

ÉTUDE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES HYMÉNOPTÈRES PARASITES DES ŒUFS DES PUNAISES DES CÉRÉALES

PAR

Mohammad SAFAVI (*)

SOMMAIRE

<i>Avant-propos</i>	383
Chapitre 1. — Le problème des punaises des céréales dans leur milieu.....	385
A. LE MILIEU.....	387
1. Relief et hydrographie.....	387
2. Climat	387
3. Végétation.....	389
4. Influence de l'homme sur le milieu.....	390
B. LE PROBLÈME DES PUNAISES DES CÉRÉALES	392
1. Bref rappel des connaissances acquises sur la biologie d' <i>Eurygaster integriceps</i> PUT.	392
2. Évolution des infestations d' <i>Eurygaster</i> en Iran.....	396
3. Les ennemis des punaises des céréales.....	398
4. Conclusions	399
Chapitre 2. — Techniques et méthodes.....	404
1. Production et conservation des œufs d' <i>Eurygaster integriceps</i>	404
2. Production permanente des œufs de <i>Pentatomidae</i>	406
3. Élevage des Hyménoptères parasites des œufs.....	407
4. Dissection et préparation du matériel.....	409
5. Techniques de piégeage des parasites des œufs.....	409
Chapitre 3. — Aperçu sur la systématique des Hyménoptères parasites des œufs de <i>Pentatomoidea</i>	411
1. Matériel étudié.....	411
2. Clef des principales espèces du genre <i>Trissolcus</i>	413
3. Reconnaissance des principaux parasites à partir des œufs éclos	416
4. Anomalies morphologiques chez les <i>Trissolcus</i>	419
Chapitre 4. — Biologie et écologie des <i>Trissolcus</i> en Iran.....	422
A. DÉVELOPPEMENT DES <i>Trissolcus</i>	422
1. L'œuf	422
2. Développement postembryonnaire	422
3. Potentiel de multiplication des <i>Trissolcus</i>	426

(*) Thèse soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris pour obtenir le titre de Docteur Ingénieur, publiée avec le concours du Centre d'Information et de Documentation du « Sunn Pest » de l'Institut Pasteur de Paris.

B. ÉVOLUTION DES <i>Trissolcus</i> DANS LEUR MILIEU.....	431
1. Évolution des <i>Trissolcus</i> dans les cultures de céréales.....	432
2. Estivation	434
3. Hivernation	435
4. Fluctuation des populations de <i>Trissolcus</i>	437
5. Variations de la structure du complexe des oophages.....	439
 Chapitre 5. — Comportement sexuel et comportement de ponte des <i>Trissolcus</i>	440
A. COMPORTEMENT SEXUEL	440
1. Maturation sexuelle	440
2. Comportement du mâle à l'éclosion.....	441
3. Accouplement.....	442
B. COMPORTEMENT DE PONTE	443
1. Les séquences du comportement de ponte.....	443
2. Reconnaissance, par la femelle pondreuse, des œufs déjà parasités	448
3. Déterminisme du sexe des œufs pondus.....	455
4. Comportements d'agressivité.....	459
 Chapitre 6. — Rapports hôte-parasite.....	461
1. Aspects des œufs d' <i>Eurygaster</i> au cours du développement embryonnaire	461
2. Influence du développement embryonnaire de l'hôte sur sa réceptivité au parasite.....	463
3. Interactions hôte-parasite	463
4. Spécificité parasitaire.....	466
5. Influence de l'espèce-hôte sur la taille du parasite	468
 Chapitre 7. — Compétition intra- et interspécifique chez les <i>Trissolcus</i>	469
1. Conditions expérimentales	470
2. Observations sur les modalités de l'élimination des larves sur-nomériques	470
3. Analyse des résultats de la compétition entre 6 espèces de <i>Trissolcus</i> prises deux à deux.....	471
4. Analyse de la compétition dans le couple <i>tumidus-grandis</i> ...	473
5. Conclusion.....	476
 Chapitre 8. — Utilisation du potentiel biologique représenté par les auxiliaires oophages	478
1. Historique	478
2. Principes d'utilisation des oophages.....	479
3. La lutte biologique au moyen des <i>Trissolcus</i> en Iran	480
4. Aménagements du milieu favorables aux auxiliaires oophages..	483
5. Conclusion : l'avenir de la protection des céréales contre les punaises.....	484
 Summary.....	486
 Bibliographie	488

AVANT-PROPOS

Les punaises des céréales constituent, encore de nos jours, une des plus graves menaces que connaisse l'Agriculture de mon pays. De très nombreux travaux ont été consacrés à ce problème depuis le début de ce siècle, mais c'est surtout après la dernière guerre que les chercheurs se sont préoccupés des ennemis naturels des punaises, parmi lesquels les Hyménoptères parasites des œufs occupent une place de choix.

Le champ de recherches ainsi ouvert s'est très vite révélé plein de promesses. La facilité avec laquelle un élevage permanent de ces Hyménoptères peut être entretenu au laboratoire, de même que la rapidité de leur évolution rendent possible le développement des investigations dans les domaines les plus variés.

Le présent mémoire n'a pu être réalisé que grâce aux éminents chercheurs qui ont guidé et facilité mes travaux.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à M. le Professeur A. S. BALACHOWSKY, membre de l'Institut, qui a durant des années suivi ce travail avec un intérêt bienveillant, je le remercie vivement du grand honneur qu'il m'a fait en acceptant de se joindre au jury de ma thèse.

