel œuf mature, la valeur de l'hôte (RV) augmente. Cette augmentation de RV pourrait être liée à la charge en œufs ou à un effet des hormones circulantes (Hormone juvénile ou ecdystéroïdes impliquées dans le mécanisme de l'ovogenèse).

La plasticité comportementale lors des confrontations

Lors des études effectuées, nous avons mis en évidence une grande plasticité comportementale. Dans la nature où la compétition peut être importante, la plasticité comportementale pourrait permettre aux individus d'adapter leurs stratégies aux situations et donc augmenterait leur succès reproducteur (Briffa et al. 2008; Carter et al. 2012). Dans les greniers où le nombre et la disponibilité d'hôtes sains diminuent avec l'augmentation du nombre d'hôtes parasités au cours de temps, la compétition devient importante et le changement de stratégie peut être adaptatif car il conduit à augmenter leur fitness au cours de temps.

Nos études montrent que les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* présentent une certaine plasticité comportementale. Elles modifient leurs stratégies comportementales en fonction de :

La qualité de l'habitat précédemment rencontré par les femelles (Riche ou Pauvre en hôtes, articles 1 & 3). En fait, les femelles d'*E. vuilleti* expérimentées dans un habitat pauvre en hôtes sont plus agressives et plus avantagées lors de la confrontation intraspécifique, alors que celles qui sont expérimentées dans un habitat riche en hôtes sont plus agressives et avantagées lors de la confrontation interspécifique avec *D. basalis* (article 4). Dans cette situation, les femelles plaçant une grande valeur dans la ressource sont plus avantagées en combat intraspécifique, alors que les femelles ayant des grandes capacités à se battre (renforcées par l'énergie acquise à la suite de l'host-feeding) seront gagnantes lors de la

confrontation avec des femelles interspécifiques. Il est à noter que l'expression de ce comportement dépend ici de *l'identité de l'opposant* (conspécifique ou interspécifique, article 4). En effet, les femelles d'*E. vuilleti* expérimentées dans un habitat riche en hôtes sont plus agressives et plus avantagées que celles expérimentées dans un habitat pauvre en hôtes lors de la confrontation interspécifique.

Le nombre d'œufs en rétention (Articles 1 & 3). Plus la femelle a d'œufs en rétention plus elle est agressive et remporte souvent les conflits.

L'asymétrie dans le temps de découverte de l'hôte (Articles 1, 3 & 5). Les femelles intruses d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* modifient leurs stratégies comportementales selon l'intervalle de temps entre l'arrivée des femelles résidentes et intruses pour obtenir un gain de fitness maximum. Lorsque l'intervalle de temps est faible, les femelles se battent en essayant de gagner l'accès à l'hôte, alors que, lorsque l'intervalle de temps est important, les femelles intruses, soit battent en retraite et quittent le patch sans se battre comme *D. basalis*, soit attendent que les résidentes finissent leur ponte pour revenir superparasitiser l'hôte comme *E. vuilleti*.

D'autres comportements sont adaptatifs lors de la compétition, tels que le kleptoparasitisme et l'ovicide (article 2 & 5) car ils conduisent à l'augmentation du succès reproducteur des individus. Il est établi que le kleptoparasitoïde peut utiliser les orifices déjà forés par une autre femelle pour accéder à l'hôte et qu'il peut aussi dépendre d'un autre parasitoïde pour l'inactivation des défenses de l'hôte comme observé chez *Pseudorhyssa sternata* (Spradbery 1969). Cela lui permet d'augmenter son succès reproducteur aux dépens d'une autre femelle, en préférant des hôtes parasités par une autre femelle compétitrice. Le kleptoparasitisme est fréquemment associé à une activité ovicide de la femelle. Les œufs de la compétitrice sont détruits par piqûre de l'ovipositeur. Généralement, l'ovicide est favorable lorsque la probabilité de survie de la deuxième ponte est faible (Strand and Godfray 1989). L'ovicide restaure, au moins partiellement, la qualité des hôtes puisque la première ponte est éliminée au stade œuf (i.e. avant qu'elle ne commence à consommer l'hôte).

Ainsi, en situation de conflits, les femelles d'*E. vuilleti* et de *D. basalis* adoptent des stratégies comportementales aboutissant à une fitness maximale au cours de temps.

Compétition et coexistence

Dinarmus basalis et *E. vuilleti* vivent en sympatrie en zone Sahélienne, ils exploitent les mêmes hôtes pour leur développement : les larves et nymphes de plusieurs espèces de bruches, comme *Callosobruchus maculatus* et *Bruchidius atrolineatus*, au sein des greniers de niébé *Vigna unguiculata*. Ils peuvent aussi se développer sur d'autres espèces de bruches soit dans la nature (Rasplus 1986), soit expérimentalement (Monge, communication personnelle). L'aire de répartition de *D. basalis* est plus importante que celle d'*E. vuilleti*, et on trouve cette espèce dans de nombreux pays d'Afrique, de l'Égypte à l'Afrique du Sud (Rasplus 1986; Alzouma 1987; Monge and Huignard 1991; Ouedraogo et al. 1996), en Amérique du Nord et du Sud et en Asie, de l'Inde aux Fidji (Rasplus 1989). *E. vuilleti* est au contraire décrite uniquement dans l'ancien monde, en Afrique intertropicale et en Inde (Rasplus 1986; Alzouma 1987; Monge and Huignard 1991). Ces deux espèces ne sont donc sympatriques que dans une partie de leur aire de répartition respective, et principalement en Afrique de l'Ouest (voir figure 13).

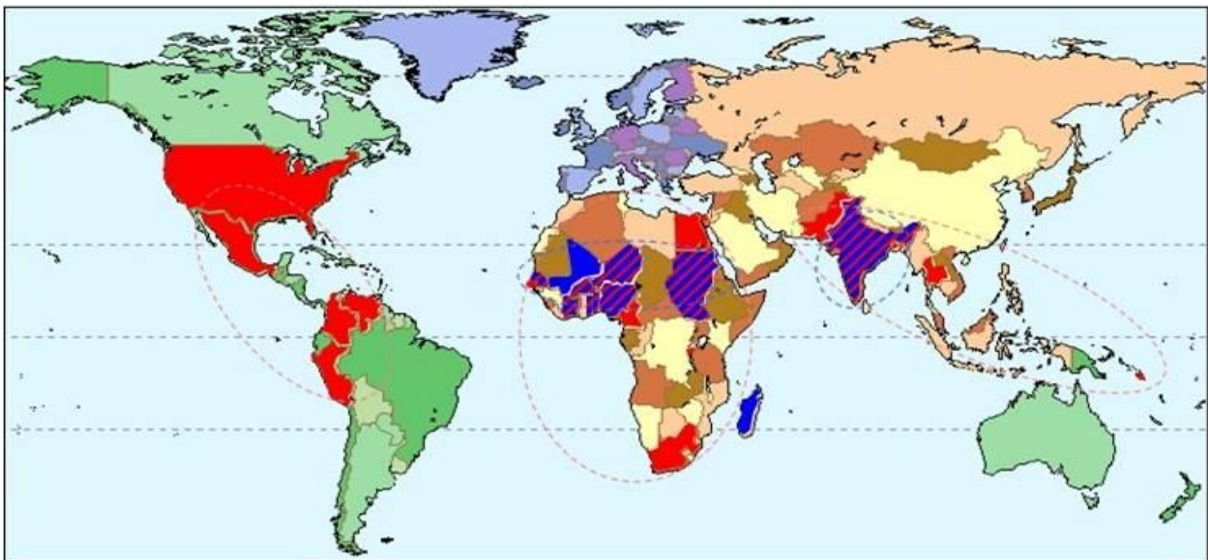


Figure 13: Répartition mondiale de *D. basalis* et *E. vuilleti*.