Une très précieuse collaboration m'a été apportée par M. G. REMAUDIÈRE, chef de Laboratoire au Service de Parasitologie Végétale de l'Institut Pasteur. C'est lui qui m'a initié aux recherches sur les parasites des punaises et aux principes modernes de la lutte biologique. Pendant 12 années il a été pour moi le guide le plus précieux et le maître le plus avisé. Sa grande compétence dans ce domaine m'a fourni les éléments fondamentaux de ce travail. Il m'est agréable de lui exprimer ici toute ma profonde reconnaissance.

Mon Maître, M. le Professeur A. DAVATCHI, Professeur d'Entomologie et Doyen de la Faculté d'Agriculture de Téhéran, a depuis toujours suivi, encouragé et facilité avec la plus grande bienveillance, mes recherches entomologiques. Tout au long de ma carrière M. le Professeur DAVATCHI m'a fait bénéficier de son appui précieux et efficace. C'est avec un grand plaisir que je lui dédie ma thèse en témoignage d'estime, de reconnaissance et d'affection. J'exprime ma respectueuse gratitude à M. le Professeur B. POSSOMPÈS pour l'honneur qu'il me fait en présidant le jury de cette thèse.

Je remercie particulièrement M. J. R. STEFFAN qui m'a dédié un parasite nouveau découvert au cours de nos recherches et M. le Docteur Cl. DUPUIS qui a eu l'obligeance de déterminer les *Phasiinae* de l'Iran que je lui ai soumis. Grâce à l'amabilité de MM. J. VOEGELÉ, G. VIKTOROV, K. KIRITANI, R. SKAF et M. VAEZI nous avons pu élever les souches de la plupart des espèces de *Trissolcus*. Je présente à mes collègues le témoignage de toute ma reconnaissance.

Il m'est agréable de remercier le personnel du Service de Parasitologie Végétale de l'Institut Pasteur pour son aimable collaboration et son aide matérielle fort appréciée. Qu'il me soit permis d'assurer de ma reconnaissance M. G. LANGLOIS, Mlle M. T. GOSSELIN, Mlle G. THOIZON, Mlle S. PORGÈS et Mmes J. DELABARRE et R. NICOLAS.

Les photographies qui illustrent le présent mémoire ont été réalisées en partie par G. REMAUDIÈRE et en partie par moi-même. J'ai bénéficié aussi des conseils précieux de mes amis DARYADEL et MODJIBE de l'Institut de Recherches Entomologiques et Phytopathologiques de Téhéran et de l'aide très efficace du Service de Photomicrographie de l'Institut Pasteur.

Durant mes deux séjours en France, j'ai bénéficié tour à tour de bourses d'études qui m'ont été accordées par le Centre National de la Recherche Scientifique et par la Coopération Technique du Gouvernement français ainsi que par le Gouvernement de l'Iran. Je remercie particulièrement M. le Docteur E. ESFANDIARI, Directeur de l'Institut de Recherches Entomologiques et Phytopathologiques de Téhéran.

J'ai profité aussi dans mes recherches des efforts accomplis par l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture : le Comité F.A.O. de lutte contre les Punaies des Céréales a su en effet promouvoir les recherches par des missions d'experts régionaux et par le soutien qu'il a apporté jusqu'à ces dernières années au Centre d'Information et de Documentation du « Sunn Pest » de l'Institut Pasteur de Paris.

A tous ceux qui directement ou indirectement m'ont honoré de leur collaboration dans la réalisation de ce travail, j'exprime ma profonde reconnaissance.

CHAPITRE 1

LE PROBLÈME DES PUNAISES DES CÉRÉALES DANS LEUR MILIEU

De l'Atlantique à l'Himalaya et à l'Indus, du Maroc et de l'Espagne jusqu'à l'Ouzbékistan et l'Afghanistan, les cultures de céréales panifiables subissent fréquemment les attaques de diverses espèces de Pentatomides et Scutellérides. Selon la gravité des infestations, les ravages se traduisent par une altération de la qualité boulangère des farines, par une baisse sensible des rendements, ou même par l'anéantissement total de la récolte sur des zones de plusieurs centaines de milliers d'hectares. Il faut avoir vu les densités de population encore atteintes localement de nos jours pour comprendre les famines qui accompagnaient autrefois chaque pullulation importante de ces ravageurs.

On peut estimer à une vingtaine, le nombre des espèces de *Pentatomoidea* qui sont susceptibles de pulluler sur le blé et l'orge dans l'ensemble de la zone délimitée. L'aire de répartition de la plupart d'entre elles déborde très largement cette zone tant vers le Nord que vers l'Est, mais les gradations ne se manifestent que dans les régions où se trouvent réunis les deux facteurs fondamentaux suivants :

- climat du type méditerranéen où la période sèche coïncide avec les jours longs et chauds;
- cultures extensives de céréales voisines de sites dans lesquels les punaises trouvent une protection aux fortes chaleurs estivales et aux rigueurs de l'hiver.

C'est ainsi qu'au Maroc, en Algérie, en Yougoslavie, en Grèce, en Turquie, dans le Sud de la Russie, et dans tous les pays du Moyen-Orient situés au Nord et à l'Ouest du désert syrien, il existe sur les pourtours des grandes plaines et plateaux emblavés en céréales des reliefs ou des zones forestières propices à la survie des punaises, du début de l'été jusqu'au début du printemps suivant.

Par contre, dans le Sud-Est de la France, comme en Tunisie, les pullulations des punaises des céréales ne peuvent se développer en raison de l'économie agricole qui laisse très peu de place aux cultures de blé.

En Égypte et au Sud du croissant fertile, il n'existe pas de reliefs suffisamment élevés ni de forêts susceptibles de protéger les punaises pendant la période des très hautes températures estivales, tandis qu'en Iran, au Sud du Zagros, l'absence de pullulations semble résulter d'une discordance entre le cycle de l'insecte et celui de la culture qui bénéficie de températures hivernales très douces et parvient à maturité dès le mois d'avril.

On ne peut donc aborder l'étude des Hyménoptères parasites des punaises des céréales sans une connaissance approfondie de leurs hôtes et du milieu naturel dans lequel les uns et les autres évoluent.

Les développements qui suivent concernent spécialement les régions de l'Iran soumises aux infestations de punaises et les espèces les plus importantes dans ce pays, c'est-à-dire essentiellement *Eurygaster integriceps* PUTON [*Het. Scutelleridae*] et occasionnellement *Aelia melanota* FIEB. et *A. furcula* FIEB. [*Het. Pentatomidae*] (fig. 1).

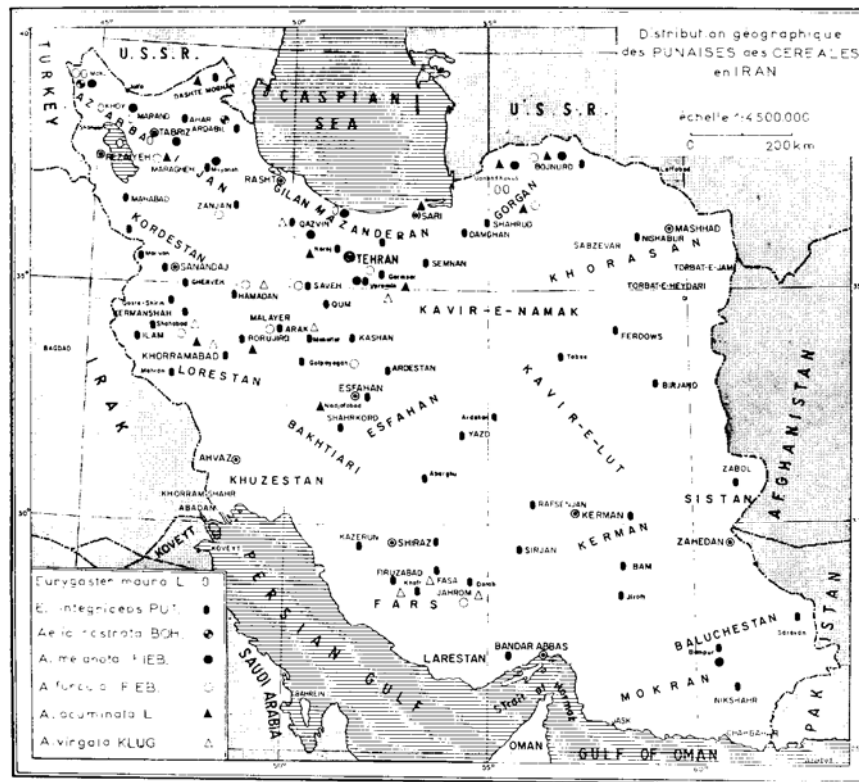


FIG. 1. distribution géographique des punaises des céréales en Iran.

A. LE MILIEU

1. Relief et hydrographie

L'Iran présente en son centre un immense plateau-cuvette dont l'altitude varie de 900 à 1 500 m, se creusant jusqu'à 300 m dans sa partie la plus basse et se prolongeant vers l'Est en Afghanistan. Au Nord, ce plateau est bordé par la haute chaîne de l'Elbourz (3 000 à 5 600 m), à l'Ouest et au Sud par le large massif du Zagros (3 000 à 4 400 m).

Seules les eaux reçues par les versants Sud et Sud-Ouest du Zagros se déversent à la mer (océan Indien) soit directement par le golfe Persique, soit par le relai de la basse Mésopotamie. Ailleurs, les précipitations atmosphériques aboutissent ou se perdent dans des bassins fermés :

- la dépression caspienne (alt. — 26 m) au Nord de l'Elbourz,
- le bassin désertique central (Dacht e Lout, Dacht e Kavir),
- la dépression du lac de Rezaïeh (alt. 1 300 m) à l'angle de jonction des deux grandes chaînes,
- et les séries de dépressions secondaires généralement salées qui séparent certaines des chaînes parallèles du Zagros.

Il existe peu de cours d'eau permanents en raison de la faible pluviométrie.

2. Climat

A l'exception de la zone caspienne qui jouit, surtout dans sa moitié Ouest, d'un climat très particulier avec des précipitations abondantes réparties sur presque toute l'année, l'ensemble du pays est soumis à une influence méditerranéenne atténuée, caractérisée par des pluies en hiver et au début du printemps, et par une très forte sécheresse estivale et automnale.

Les précipitations annuelles dépassent 1 000 et même 1 500 mm au Nord de l'Elbourz; elles atteignent seulement 400 à 600 mm dans les zones fraîches du Nord-Ouest (Azerbaïdjan) et s'abaissent très vite à 200-250 mm au Sud de l'Elbourz et à l'Est du Zagros pour des altitudes de 1 000 à 1 500 m; elles totalisent moins de 100 mm dans le Sud-Est du pays (Baloutchistan).

Les températures varient considérablement en fonction de l'altitude et de la latitude. Dès la mi-juin les maxima atteignent ou dépassent 40 °C sur les pourtours du plateau central jusqu'à l'altitude de 1 400 m. L'hiver est froid avec en général 2 mois de gelées dans la partie Nord-Ouest du pays. Sur le pourtour du plateau central les minimums nocturnes sont très bas mais ils alternent avec des maximums rarement inférieurs à 0 °C.