Les pays où *D. basalis* a été décrite sont colorés en rouge (■) et ceux où *E. vuilleti* a été décrite sont colorés en bleu (■). Dans les pays hachurés (rouge et bleu), les deux espèces sont sympatriques, d'après Jaloux (2004).

En situation de compétition par exploitation, les femelles *D. basalis* préfèrent pondre sur des hôtes sains plutôt que sur des hôtes parasités (aussi bien par une femelle conspécifique que

par une femelle interspécifique) lorsqu'elles sont en situation de choix (Gauthier 1996; Gauthier et al. 1996). Elles sont capables de discrimination interspécifique qui leur permet d'éviter les hôtes déjà parasités par *E. vuilleti* depuis plus d'une heure (Gauthier 1996). Par contre *E. vuilleti* qui s'apparente à une espèce kleptoparasitoïde adopte une stratégie différente. Elle semble préférer pondre sur des hôtes parasités par *D. basalis* (van Alebeek et al. 1993; Jaloux 2004). Cette stratégie s'accompagne d'un comportement ovicide ou larvicide des œufs et des larves de *D. basalis* (van Alebeek 1991; Leveque et al. 1993; van Alebeek et al. 1993). De plus, lorsqu'elles sont mises en situation de compétition par interférence, les femelles des deux espèces manifestent des comportements agonistiques, et *D. basalis* est l'espèce la plus agressive (article 4 & 5).

Au cours de l'année, les parasitoïdes *E. vuilleti* et *D. basalis* évoluent dans des environnements ayant des caractéristiques très différentes : dans les champs, pendant la période de culture du niébé (d'août à novembre), dans les greniers, lors du stockage des graines de Niébé (de novembre à janvier ou mai) puis dans la nature en attendant la fructification du niébé (de la sortie du grenier à la période de culture, (Monge et al. 1995).

La compétition interspécifique a constitué une thématique importante d'études expérimentales de laboratoire dès les années 1940-1950 pour reconnaître son rôle dans la régulation de la structure des communautés biologiques (Ricklefs and Miller 2005). Le modèle le plus simple de compétition (Lotka-Volterra) montre que les interactions compétitives peuvent avoir deux conséquences : soit un déplacement écologique, par lequel une ou les deux espèces déplacent ou réduisent leur niche jusqu'à ce que la coexistence devienne possible, soit l'exclusion de l'une des espèces (Schoener 1976) ce qui, selon Ricklefs & Miller (2005), nécessite que les espèces soient identiques. Ce principe et l'observation que les espèces qui coexistent sont rarement identiques, nous amène à nous demander : quelles différences permettent la coexistence de ces deux ectoparasitoïdes solitaires et larvophages des stades L4 et nymphe des bruches du niébé? Nous avons fait un bilan des différences existant entre nos deux espèces pour comprendre les raisons de leur coexistence dans la nature et les greniers (tableau 3).

Tableau 3 : Bilan des différences connues entre *E. vuilleti* et *D. basalis*.

Stratégie	<i>Eupelmus vuilleti</i>	<i>Dinarmus basalis</i>
Dispersion, découverte et exploitation des hôtes	Faible dispersion. Capacité d'exploitation des hôtes sains limitée. Préférence pour les hôtes parasités par <i>D. basalis</i> (Cortesero et al. 1997)	Grandes capacités de dispersion (Alzouma 1987). Bonnes capacités de découverte (Monge and Cortesero 1996), et d'exploitation des hôtes (Ouedraogo et al. 1996)
Morphologie de l'ovipositeur	Long et flexible mais pas rigide (Gauthier 1996)	Court, rigide et épais. Capacités de forage meilleures que celles d' <i>E. vuilleti</i> (Gauthier 1996)
Fécondité/vie	100 œufs (Terrasse and Rojas-Rousse 1986)	136 œufs (Mondedji et al. 2002)
Temps de développement	12-15 jours (Huignard 1996)	8-10 jours (Huignard 1996)
Longévité	Environ 20 jours (Terrasse and Rojas-Rousse 1986)	Plus de 30 jours (Gómez Alvarez, 1980)
Multiparasitisme	Recherche le multiparasitisme	Évite le multiparasitisme
Kleptoparasitisme	Oui par la réutilisation de l'orifice de <i>D. basalis</i> .	Non
Ovicide et larvicide	Oui en intra- et inter-spécifique (Leveque et al. 1993; Cortesero 1994)	Non
Apprentissage	Oui (Cortesero 1994)	Oui (Chagnon and Chefaier 1998)
Compétition par interférence	<i>E. vuilleti</i> quitte le patch après avoir été attaquée par <i>D. basalis</i> et elle attend son départ pour revenir et multiparasiter (Article 5)	<i>D. basalis</i> est plus agressive et remporte souvent les combat (Mohamad et al. 2011)

Ce tableau montre que les différences entre ces deux espèces sont principalement dans la capacité à accéder à l'hôte et dans la stratégie en situation de compétition, *D. basalis* affronte *E. vuilleti* ou quitte le patch alors qu'*E. vuilleti* attend puis revient lorsque *D. basalis* est partie. Ainsi, dans les conditions de compétition interspécifique intense, où une proportion des hôtes est parasitée par *D. basalis*, la stratégie d'attendre puis de multiparasiter, associée à la

destruction de l'œuf de la compétitrice, adoptée par les femelles d'*E. vuilleti* dans les conditions expérimentales de l'article (5) pourrait être la stratégie adaptative permettant d'assurer le maintien de populations importantes d'*E. vuilleti* au sein des greniers. Par ailleurs, *D. basalis* (qui a une supériorité au niveau des capacités de dispersion, de la recherche de l'hôte, de l'exploitation de l'hôte, de la fécondité et du temps de développement), modifient leurs stratégies d'exploitation des patchs lorsqu'elles sont confrontées à des femelles interspécifiques : elles limitent l'accès aux hôtes pour leurs compétitrices allospécifiques en les gardiennant le temps que leur descendants sont vulnérables (faibles chances de survie face aux descendants de l'espèce concurrente). Elles font également davantage de self superparasitisme pour augmenter leurs chances de gagner les combats larvaires avec *E. vuilleti* en cas de multiparasitisme. Cela permet, en conséquence, le maintien des populations de *D. basalis* avec celles d'*E. vuilleti* dans les greniers.

La protection des descendants par les femelles semble être une stratégie efficace face au superparasitisme et à l'ovicide (Hardy and Blackburn 1991) surtout si la probabilité de gagner les combats larvaires par la deuxième ponte est élevée (Field et al. 1997). Toutefois l'absence de gardiennage des hôtes parasités pour une longue durée, chez *D. basalis* et *E. vuilleti* peut être adaptatif car il y a généralement d'autres patchs à proximité. Généralement la présence de compétitrices a des conséquences importantes sur la stratégie comportementale de la femelle. Soit elle quitte rapidement les patchs, parfois après des combats, ce qui peut conduire à répartition des individus dans l'environnement (De Jong et al. 2009; De Jong et al. 2011). Soit au contraire, elle les exploite simultanément avec d'autres femelles, ce qui conduit à une distribution agrégative et par conséquent à une mauvaise exploitation des hôtes (De Jong et al. 2009; De Jong et al. 2011). Le fait que les femelles *D. basalis* chassent leurs compétitrices des hôtes qu'elles exploitent peut conduire les perdantes à partir à la recherche d'autres hôtes (article 3). Pour mieux comprendre l'intérêt des combats entre les femelles de *D. basalis*, il faudrait poursuivre l'étude à l'échelle du patch en situation de compétition intraspécifique. Ainsi, des études sur la compétition par interférence (via les comportements agonistiques) doivent être menées en laboratoire ou dans la nature pour déterminer ses conséquences sur l'efficacité des auxiliaires avant de les introduire dans les programmes de lutte biologique.

Les stratégies adoptées en situation de compétition interspécifique auraient été sélectionnées en réponse à celles de l'espèce concurrente : les stratégies adoptées par chaque espèce

pourraient se contrebalancer et permettrait leur coexistence dans la nature et les greniers. Le kleptoparasitisme et l'ovicide observés chez *E. vuilleti* favoriseraient son succès reproducteur en situation de compétition avec *D. basalis*. En réponse, une capacité de dispersion plus importante, l'évitement du multiparasitisme et un système de marquage intraspécifique interne des hôtes parasités auraient été sélectionnés chez *D. basalis* (Jaloux, 2004). Par ailleurs, nous avons montré que *D. basalis* est plus agressive et remporte davantage les combats lorsqu'elle exploite le patch simultanément avec *E. vuilleti*. Mais à cause de la stratégie d'*E. vuilleti* (i.e. elle attend que *D. basalis* finisse sa ponte pour aller multiparasiter), *D. basalis* tend à garder ses hôtes un certain temps et à faire plus de self superparasitisme pour augmenter ses gains en fitness. En conséquence, les interférences agonistiques exprimées par les femelles parasitoïdes de notre système tri-trophique jouent un rôle important en permettant un certain équilibre entre *E. vuilleti* et *D. basalis* et en permettant à ces deux espèces de vivre en sympatrie.

Ainsi, la compétition interspécifique agirait comme un moteur puissant de l'évolution des caractères biologiques et comportementaux des espèces concurrentes au sein d'une même guild.

Bibliographie

- Alzouma I.** 1987. Reproduction et développement de *Bruchidius atrolineatus* au dépens des cultures de *Vigna unguiculata* dans un agrosystème sahélien au Niger [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 162 p.
- Amarasekare P.** 2000. coexistence of competing parasitoids on a patchily distributed host: local vs. Spatial mechanisms. *Ecology*. 81:1286-1296.
- Andersson M, Iwasa Y.** 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*. 11:53-58.
- Archer J, Thanzami V.** 2007. The relation between physical aggression, size and strength, among a sample of young Indian men. *Personality and Individual Differences*. 43:627-633.
- Arnott G, Elwood RW.** 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*. 76:529-542.
- Arnott G, Elwood RW.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*. 77:991-1004.
- Askew RR, Shaw MR.** 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. In: *Insect parasitoids*. (Waage J, Greathead D, eds). London: Academic Press; 225-264.
- Barrett JA, Edinger H, Siegel A.** 1990. Intrahypothalamic injections of norepinephrine facilitate feline affective aggression via alpha-2-adrenoceptors. *Brain Research*. 525:285-293.
- Batchelor TP, Hardy ICW, Barrera JF.** 2006. Interactions among bethylid parasitoid species attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 36:106-118.
- Batchelor TP, Hardy ICW, Barrera JF, Pérez-Lachaud G.** 2005. Insect gladiators II: Competitive interactions within and between bethylid parasitoid species of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 33:194-202.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR.** 1996. *Ecology, individuals, populations and communities*. London.
- Bentley T, Hull TT, Hardy ICW, Goubault M.** 2009. The elusive paradox: owner-intruder roles, strategies, and outcomes in parasitoid contests. *Behavioral Ecology*. 20:296-304.
- Bernstein RA.** 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*. 56:213-219.
- Biernaskie JM, Gegear RJ.** 2007. Habitat assessment ability of bumble-bees implies frequency-dependent selection on floral rewards and display size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274:2595-2601.
- Blanckenhorn WU.** 1991. Fitness consequences of food-based territoriality in water striders, *Gerris remigis*. *Animal Behaviour*. 42:147-149.

- Bodin A, Jaloux B, Delbecque J-P, Vannier F, Monge J-P, Mondy N.** 2009. Reproduction in a variable environment: How does *Eupelmus vuilleti*, a parasitoid wasp, adjust oogenesis to host availability? *Journal of Insect Physiology*. 55:643-648.
- Boivin G.** 2001. Parasitoïdes et lutte biologique: paradigme ou panacée ? In: *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* [En ligne].
- Bouissou MF.** 1995. Relations sociales, conduites agressives et réactivité émotionnelle chez les ongulés : influence des stéroïdes sexuels. *INRA Prod. Anim.* 8:71-82.
- Breithaupt T, Eger P.** 2002. Urine makes the difference. *Journal of Experimental Biology*. 205:1221-1231.
- Briffa M, Rundle SD, Fryer A.** 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275:1305-1311.
- Briggs CJ.** 1993. Competition among parasitoid species on a stage-structured host and Its effect on host suppression. *The American Naturalist*. 141:372.
- Briggs CJ, Nisbet RM, Murdoch WW.** 1993. Coexistence of competing parasitoid species on a host with a variable life-cycle. *Theoretical Population Biology*. 44:341-373.
- Brown WD, Chimenti AJ, Siebert JR.** 2007. The payoff of fighting in house crickets: Motivational asymmetry increases male aggression and mating success. *Ethology*. 113:457-465.
- Brown WD, Smith AT, Moskalik B, Gabriel J.** 2006. Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. *Animal Behaviour*. 72:225-233.
- Carter A, Goldizen A, Heinsohn R.** 2012. Personality and plasticity: temporal behavioural reaction norms in a lizard, the Namibian rock agama. *Animal Behaviour*.
- Carton, Y, Haouas, S, Marrakchi, M, Hochberg, M.** 1991. Two competing parasitoid species coexist in sympatry. Oxford, ROYAUME-UNI: Blackwell.
- Castillo D, Velasco-Hernandez JX.** 2003. Coexistence in a Competitive Parasitoid-host System. *Journal of Theoretical Biology*. 221:61-77.
- Chagnon R, Chefaier A.** 1998. Analyse de la persistance des sensibilités acquises par les femelles de *Dinarmus basalis*: des sensibilités acquises par expériences pré-émergence, détermination et des conséquences d'un ou de deux apprentissages post-émergence. In. Tours: Université François Rabelais; 19.
- Chancellor RL, Isbell LA.** 2008. Punishment and competition over food in captive rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour*. 75:1939-1947.
- Chapman MR, Kramer DL.** 1996. Guarded resources: the effect of intruder number on the tactics and success of defenders and intruders. *Animal Behaviour*. 52:83-94.