Les « Klimadiagramm » repris de WALTER & LIETH (1960-1965) montrent bien la diversité des climats de l'Iran (fig. 2) et mettent en évidence l'aridité croissante des stations échelonnées sur une diagonale Nord-Ouest-Sud-Est, de Kermanschah à Tchabahar.

Si l'on considère la classification bioclimatique de EMBERGER & al. (1962-1963) basée sur la notion de l'indice xérothermique (x) (*), on peut répartir de la façon suivante les zones dans lesquelles d'importantes gradations d'*Eurygaster integriceps* PUT. sont susceptibles de se développer :

- climat steppique froid : Azerbaïdjan (Ardabil); Kermanschah (Shahabad) et (en U.R.S.S.) région de Krasnodar (mois de sécheresse + mois de gels = 5 à 8);
- climat subaxérique froid : Ouest d'Hamédan (pullulation occasionnelle) (mois de sécheresse + mois de gel = 2 à 4);
- climat xérothermoméditerranéen : Varamine (Téhéran), Ghazvin ($x = 150$ à 200);
- climat subdésertique atténué : Esfahan, Kachan, Kerman ($x = 200$ à 250);
- climat subdésertique accentué : Yazd, Bam (Kerman) (pullulation occasionnelle) ($x = 250$ à 300).

En réalité on peut ramener cet éventail à deux types climatiques bien différents si l'on retient les zones soumises aux infestations les plus fréquentes et les plus étendues; ce sont : le climat steppique froid d'une part et le climat de transition entre le xérothermoméditerranéen et le subdésertique atténué d'autre part, caractérisé par un indice xérothermique voisin de 200 (180 à 230).

La possibilité pour *E. integriceps* PUT. de développer des pullulations dans des zones à caractères climatiques différents est liée à la divergence des méthodes culturales pratiquées dans ces zones (cf. p. 8).

Les autres espèces de Pentatomides et Scutellérides nuisibles aux céréales en Iran paraissent au contraire en relation plus étroite avec un type de climat particulier :

Aelia melanota FIEB. : climat steppique froid (Bojnurd dans la province du Khorassan, de même que Maïmana en Afghanistan).

Aelia furcula FIEB. : climat thermoméditerranéen accentué (région Hamedan-Saveh) ($x = 125$ à 150).

Eurygaster maura L. : climat mésoméditerranéen accentué (Gorgan, Gombad) ($x = 75$ à 100).

(*) L'indice xérothermique destiné à caractériser globalement la durée et l'intensité de la sécheresse est défini comme le nombre de jours considérés comme biologiquement secs. Il est calculé en fonction du nombre de jours sans précipitations et il tient compte de l'humidité relative de l'air. Le climat méditerranéen commence pour $x = 40$ (limite de la culture de l'olivier); pour $x = 200$, il fait place aux climats subdésertique puis désertique.

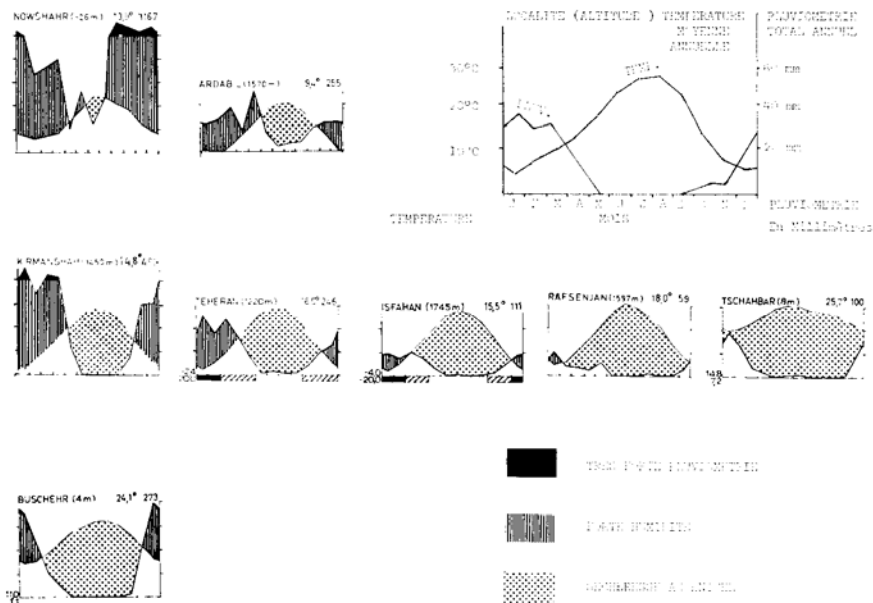


FIG. 2. « Klimadiagramm » des principales zones climatiques de l'Iran (repris d'après WALTER & LIETH, 1960-1965).

3. Végétation

La flore de l'Iran, qui comporte environ 7 000 espèces, a fait l'objet des recherches de plusieurs botanistes (BOISSIER, 1880; PARSA, 1948-1952; et plus récemment BEHBOODI, 1961; RECHINGER, depuis 1963; SABETI, 1966; ESFANDIARI, 1967). C'est à PABOT (1967) que l'on doit la première étude phytogéographique approfondie. Il est intéressant de noter que les grandes divisions phytogéographiques proposées par ce dernier auteur se superposent très bien aux zones bioclimatiques de EMBERGER & *al.* (1962-1963). En simplifiant à l'extrême on peut distinguer :