- Charnov E.** 1976a. Optimal foraging: Attack strategies of a mantid. *The American Naturalist*. 110:141-151.
- Charnov E.** 1976b. Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. 9:129-136.
- Cisse N, Hall AE.** 2001. La culture traditionnelle du niébé au Sénégal, étude de cas. In: www.fao.org.
- Clausen CP.** 1940. *Entomophagous insects*. New York: McGraw Hill.
- Coccaro EF.** 1992. Impulsive aggression and central serotonergic system function in humans: an example of a dimensional brain-behavior relationship. *International Clinical Psychopharmacology*. 7:3-12.
- Collett D.** 1994. *Modelling survival data in medical research*. London: Chapman & Hall.
- Cortesero AM.** 1994. La recherche de l'hôte chez *Eupelmus vuilleti* (Craw). Analyse des relations tritrophiques entre la plante (*Vigna unguiculata* Walp), l'hôte (*Bruchidius atrolineatus* Pic) et le parasitoïde [Ph.D. dissertation]. Thèse de doctorat: Tours; 140 p.
- Cortesero AM, Monge JP, Huignard J.** 1997. Dispersal and parasitizing abilities of *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) within a column of cowpea seeds. *Environmental Entomology*. 26:1025-1030.
- Cox DR.** 1972. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*. 34:187-220.
- Crawford JC.** 1913. Description of new Hymenoptera, n°6. In: *Proceedings of the United States National Museum*; 241-260.
- Crawley MJ.** 1993. *GLIM for Ecologists* Oxford: Blackwell Scientific.
- Cusumano A, Peri E, Vinson SB, Colazza S.** 2012. The ovipositing female of *Ooencyrtus telenomicida* relies on physiological mechanisms to mediate intrinsic competition with *Trissolcus basalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 143:155-163.
- Dallongeville M.** 2009. Influences des informations visuelles sur la stratégie d'exploitation des hôtes chez un ectoparasitoïde solitaire, *Dinarmus basalis* (hym, Pteromalidae) en situation de compétition interspécifique avec *Eupelmus vuilleti* (hym, Eupelmidae). In: *Diplôme de Master 1*. Tours: IRBI; 20 pages.
- Davies NB.** 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. *Animal Behaviour*. 26, Part 1:138-147.
- De Jong PW, Hemerik L, Gort G, van Alphen JJM.** 2011. Rapid establishment of a regular distribution of adult tropical *Drosophila* parasitoids in a multi-patch environment by patch defence behaviour. *PLoS ONE*. 6:e20870.
- De Jong PWD, Hemerik L, Gort G, Alphen JJMv.** 2009. Different forms of mutual interference result in different spatial distributions of foraging *Drosophila* parasitoids

- Asobara citri* and *Asobara tabida*. In: Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting 20, Ede, The Netherlands, 19 December 2008; 17-29.
- Dijken MJ, Waage JK.** 1987. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid <i>Trichogramma evanescens</i>. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 43:183-192.
- Dissanayake A, Galloway TS, Jones MB.** 2009. Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 375:57-63.
- Doury G.** 1995. L'installation du parasitisme chez un hyménoptère ectoparasitoïde solitaire, *Eupelmus orientalis* (CRW) (Eupelmidae) : Aspects comportementaux, physiologiques, et moléculaires [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 172 p.
- Doutt RL.** 1964. Biological characteristics of entomophagous adults. In: Biological control of insect pests and weeds (DeBach P, Chapman RF, Hate LID, eds). New York; 145-167.
- Doutt RL, Annecke D, Tremblay E.** 1976. Biology and host relationships of parasitoids. In: Theory and practice of biological control (Huffaker CB, Messenger PS, eds). New-York: Academic Press; 143-163.
- Dowds BM, Elwood RW.** 1985. Shell wars II: the influence of relative size on decisions made during hermit crab shell fights. *Animal Behaviour*. 33:649-656.
- Driessen G, Bernstein C, Alphen JJMV, Kacelnik A.** 1995. A Count-Down Mechanism for Host Search in the Parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*. 64:117-125.
- Duquet M.** 1993. Glossaire d'écologie fondamentale [Ph.D. dissertation]. Paris: Université de Nathan; 128p. Goubault M, Outreman Y, Poinso D, Cortesero AM. 2005. Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*. 16:693-701. p.
- Duyck P-F.** 2005. Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion. [Ph.D. dissertation]. Réunion: Université de la Réunion; 157 p.
- EL Agoze M.** 1983. Comparaison de certains aspects de l'activité de ponte et de la descendance de deux hyménoptères entomophages, *Diadromus pulchellus* et *Eupelmus sp.* (*Bruchocida vuilleti*) parasitant différemment leurs hôtes [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 109 p.
- Eliopoulos PA, Harvey JA, Athanassiou CG, Stathas GJ.** 2003. Effect of biotic and abiotic factors on reproductive parameters of the synovigenic endoparasitoid *Venturia canescens*. *Physiological Entomology*. 28:268-275.
- Ellers J, Jervis M.** 2003. Body size and the timing of egg production in parasitoid wasps. *Oikos*. 102:164-172.

- Elwood RW, Pothanikat RME, Briffa M.** 2006. Honest and dishonest displays, motivational state and subsequent decisions in hermit crab shell fights. *Animal Behaviour*. 72:853-859.
- Enquist M, Leimar O.** 1983. Evolution of fighting behaviour: Decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*. 102:387-410.
- Enquist M, Leimar O.** 1987. Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*. 127:187-205.
- Enquist M, Leimar O.** 1990. The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour*. 39:1-9.
- F.A.O.** 2006. Atelier sous régional sur la gestion intégrée durable en agriculture des espèces du genre striga. In: <http://www.fao.org/agriculture/crops/core-themes/theme/biodiversity/weeds/issues/stri/en/>.
- Fernandez-Arhex V, Corley JC.** 2010. The effects of patch richness on con-specific interference in the parasitoid *Ibalia leucospoides* (Hymenoptera: Ibalidae). *Insect Science*. 17:379-385.
- Field S, Keller M, Calbert G.** 1997. The pay-off from superparasitism in the egg parasitoid *Trissolcus basalis*, in relation to patch defence. *Ecological Entomology*. 22:142-149.
- Field SA.** 1998. Patch exploitation, patch-leaving and pre-emptive patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus basalis* (Insecta: Scelionidae). *Ethology*. 104:323-338.
- Field SA, Calbert G.** 1998. Patch defence in the parasitoid wasp *Trissolcus Basalis*: When to begin fighting? *Behaviour*. 135:629-642.
- Field SA, Calbert G.** 1999. Don't count your eggs before they're parasitized: contest resolution and the trade-offs during patch defense in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol.* 10:122-127.
- Fisher RC.** 1961. A study in insect multiparasitism. II: The mechanism and control of competition for possession of the host. *Experimental Biology*. 38:605-629.
- Flanders SE.** 1950. Regulation of Ovulation and Egg Disposal in the Parasitic Hymenoptera. *The Canadian Entomologist*. 82:134-140.
- Fletcher JP, Hughes JP, Harvey IF.** 1994. Life Expectancy and Egg Load Affect Oviposition Decisions of a Solitary Parasitoid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 258:163-167.
- Fuxjager MJ, Mast G, Becker EA, Marler CA.** 2009. The 'home advantage' is necessary for a full winner effect and changes in post-encounter testosterone. *Hormones and Behavior*. 56:214-219.
- García JT, Arroyo BE.** 2001. Effect of abiotic factors on reproduction in the centre and periphery of breeding ranges: a comparative analysis in sympatric harriers. *Ecography*. 24:393-402.

- Gauthier N.** 1996. Etude d'un ectoparasitoïde solitaire *Dinarmus basalis* Rond (Hymenoptera: Pteromalidae) en situation de compétition intra- et interspécifique: Activité reproductrice et réponses comportementales [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 183 p.
- Gauthier N, Monge JP.** 1999. Could the egg itself be the source of the oviposition deterrent marker in the ectoparasitoid *Dinarmus basalis*? *Journal of Insect Physiology*. 45:393-400.
- Gauthier N, Monge JP, Huignard J.** 1996. Superparasitism and host discrimination in the solitary ectoparasitoid *Dinarmus basalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 79:91-99.
- Gauthier N, Sanon A, Monge JP, Huignard J.** 1999. Interspecific relations between two sympatric species of hymenoptera, *Dinarmus basalis* (Rond) and *Eupelmus vuilleti* (Craw), ectoparasitoids of the bruchid *Callosobruchus maculatus* (F). *Journal of Insect Behavior*. 12:399-413.
- Giron D, Rivero A, Mandon N, Darrouzet E, Casas J.** 2002. The physiology of host feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Functional Ecology*. 16:750-757.
- Godfray HCJ.** 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton: Princeton University Press.
- Goubault M, Cortesero AM, Poinso D, Wajnberg E, Boivin G.** 2007a. Does host value influence female aggressiveness, contest outcome and fitness gain in parasitoids? *Ethology*. 10:10.
- Goubault M, Decuignière M.** 2012 in press. Prior experience and contest outcome: Winner effects persist in absence of evident loser effects in a parasitoid wasp. *The American Naturalist*.
- Goubault M, Outreman Y, Poinso D, Cortesero AM.** 2005. Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*. 16:693-701.
- Goubault M, Scott D, Hardy ICW.** 2007b. The importance of offspring value: maternal defence in parasitoid contests. *Animal Behaviour*. 74:437-446.
- Goubault M, Batchelor TP, Linforth RST, Taylor AJ, Hardy ICW.** 2006. Volatile emission by contest losers revealed by real-time chemical analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 273:2853-2859.
- Haccou P, Glaizot O.** 2002. The ESS in an asymmetric generalized war of attrition with mistakes in role perception. *Journal of Theoretical Biology*. 214:329-349.
- Haccou P, Glaizot O, Cannings C.** 2003. Patch leaving strategies and superparasitism: an asymmetric generalized war of attrition. *Journal of Theoretical Biology*. 225:77-89.
- Haccou P, van Alphen JJM.** 2008. Competition and asymmetric wars of attrition in insect parasitoids. In: *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids*: Blackwell Publishing Ltd; 193-211.

- Haccou P, Vlas SJD, Alphen JJMV, Visser ME.** 1991. Information Processing by Foragers: Effects of Intra-Patch Experience on the Leaving Tendency of *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Animal Ecology*. 60:93-106.
- Hack MA, Thompson DJ, Fernandes DM.** 1997. Fighting in males of the autumn spider, *Metellina segmentata*: Effects of relative body size, prior residency and female value on contest outcome duration. *Ethology*. 103:488-498.
- Hackett-Jones E, Cobbold C, White A.** 2009. Coexistence of multiple parasitoids on a single host due to differences in parasitoid phenology. *Theoretical Ecology*. 2:19-31.
- Hamelin F, Bernhard P, Nain P, Wajnberg É.** 2007a. Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 1. Scramble competition. In: *Advances in Dynamic Game Theory*; 327-348.
- Hamelin F, Bernhard P, Shaiju AJ, Wajnberg É.** 2007b. Foraging under competition: evolutionarily stable patch-leaving strategies with random arrival times. 2. Interference competition. In: *Advances in Dynamic Game Theory*; 349-365.
- Hamilton WD.** 1967. Extraordinary sex ratios. A sex-ratio theory for sex linkage and inbreeding has new implications in cytogenetics and entomology. *Science*. 157:477-488.
- Hammerstein P.** 1981. The role of asymmetries in animal contests. *Animal Behaviour*. 29:193-205.
- Hardy ICW, Blackburn TM.** 1991. Brood guarding in a bethylid wasp. *Ecological Entomology*. 16:55-62.
- Hassell MP, Southwood TRE.** 1978. Foraging strategies of insects. *Annual review of ecology and systematics*. 9:75-98.
- Heimpel GE, Rosenheim JA.** 1998. Egg Limitation in Parasitoids: A Review of the Evidence and a Case Study. *Biological Control*. 11:160-168.
- Houle A, Vickery WL, Chapman CA.** 2006. Testing mechanisms of coexistence among two species of frugivorous primates. *Journal of Animal Ecology*. 75:1034-1044.
- Hoyer SC, Eckart A, Herrel A, Zars T, Fischer SA, Hardie SL, Heisenberg M.** 2008. Octopamine in male aggression of *Drosophila*. *Current Biology*. 18:159-167.
- Hughes J, Harvey I, Hubbard S.** 1994. Host-searching behavior of *Venturia canescens* (Grav.) (Hymenoptera: Ichneumonidae): Superparasitism. *Journal of Insect Behavior*. 7:455-464.
- Huignard J.** 1996. Biological control of bruchid insect pest of cowpea in west Africa. . Rapport final contrat CEE (1993-1996).142 pages.
- Humphries EL, Hebblethwaite AJ, Batchelor TP, Hardy ICW.** 2006. The importance of valuing resources: host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour*. 72:891-898.

- Hurd PL.** 2006. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *Journal of Theoretical Biology*. 241:639-648.
- Huston MA.** 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes* Cambridge: Cambridge University press.
- Iwasa Y, Higashi M, Yamamura N.** 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*. 117:710-723.
- Jaloux B.** 2004. La discrimination interspécifique par *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) des hôtes parasités par *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae) [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 212 p.
- Jaloux B, Monge JP.** 2006. Kairomones stimulates increased probes and host stings in a cleptoparasitoid. *Physiological Entomology*. 31:197–200.
- Jaloux B, Sanon A, Huignard J, Monge JP.** 2004. Interspecific relationships between the solitary ectoparasitoid, *Eupelmus vuilleti* Crw. Eupelmidae, and its sympatric species, *Dinarmus basalis* Rond. Pteromalidae, in the presence of their host, *Callosobruchus maculatus* Pic Coleoptera Bruchidae. *Journal of Insect Behavior*. 17:793-808.
- Janssen A, Alphen JJM, Sabelis MW, Bakker K.** 1995a. Odour-mediated avoidance of competition in *Drosophila* parasitoids: the ghost of competition. *Oikos*. 73:356-366.
- Janssen A, Alphen JJM, Sabelis MW, Bakker K.** 1995b. Specificity of odour-mediated avoidance of competition in *Drosophila* parasitoids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 36:229-235.
- Jennings DJ, Gammell MP, Carlin CM, Hayden TJ.** 2004. Effect of body weight, antler length, resource value and experience on fight duration and intensity in fallow deer. *Animal Behaviour*. 68:213-221.
- Jervis MA, Kidd NAC.** 1986. HOST-FEEDING STRATEGIES IN HYMENOPTERAN PARASITOIDS. *Biological Reviews*. 61:395-434.
- Kasumovic MM, Elias DO, Punzalan D, Mason AC, Andrade MCB.** 2009. Experience affects the outcome of agonistic contests without affecting the selective advantage of size. *Animal Behaviour*. 77:1533-1538.
- Kokko H, López-Sepulcre A, Morrell LJ.** 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *The American Naturalist*. 167:901-912.
- Kou R, Chang H-W, Huang ZY, Yang R-L.** 2008. Pheromone, juvenile hormone, and social status in the male lobster cockroach *Nauphoeta cinerea*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. 68:144-155.
- Kou R, Chou S-Y, Chen S-C, Huang ZY.** 2009. Juvenile hormone and the ontogeny of cockroach aggression. *Hormones and Behavior*. 56:332-338.
- Kozaowski J.** 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology & Evolution*. 7:15-19.