- la *flore caspienne* avec ses trois principaux étages altitudinaux schématiquement caractérisés par *Albizzia*, *Zelkova*, *Parrotia*, *Gleditschia* dans la partie basse, par *Fagus*, *Tilia*, *Carpinus*, divers *Acer* entre 800 et 2 000 m, par *Quercus macranthera*, *Berberis*, *Juniperus* au-dessus de 2 000 m;
- la *flore baloutche* au Sud-Est du pays, avec ses *Mimosaceae* caractéristiques telles que *Prosopis spicigera* et ses *Paniceae* et *Andropogoneae* des régions chaudes;
- la *flore irano-touranienne* qui couvre le reste du pays et présente une assez large diversification en fonction du degré d'aridité, de la température, de l'altitude et de la nature du sol. On reconnaît ainsi :

- la *flore subdésertique* avec ses *Chenopodiaceae* en terrains salés, *Arthrophytum* et *Calligonum* sur sols sableux;
- la *flore steppique* très bien caractérisée par *Artemisia herba-alba*, *Astragalus* (600 espèces!), *Cousinia* (200 espèces!), etc.
- la *flore substeppique* extrêmement variée où apparaissent les *Pistacia*, *Amygdalus*, *Prunus*, *Crataegus*, *Daphne*; de très nombreuses *Labiatae*, diverses *Gramineae* adaptées à la sécheresse;
- la *flore forestière xérophile* spécialement développée dans la chaîne du Zagros de 800 à 2 600 m avec comme éléments caractéristiques *Quercus persica*, *Pistacia atlantica*, *Acer cinerascens*, *Colutea persica*, *Lonicera*, *Cotoneaster*, de nombreuses *Compositae* et *Labiatae*, *Astragalus*, *Acantholimon*...
- la *flore de haute montagne* où subsistent des plantes épineuses poussant en coussinets caractéristiques, des Graminées vivaces et aussi quelques relictés glaciaires.

Dans ce schéma, *Eurygaster integriceps* PUT. s'insère typiquement dans les parties froides de la zone forestière xérophile d'une part et en bordure de la zone à végétation steppique d'autre part.

Dans la zone forestière xérophile froide, il n'y a pas de grande discontinuité entre les cultures attaquées et les sites d'estivation et d'hivernation de l'insecte, celles-ci se faisant généralement sous le couvert des chênes qui occupent les pentes voisines. Par contre, dans la zone à végétation steppique, la survie de l'espèce est liée à l'existence de migration entre les cultures qui sont soumises à un climat subdésertique modifié par l'irrigation et les lieux d'estivation situés de 800 à 1 300 m au-dessus (fig. 3). Ces lieux jouissent de ce fait d'un climat subaxérique froid et sont occupés par un ensemble végétal toujours très dégradé : *Artemisia*, *Jurinea*, *Astragalus*, *Acantholimon*. L'état de dégradation extrême de la végétation des lieux d'hivernation est un phénomène général facile à expliquer : la présence de cultures suppose des concentrations humaines près desquelles la nature est fatalement très altérée.

La flore adventice des cultures joue un rôle important dans l'écologie de cette espèce, notamment au moment de la maturation des céréales. Les plantes très diverses qui la constituent ont été répertoriées par BERNBOOM (1961), elles fournissent aux punaises l'alimentation très riche en eau qui leur permet ensuite d'attaquer les grains secs.

4. Influence de l'homme sur le milieu

En Iran, comme partout, l'homme a profondément altéré le milieu, soit en défrichant la forêt jusqu'à des altitudes de plus en plus élevées (ceci pour établir de maigres cultures qu'il ne tarde généralement pas à abandonner), soit en dégradant la végétation par le

surpâturage de ses troupeaux. Dans cette action néfaste, les punaises des céréales ont aussi conduit l'homme au cours des siècles derniers (notamment sous le règne du roi NADERSHAH) (*) à détruire par le feu la végétation des sites dans lesquels des masses considérables d'*Eurygaster* se rassemblent en été (on dénombre encore parfois 5 000 individus abrités dans chaque touffe d'*Artemisia*, soit 500 à 600 grammes de punaises, mais en 1947 nous avons pu ramasser jusqu'à 3 kg de punaises par touffe).

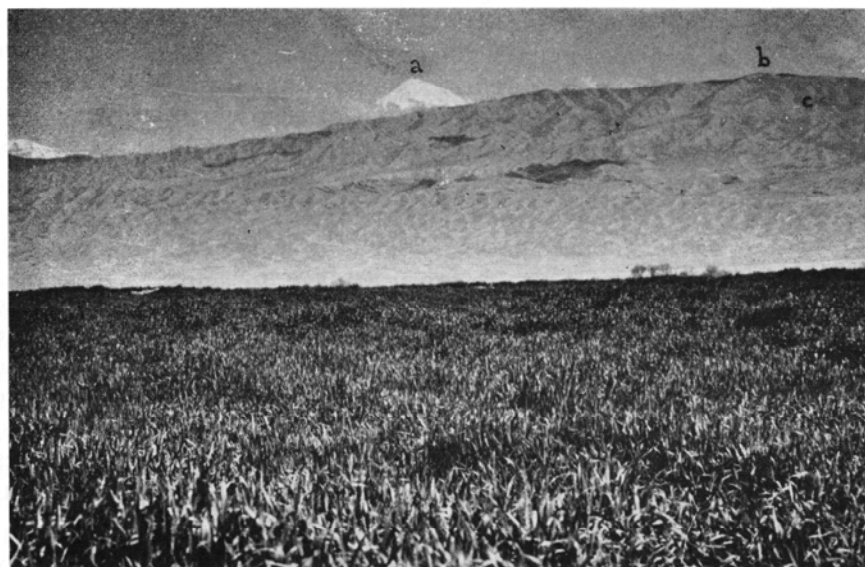


FIG. 3, culture de blé dans la plaine de Varamine (altitude 900 m) en bordure de la chaîne de montagne Ghara-aghadj où estivent et hivernent les *Eurygaster*. Le blé est au stade de la montaison le 20 avril 1967, à l'époque de la ponte des punaises.