- Krebs JR.** 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 11:185-194.
- Krebs JR, Davies NB.** 1993. An introduction to behavioural ecology. Oxford: Blackwell scientific publications.
- Kumar R.** 1991. La Lutte contre les insectes ravageurs: la situation de l'agriculture africaine. Paris: Karthala.
- Le Lann C, Outreman Y, Van Alphen JJM, Krespi L, Pierre J-S, Van Baaren J.** 2008. Do past experience and competitive ability influence foraging strategies of parasitoids under interspecific competition? *Ecological Entomology*. 33:691-700.
- Le Lann C, Outreman Y, van Alphen JJM, van Baaren J.** 2010. First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behavioral Ecology*.
- Leimar O, Enquist M.** 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 111:475-491.
- Leveque L, Monge J-P, Rojas-Rousse D, Alebeek F, Huignard J.** 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae). *Oecologia*. 94:272-277.
- Lindström K.** 1992. The effect of resource holding potential, nest size and information about resource quality on the outcome of intruder-owner conflicts in the sand goby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 30:53-58.
- Louâpre P, van Baaren J, Pierre JS, van Alphen JJM.** 2011. Information gleaned and former patch quality determine foraging behavior of parasitic wasps. *Behavioral Ecology*. 22:1064-1069.
- Mager JN, Walcott C, Piper WH.** 2012. Male common loons signal Greater aggressive motivation by lengthening territorial yodels. *The Wilson Journal of Ornithology*. 124:73-80.
- Mahmoud AMA, Lim UT.** 2008. Host discrimination and interspecific competition of *Trissolcus nigripedius* and *Telenomus gifuensis* (Hymenoptera: Scelionidae), sympatric parasitoids of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control*. 45:337-343.
- Maynard Smith J.** 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 47:209-221.
- Maynard Smith J.** 1982. Do animals convey information about their intentions? *Journal of Theoretical Biology*. 97:1-5.
- Maynard Smith J, Parker GA.** 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*. 24:159-175.

- Maynard Smith J, Price GR.** 1973. The logic of animal conflict. *Nature London*. 246:15–18.
- McBrien H, Mackauer M.** 1990. Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 56:145-153.
- Minkenbergh O, Tatar M, Rosenheim J.** 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos*. 65:134-142.
- Mohamad R.** 2007. Etude de l'activité reproductrice et du comportement en situation de compétition intraspécifique de deux parasitoïdes solitaires de Bruchidae (*Eupelmus vuilleti* et *Eupelmus orientalis*). In: Diplôme de Master 2. Tours: IRBI; 35 pages.
- Mohamad R, Monge J-P, Goubault M.** 2010. Can subjective resource value affect aggressiveness and contest outcome in parasitoid wasps? *Animal Behaviour*. 80:629-636.
- Mohamad R, Monge J-P, Goubault M.** In press. Wait or fight? Ownership asymmetry affects contest behaviors in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*.
- Mohamad R, Monge J-P, Goubault M.** 2011. Agonistic interactions and their implications for parasitoid species coexistence. *Behavioral Ecology*. 22:1114-1122.
- Moneddji D, Amevoïn K, Nuto Y, Glitho IA.** 2002. Potentiel Reproducteur de *Dinarmus basalis* Rond. (Hymenoptera: Pteromalidae) en Présence de Son Hôte *Callosobruchus maculatus* F. (Coleoptera: Bruchidae) en Zone Guinéenne. *Insect Sci. Applic.* 22:113-121.
- Monge J, Germain JF.** 1988. Analyse des stimulations issues de la plante hôte influencant la recherche d'un substrat de ponte et induisant la ponte de *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptere: Bruchidae): Importance des conditions expérimentales. *International Journal of Tropical Insect Science*. 9:89-94.
- Monge JP, Cortesero AM.** 1996. Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and Leguminosae seeds; Influence of pre-and post-emergence learning on parasitoid's response to host and host-plant cues. *Entomol. Exp. Appl.* 80:293-296.
- Monge JP, Dupont P, Idi A, Huignard J.** 1995. The Consequences of Interspecific Competition between *Dinarmus basalis* (Rond) (Hymenoptera, Pteromalidae) and *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Hymenoptera, Eupelmidae) on the development of their Host Population. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 16:19-30.
- Monge JP, Huignard J.** 1991. Population fluctuations of two bruchid species *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera Bruchidae) and their parasitoids *Dinarmus basalis* (Rondani) and *Eupelmus vuilleti* (Crawford) (Hymenoptera, Pteromalidae, Eupelmidae) in a storage situation in Niger. *Revue de zoologie africaine* 105:187-196
- Monnin T, Ratnieks FLW, Jones GR, Beard R.** 2002. Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*. 419:61-65.

- Moore JC, Greeff JM.** 2003. Resource defence in female pollinating fig wasps: two's a contest, three's a crowd. *Animal Behaviour*. 66:1101-1107.
- Moore JC, Obbard DJ, Reuter C, West SA, Cook JM.** 2008. Fighting strategies in two species of fig wasp. *Animal Behaviour*. 76:315-322.
- Morrison LW.** 2002. Interspecific competition and coexistence between ants and land hermit crabs on small Bahamian islands. *Acta Oecologica*. 23:223-229.
- Morrison LW.** 2006. Mechanisms of coexistence and competition between ants and land hermit crabs in a Bahamian archipelago. *Acta Oecologica*. 29:1-8.
- Murdoch WW, Briggs CJ.** 1996. Theory for Biological Control: Recent Developments. *Ecology*. 77:2001-2013.
- Murdoch WW, Briggs CJ, Nisbet RM.** 1996. Competitive Displacement and Biological Control in Parasitoids: A Model. *The American Naturalist*. 148:807.
- Murdock GP.** 1959. Africa: its peoples and their culture history. New York: Mc Graw-Hill.
- Ndoutoume-Ndong A.** 1996. Capacité parasitaire et plasticité comportementale de deux hyménoptères Eupelmidae (*Eupelmus orientalis* et *Eupelmus vuilleti*) partenaires de la communauté parasitaire des stades larvaires et nymphaux de *Callosobruchus maculatus* (Coleoptère Bruchidae) [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 157 p.
- Niogret J, Pourie G, Legrand-Frossi C, Tralalon M.** 2003. Étude de l'effet des ecdystéroïdes sur le comportement agonistique et le taux de lipides cuticulaires au cours du cycle reproducteur chez *Tegenaria atrica* (Agelenidae). In: Colloque SFECA (Société d'Étude du Comportement Animale), . Tours: Communication affichée, Prix Castor.
- Ouedraogo PA, Sou S, Sanon A, Monge JP, Huignard J, Tran B, Credland PF.** 1996. Influence of temperature and humidity on populations of *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its parasitoid *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) in two climatic zones of Burkina Faso. *Bulletin of Entomological Research*. 86:695-702.
- Outreman Y, Le Ralec A, Wajnberg E, Pierre J-S.** 2005. Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58:208-217.
- Parker GA.** 1974 Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 47:223-243.
- Parker GA, Rubenstein DI.** 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*. 29:221-240.
- Parker GA, Stuart RA.** 1976. Animal behavior as a strategy optimizer - evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *American Naturalist*. 110:1055-1076.

- Pearce AN, Huang ZY, Breed MD.** 2001. Juvenile hormone and aggression in honey bees. *Journal of Insect Physiology*. 47:1243-1247.
- Pedetta S, Kaczer L, Maldonado H.** 2010. Individual aggressiveness in the crab *Chasmagnathus* Influence in fight outcome and modulation by serotonin and octopamine. *Physiology & Behavior*. 101:438-445.
- Pérez-Lachaud G, Hardy ICW, Lachaud J-P.** 2002. Insect gladiators: competitive interactions between three species of bethylid wasps attacking the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Biological Control*. 25:231-238.
- Petersen G, Hardy ICW.** 1996. The importance of being larger: parasitoid intruder-owner contests and their implications for clutch size. *Animal Behaviour*. 51:1363-1373.
- Rasplus JY.** 1986. Etude des chalcidiens parasites de séminivores dans la région de Lamto: premiers résultats après sept mois de séjour. *Courrier de l'Ecotrop*. 18:63-80.
- Rasplus JY.** 1989. Révision des espèces afrotropicales du genre *Dinarmus Thompson* (Hymenoptera : Pteromalidae). *Société entomologique de France*. 25:135-162.
- Richards SA.** 2002. Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. *Behavioral Ecology*. 13:427-438.
- Richner H, Oppliger A, Christe P.** 1993. Effect of an ectoparasite on reproduction in great tits. *Journal of Animal Ecology*. 62:703-710.
- Ricklefs RE, Miller GL.** 2005. *Écologie*. Bruxelles: Boeck Université.
- Riechert SE.** 1998. Game theory and animal contests. In: *Game Theory and Animal Behaviour* (Dugatkin LA, Reeve HR, eds). Oxford: Oxford University press; 64—93.
- Rivero A, Casas J.** 1999. Rate of nutrient allocation to egg production in a parasitic wasp. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 266:1169-1174.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B.** 2003. Niche partitioning of two Palearctic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. *Behavioral Ecology*. 14:493-502.
- Sanon A.** 1997. Contribution à l'étude du contrôle biologique des coléoptères bruchidae et de leurs parasitoïdes larvophages dans les systèmes de stockage du niébé (*Vigna unguiculata* Walp) au Burkina Faso. Importance dans la mise en place des méthodes de lutte biologique [Ph.D. dissertation]. Tours: Université de Tours; 180 p.
- Schoener TW.** 1976. Alternatives to Lotka-Volterra competition: Models of intermediate complexity. *Theoretical Population Biology*. 10:309-333.
- Schoener TW.** 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*. 70:586-595.

- Schuett GW, Harlow HJ, Rose JD, Van Kirk EA, Murdoch WJ.** 1996. Levels of plasma corticosterone and testosterone in male copperheads (*Agkistrodon contortrix*) following staged fights. *Hormones and Behavior*. 30:60-68.
- Scott MP.** 2006. The role of juvenile hormone in competition and cooperation by burying beetles. *Journal of Insect Physiology*. 52:1005-1011.
- Shively CA, Grant KA, Ehrenkaufer RL, Mach RH, Nader MA.** 1997. Social stress, depression, and brain dopamine in female cynomolgus monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 807:574-577.
- Sirot E, Bernstein C.** 1997. Food searching and superparasitism in solitary parasitoids. *Acta Oecologica*. 18:63-72.
- Sirot E, Ploye H, Bernstein C.** 1997. State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. *Behavioral Ecology*. 8:226-232.
- Smith HA.** 1916. An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects. *Economic Entomology*. 9:477-486.
- Spradbery JP.** 1969. The biology of *Pseudorhyssa sternata* Merrill (Hym., Ichneumonidae), a cleptoparasite of Siricid woodwasps. *Bulletin of Entomological Research*. 59:291-297.
- Stokkebo S, Hardy ICW.** 2000. The importance of being gravid: egg load and contest outcome in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*. 59:1111-1118.
- Strand MR, Godfray HCJ.** 1989. Superparasitism and ovicide in parasitic Hymenoptera: theory and a case study of the ectoparasitoid *Bracon hebetor*. Berlin, ALLEMAGNE: Springer.
- Sutherland WJ.** 1996. From individual behavior to population ecology. Oxford: Oxford university press.
- Takasu K, Hirose Y, & Takagi M.** 1998. Occasional interspecific competition and within-plant microhabitat preference in egg parasitoids of the bean bug, *Riptortus clavatus* (Hemiptera : Alydidae) in soybean. *Applied entomology and zoology*. 33:391-399
- Takeuchi T, Honda K.** 2009. Early Comers Become Owners: Effect of Residency Experience on Territorial Contest Dynamics in a Lycaenid Butterfly. *Ethology*. 115:767-773.
- Tamò C, Roelfstra L-L, Guillaume S, Turlings TCJ.** 2006. Odour-mediated long-range avoidance of interspecific competition by a solitary endoparasitoid: a time-saving foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*. 75:1091-1099.
- Tayasú I, Shigesada N, Mukai H, Caswell H.** 1996. Predator-mediated coexistence of epiphytic grass shrimps that compete for refuges. *Ecological Modelling*. 84:1-10.
- Terrasse C, Rojas-Rousse D.** 1986. Distribution de la ponte et évitement du superparasitisme chez l'hyménoptère solitaire *Eupelmus vuilleti*, parasite des stades

- larvaires de son hôte, *Callosobruchus maculatus* (Coléoptère Bruchidae). Journal of Applied Entomology. 101:243-256.
- Tobias JOE.** 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs. Animal Behaviour. 54:9-21.
- Utida S.** 1954. "Phase" dimorphism observed in the laboratory population of the cowpea weevil *Callosobruchus maculatus*. Japanese Journal of Applied Entomology. 18:161-168.
- Valone TJ.** 1992. Information for patch assessment: a field investigation with black-chinned hummingbirds. Behavioral Ecology. 3:211-222.
- Valone TJ, Brown JS.** 1989. Measuring patch assessment abilities of desert granivores. Ecology. 70:1800-1810.
- van Alebeek F, Rojas-Rousse D, Leveque L.** 1993. Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. Entomologia Experimentalis et Applicata. 69:21-31.
- van Alebeek FAN.** 1991. Interspecific host discrimination by two solitary ectoparasitoids of immature stages of Bruchidae. Medecine Faculty Landbouw Rijksmiv Genetic. 56:1011-1020.
- van Alphen JJM.** 1988. Patch time allocation by insect parasitoids: superparasitism and aggregation. Population Genetics and Evolution. 35:59-79.
- van Alphen JJM.** 1992. Patch residence time and encounters with parasitised hosts: a reaction. Netherlands Journal of Zoology. 43:340-349.
- van Alphen JJM, Bernstein C, Driessen G.** 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. Trends in Ecology & Evolution. 18:81-87.
- van Alphen JJM, Galis F.** 1983. Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida*, a larval parasitoid of *Drosophila*. Animal Ecology. 52:937-952.
- van Alphen JJM, ME Visser, HW Nell.** 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: searching in groups vs sequential patch visits. Functional Ecology. 6:528-535
- van Alphen JJM, Visser ME.** 1990. Superparasitism as an Adaptive Strategy for Insect Parasitoids. Annual Review of Entomology. 35:59-79.
- van Gils JA, Jan A, Schenk, Ingrid W, Bos, Oscar, Piersma, Theunis.** 2003. Incompletely informed shorebirds that face a digestive constraint maximize net energy gain when exploiting patches. Chicago, IL, ETATS-UNIS: University of Chicago Press.
- van Lenteren JC.** 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasite *Pseudeucoila bochei* Weld (Hymenoptera: Cynipidae). Netherlands journal of zoology. 26:1-83.