- a) Volcan Damavend (altitude 5 600 m) à 40 km au Nord-Nord-Est.
- b) Crête de la montagne Ghara-aghadj (alt. 2 100 m), lieu d'estivation des punaises.
- c) Pentes et hautes vallées d'hivernation.

Par son génie et son travail, l'homme a su aussi implanter ses cultures dans des zones steppiques ou subdésertiques par la domestication progressive des eaux. Celle-ci a porté d'abord sur les eaux

(*) NADERSHAH a régné de 1736 à 1747; l'importance des destructions par le feu de la végétation des montagnes d'Iran a laissé dans la population un souvenir impérissable. Après plus de 2 siècles, les paysans continuent de désigner Sené Naderi (Sen = *Eurygaster*) les punaises de couleur noire. Aujourd'hui, un individu sur 1 000 environ présente cette couleur; lorsqu'on incendia les montagnes, la légende dit que les punaises étaient devenues noires (conséquence probable d'un phénomène d'homochromie de l'insecte par rapport au sol brûlé).

superficielles, puis sur la nappe phréatique dont l'exploitation était faite au moyen de canaux souterrains (khanates); une troisième étape, aujourd'hui en plein développement, concerne l'exploitation de la nappe karstique par le forage de puits profonds.

La culture des céréales ne requiert pas l'irrigation sous le climat steppique froid du Nord-Ouest de l'Iran; son extension est seulement limitée par le relief, le sol et la température (c'est-à-dire l'altitude). Quand l'indice xérothermique devient supérieur à 150, l'irrigation du blé devient indispensable. Quelle que soit l'origine de l'eau, celle-ci est toujours limitée dans son débit, de plus les eaux de surface sont disponibles seulement une partie de l'année. Il en résulte que la culture du blé est conduite dans des conditions précaires dès que les surfaces emblavées dépassent les disponibilités en eau, ce qui est précisément le cas dans la plupart des foyers d'*Eurygaster* situés à l'Est du Zagros.

B. LE PROBLÈME DES PUNAISES DES CÉRÉALES

Eurygaster integriceps PUTON est de loin l'espèce la plus nuisible en Iran. Lors des années de grave infestation, 20 % des surfaces de blé, soit environ un million d'hectares, ont un rendement diminué de 40 à 80 %, de plus la paille elle-même est souvent rendue impropre à la consommation des animaux. Depuis une douzaine d'années, l'introduction de la lutte chimique répétée chaque année sur des surfaces de l'ordre de 50 000 hectares a permis de contenir les pullulations sans toutefois résoudre le problème.

L'étude du milieu a déjà permis de mettre en évidence les deux grandes catégories de stations dans lesquelles des gradations dangereuses de punaises sont susceptibles de se développer :

- les cultures non irriguées de la zone steppique froide;
- les cultures irriguées de la zone à tendance subdésertique.

L'analyse des conditions qui favorisent le développement des gradations dans chacune de ces deux zones conduira à reconnaître les voies d'une prévention écologique des pullulations de l'insecte.

1. Bref rappel des connaissances acquises sur la biologie d'*Eurygaster integriceps* PUT.

Au cours des vingt dernières années, un nombre considérable de travaux ont été consacrés à *E. integriceps* PUT., en particulier par les auteurs soviétiques; ils traitent de la morphologie, de l'anatomie, de l'éthologie, de certains aspects de la physiologie de l'insecte (accumulation des réserves de graisse, sécrétion salivaire, maturation sexuelle), de son écologie dans les conditions du Sud de l'U.R.S.S. et de l'Iran (ALEXANDROV, 1947-1949, FEDOTOV & al. 1947-1960;

SHUMAKOV & *al.* 1958). Quelques informations complémentaires ont été apportées par BROWN (1962) pour l'Iran et d'autres parties du Moyen-Orient. Enfin les différents types de dégâts ont été analysés par YÜKSEL (1963).

Il ne peut être question de résumer ici, même brièvement, les importants résultats acquis dans ces divers domaines. Nous retiendrons seulement les quelques points généraux dont la considération est nécessaire au développement des chapitres ultérieurs.

a) CYCLE ÉVOLUTIF.

Le cycle de l'espèce dans la région de Varamine est pris ici comme exemple type. Au début du printemps et jusqu'à la mi-avril ou la fin avril, les punaises s'envolent des lieux d'hivernation (altitude moyenne 1 800 m) et s'abattent sur les champs de blé et d'orge de la plaine de Varamine (altitude moyenne 900 m) dont la végétation est la plus avancée. L'accouplement et la ponte (3 à 6 pontes de 14 œufs chacune par femelle) se poursuivent jusqu'en mai. Les piqûres des punaises se traduisent par des nécroses caractéristiques pour chaque organe de la plante (talle, feuille, tige) : les attaques sur tige au moment de la montaison provoquent la sortie d'un « épi blanc ». Les premiers œufs pondus subissent du fait des températures encore faibles, un retard à l'éclosion, l'embryogenèse étant très ralentie au stade qui précède le retournement de l'embryon. L'éclosion des œufs débute brusquement et intéresse tous les œufs déposés au cours des semaines précédentes. Le développement larvaire est rapide, les premiers imagos apparaissent quand les blés des champs les plus précoces sont mûrs : c'est le moment des plus forts dégâts, l'insecte étant capable de détruire complètement des grains mûrs et secs. Les dégâts se poursuivent jusqu'à ce que surviennent les fortes chaleurs qui s'installent généralement entre le 10 et le 25 juin avec des maximums atteignant 40 °C et des minimums nocturnes atteignant 30 °C.