- van Lenteren JC.** 1981. Host discrimination by parasitoids. In: *Semiochemicals, their role in pest control* (Nordlund D, Jones R, Lewis W, eds). New York: Wiley Interscience Publication; 153-179.
- Venables WN, Ripley BD.** 1994. *Modern applied statistics with S-Plus*. New York, USA: Springer.
- Vet LEM, Meyer M, Bakker K, van Alphen JJM.** 1884. Intra- and interspecific host discrimination in *Asobara tabida* Nees (Hymenoptera) larval endoparasitoids of Drosophilidae: comparison between closely related and less closely related species. *Animal Behavioural*. 32:871 – 874.
- Visser M, Alphen J, Nell H.** 1992a. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids : the influence of pre-patch experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 31:163-171.
- Visser ME, Alphen JJMV, Hemerik L.** 1992b. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *Journal of Animal Ecology*. 61:93-101.
- Visser ME, Jones TH, Driessen G.** 1999. Interference among insect parasitoids: a multi-patch experiment. *Journal of Animal Ecology*. 68:108-120.
- Visser ME, van Alphen JJM, Nell HW.** 1990. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of the number of parasitoids depleting a patch. *Behaviour*. 114:21-36.
- Waage JK.** 1979. Foraging for Patchily-Distributed Hosts by the Parasitoid, *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*. 48:353-371.
- Wai K, Fujii K.** 1990. Intraspecific larval competition among wasps parasitic of bean weevil larvae. *Researches on Population Ecology*. 32:85-98.
- Wajnberg É.** 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60:589-611.
- Wajnberg E, Bernhard P, Hamelin F, Boivin G.** 2006. Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60:1-10.
- Wajnberg E, Curty C, Colazza S.** 2004. Genetic variation in the mechanisms of direct mutual interference in a parasitic wasp: consequences in terms of patch-time allocation. *Journal of Animal Ecology*. 73:1179-1189.
- Wajnberg É, Ris N.** 2007. Parasitisme et lutte biologique. In: *Ecologie et evolution des systèmes parasités* (Thomas F, Guégan J-F, Renaud F, eds). Bruxelles: De Boek université; 257-299.
- Wajnberg E, Rosi MC, Colazza S.** 1999. Genetic variation in patch time allocation in a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*. 68:121-133.

- Whitehouse MEA.** 1997. Experience influences male-male contests in the spider *Argyrodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour*. 53:913-923.
- Willason SW.** 1981. Factors influencing the distribution and coexistence of *Pachygrapsus crassipes* and *Hemigrapsus oregonensis* (Decapoda: Grapsidae) in a California salt marsh. *Marine Biology*. 64:125-133.
- Wingfield JC.** 1984. Environmental and endocrine control of reproduction in the song sparrow, *Melospiza melodia*: II. Agonistic interactions as environmental information stimulating secretion of testosterone. *General and Comparative Endocrinology*. 56:417-424.

Compétition intra- et interspécifique chez deux parasitoïdes sympatriques : résolution des conflits et conséquences sur les stratégies d'exploitation des hôtes

Résumé

Quand deux espèces exploitent la même niche écologique, elles entrent en compétition. Cette compétition interspécifique peut conduire à l'exclusion de l'une d'entre elles. Toutefois, il est possible qu'un équilibre s'installe et que les deux espèces coexistent en sympatrie. *Eupelmus vuilleti* et *Dinarmus basalis* sont deux espèces de parasitoïdes solitaires, exploitant la même niche écologique, les larves et les nymphes de *Callosobruchus maculatus* un coléoptère séminivore. En situation de **compétition par exploitation**, *E. vuilleti* présente les caractéristiques d'une espèce dominante, potentiellement capable d'exclure *D. basalis*. Aussi, nous nous sommes demandés comment *D. basalis* peut se maintenir dans la même niche écologique qu'*E. vuilleti*, comme cela est observé dans certaines zones africaines? Nos résultats montrent qu'en présence de compétitrices (**compétition par interférence**), les femelles des deux espèces expriment des comportements agonistiques et la résolution des conflits est principalement influencée par la valeur que les femelles placent dans la ressource. Nous montrons finalement que dans les conditions de compétition interspécifique directe, les femelles de *D. basalis* sont plus agressives et font du self-suparparasitisme pour augmenter leur gain en fitness. Au contraire, les femelles d'*E. vuilleti* s'éloignent et attendent pour finalement revenir multiparasiter après le départ de cette dernière. En conséquence, la coexistence de ces deux espèces est le résultat d'un équilibre entre les stratégies adoptées par les femelles dans ces deux situations de compétition.

Mots-clés : Écologie comportementale, compétition par interférence, kleptoparasitoïde, ovicide, comportements agonistiques entre femelles, coexistence, temps de résidence dans les patches, *Eupelmus vuilleti*, *Dinarmus basalis*, *Callosobruchus maculatus*.

Résumé en anglais

When two species exploit the same ecological niche, interspecific competition may lead to the exclusion of one of them. For the two species to co-exist, resource exploitation strategies developed by both species must somehow counter-balance each other. *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis* are two solitary parasitoid species exploiting the same hosts, larvae and pupae of *Callosobruchus maculatus*. When confronted to already parasitized hosts (i.e. **exploitative competition**), *Eupelmus vuilleti* seems to be dominant and potentially able to exclude *D. basalis*. Here, we aim at understanding how *E. vuilleti* and *D. basalis* can coexist when in sympatry. More particularly, we investigate the behavioral strategies adopted by females of both species when exploiting the resource (i.e. host) in presence of a competitor female (conspecific or interspecific) (i.e. **interference competition**). Our study reveals that in presence of a competitor female, *E. vuilleti* and *D. basalis* females display agonistic behaviors and the contest resolution is mainly influenced by the value that contestants place on the resource. Finally, under interspecific direct competition, *D. basalis* females tend to outcompete *E. vuilleti* females: they are more aggressive. In contrast, *E. vuilleti* females adopt a waiting strategy, waiting for the opponent female's departure to multiparasitize hosts after committing an ovicide. Thus, both species seem to show counterbalancing strategies which could promote their coexistence in nature and granaries.

Key-words: Behavioral ecology, contest competition, kleptoparasitoid, ovicide, agonistic behaviors between females, coexistence, patch residence time, *Eupelmus vuilleti*, *Dinarmus basalis*, *Callosobruchus maculatus*.