En quelques jours la totalité des punaises quittent la plaine céréalière et émigrent vers la ligne de crête de la montagne Ghara-aghadj située à une distance variant de 10 à 30 km des points de départ, et à l'altitude de 2 100 m. Les jeunes imagos s'installent en masses compactes entre les tiges d'*Artemisia herba-alba*, à quelques centimètres au-dessus du niveau du sol; ils s'y maintiennent jusqu'en septembre (fig. 4).

La première pluie d'automne déclenche alors une nouvelle migration de faible amplitude : les insectes abandonnent la crête pour se réfugier sur les pentes et en bordure du lit des vallées, deux ou trois cents mètres au-dessous; ils s'insinuent dans le sol le long des racines d'*Artemisia*, d'*Acantholimon* ou d'*Astragalus*. A partir de décembre ou de janvier, une couche de neige d'épaisseur variable selon les années recouvre le tout pendant 1 à 3 mois. Début mars la neige fond, le

sol se ressuie et se réchauffe tandis que les punaises survivantes reprennent peu à peu leur activité aux brèves heures chaudes de la journée.

b) LES FACTEURS DE LA SURVIE ET DE LA FÉCONDITÉ DES PUNAISES.

Les auteurs soviétiques ont étudié la variation de la teneur en matière grasse (donnée en pour cent du poids sec) au cours de la croissance de l'insecte : partant de 26 % à la naissance, cette teneur s'abaisse à 14 % à la fin du premier stade et se maintient entre 14 et 20 % jusqu'à la mue imaginale, ensuite elle s'élève brusquement jusqu'à 43 % au moment de l'émigration vers les lieux d'estivation. L'estivation et l'hivernation entraînent la consommation du tiers de ces réserves adipeuses.

La phase d'alimentation des jeunes imagos joue un rôle primordial à la fois par les dégâts qu'elle provoque sur la céréale et par les chances de survie qu'elle confère à l'insecte. Selon les chercheurs soviétiques, le degré d'engraissement atteint par le jeune imago avant sa migration conditionnerait non seulement sa survie mais aussi sa fécondité l'année suivante.

La prévision des pullulations d'une année à l'autre est basée en U.R.S.S. non seulement sur la connaissance de l'importance numérique des populations hivernantes, mais elle tient compte en outre de l'état physiologique des insectes dont la teneur en matière grasse serait l'expression.

c) LES DÉPLACEMENTS DES PUNAISES.

Indépendamment de ses migrations saisonnières dont l'amplitude va de quelques kilomètres à plusieurs dizaines de kilomètres, *Eurygaster integriceps* est assez mobile : les champs dans lesquels s'abattent en grand nombre les *Eurygaster* au printemps ne sont pas toujours ceux qui recevront de grandes quantités d'œufs et qui subiront ensuite de fortes infestations, en effet les vieux imagos manifestent une tendance très nette à la dispersion. Dans le cas des quelques espèces d'*Aelia* sur lesquelles des observations sérieuses ont été faites, on constate au contraire une grande cohésion des groupes qui se déplacent en véritables essaims pendant des semaines et sont à l'origine de concentrations de pontes spectaculaires (plusieurs centaines d'œufs à la base de chaque tige de blé).

d) LA DIAPAUSE.

Chez les différentes espèces d'*Eurygaster* la diapause imaginale est obligatoire : dans les conditions naturelles, les imagos d'*E. integriceps* PUT. apparus fin juin se reproduisent seulement 9 mois plus tard, en avril de l'année suivante. En réalité la période de diapause est plus courte, mais la reprise d'activité n'a pas lieu en raison des

conditions du milieu. La mise en élevage dans des conditions favorables (température 28 à 30 °C, humidité relative 60 à 80 %) de lots de punaises prélevés périodiquement dans les sites d'estivation ou d'hivernation nous permet d'obtenir la ponte :

- d'une femelle sur 1 000 dès la fin de septembre;
- d'une femelle sur 100 à la fin d'octobre;
- d'une femelle sur 10 à la fin de novembre.

Après le 15 décembre la diapause véritable est pratiquement terminée.



FIG. 4, végétation des stations d'estivation d'*Eurygaster integriceps* à 2 000 m d'altitude dans la montagne Ghara-aghadj. L'élément dominant est constitué par des touffes d'*Artemisia herba-alba*; les *Astragalus* sont aujourd'hui pratiquement éliminés par suite de l'exploitation inconsidérée de la gomme adragante.

Aelia melanota FIEB. en Iran présente comme *E. integriceps* PUT. une génération par an, mais l'élevage de cette espèce permet d'obtenir plusieurs générations consécutives sans manifestation de diapause. Néanmoins chez d'autres espèces d'*Aelia* une diapause imaginale peut être constatée après la succession de plusieurs générations élevées sans diapause; les conditions de photopériode et de température qui déclenchent cette diapause n'ont pas encore été analysées par les auteurs.

2. Évolution des infestations d'*Eurygaster* en Iran

REMAUDIÈRE (1963) a caractérisé les divergences d'évolution des infestations dans les principales régions soumises aux attaques d'*Eurygaster*.

Dans la zone steppique froide du Nord-Ouest de l'Iran, les gradations apparaissent à intervalles irréguliers, se développent pendant quelques années, puis régressent plus ou moins brusquement, faisant place à une période d'intergradation qui peut se prolonger pendant de nombreuses années. Les facteurs climatiques, par leur influence sur la plante-hôte d'une part et sur l'insecte d'autre part, paraissent étroitement liés au déclenchement et à l'évolution des pullulations. Dans ces régions où le blé est cultivé sans irrigation, le développement de la plante est sous la dépendance directe des précipitations. Des décalages importants sont enregistrés d'une année à l'autre entre le stade phénologique de la plante et celui de l'insecte.

Habituellement les pluies de printemps sont faibles et le blé parvient à maturité alors que les punaises ne sont encore qu'au 4^e ou 5^e stade larvaire; celles-ci achèvent leur croissance aux dépens des grains mûrs mais leur possibilité d'alimentation sur grains secs est limitée par le fait qu'en culture non irriguée les punaises trouvent rarement dans le champ de céréales les plantes adventices encore vertes sur lesquelles elles doivent nécessairement puiser une sève très riche en eau.

Certaines années sèches, la culture souffre, la maturation est hâtée par un échaudage. Au contraire lorsque la fin du printemps est anormalement humide, la plante se développe mieux et plus lentement tandis que les punaises sont peu affectées; les punaises parviennent alors au stade adulte à un moment où le blé est à peu près mûr; il s'ensuit une longue période de coïncidence entre les stades les plus agressifs de l'insecte et le stade le plus vulnérable de la céréale (REMAUDIÈRE & BAGGIOLINI, 1966); les punaises parviennent alors à un état d'engraissement optimum avant d'émigrer vers les stations d'estivation et d'hivernation. Les conditions d'une aggravation des infestations pour l'année suivante sont remplies. De la même façon une arrivée précoce des punaises dans les cultures, à la suite d'une fin d'hiver douce, détermine une avance de l'insecte sur la plante et favorise la coïncidence mentionnée ci-dessus.

Dans les cultures obligatoirement irriguées de la zone à climat xérothermoméditerranéen, les gradations ont tendance à se maintenir pendant une longue période tandis que les intergradations ne sont que des accalmies de courte durée. Depuis 1958, l'application régulière de la lutte chimique à grande échelle dans ces cultures a introduit en outre un déséquilibre qui tend à favoriser le maintien de populations

résiduelles suffisamment élevées pour assurer à nouveau le dépassement du seuil de tolérance l'année suivante.

Dans cette zone aride, les disponibilités en eau sont variables selon la saison et selon les villages d'une même plaine; de plus les surfaces irriguées sont généralement trop fortes. De tout ceci résulte une grande hétérogénéité des cultures : les semis s'échelonnent de la mi-septembre à la fin mars, ce qui se traduit par 15 à 20 jours de décalage à la maturité.

La coïncidence entre les blés mûrs et les punaises adultes se trouve souvent réalisée dans ces plaines; grâce aux irrigations tardives, les punaises disposent d'une végétation adventice et, en outre, elles sont capables d'absorber l'eau directement sans passer par l'intermédiaire d'une plante verte.

Lors des années à automne pluvieux, la période des semailles se trouve considérablement raccourcie : l'avance du blé sur les punaises au printemps réduit alors le risque de coïncidence.

De même le climat intervient directement sur l'insecte. Ainsi les hivers marqués par un enneigement exceptionnel sont à l'origine d'un accroissement de la mortalité des punaises, la fonte des neiges entretenant pendant une longue période une très forte humidité du sol favorable au développement de mycoses à *Beauveria* et à *Spicaria*. En outre, la reprise d'activité et l'émigration des survivants vers les plaines surviennent tardivement et réduisent le risque de coïncidence entre les adultes de la génération suivante et les blés mûrs.

Un facteur humain aggrave partout ce risque de coïncidence : sous le climat aride, le cultivateur n'est pas pressé de récolter et il n'a pas nettement conscience des pertes de récolte par égrenage qui résultent du retard de la moisson; partout celle-ci est donc tardive, en outre, la coupe étant faite manuellement, l'opération dure de nombreuses semaines. Le retard de la moisson a moins de conséquences dans les cultures sèches que dans les cultures irriguées où les punaises disposent toujours de la source d'eau complémentaire indispensable à l'attaque sur grains secs.

Dans la dynamique générale des populations d'*Eurygaster* en Iran, les ennemis des punaises jouent un rôle limité. Cependant, dans certains sites privilégiés, leur action devient primordiale et plus de 99 % des œufs sont parfois détruits par les Hyménoptères parasites. L'effet des Diptères *Phasiinae* sur les imagos d'*Eurygaster* est moins spectaculaire mais l'élimination de ceux-ci par les traitements chimiques généralisés n'est sans doute pas sans rapport avec la persistance des hauts niveaux de population.

3. Les ennemis des punaises des céréales

De nombreux auteurs ont consacré leurs recherches aux ennemis des punaises des céréales, spécialement en U.R.S.S., en Iran et au Maroc, dans le but de mettre à profit le potentiel qu'ils représentent (cf. chapitre 8). C'est à BROWN (1962) que l'on doit l'un des inventaires les plus complets des ennemis d'*Eurygaster integriceps* PUT. au Moyen-Orient.

a) AGENTS PATHOGÈNES.

Parmi les agents pathogènes, les champignons viennent au premier rang par le rôle efficace qu'ils sont capables de jouer dans les populations de punaises en hibernation. EVLAKHOVA (1958) indique qu'en fin d'hivernation la mortalité atteignait 67 % des individus dont 42 % résultant de mycoses. Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont : *Beauveria bassiana* (BAL.S.) VUILL., *Spicaria farinosa* FRON et *Fusarium* sp.

Dans des conditions artificielles l'action pathogène d'autres micro-organismes a été constatée par EVLAKHOVA. Ainsi *Serratia marcescens* BIZIO entraîne parfois une mortalité de 75 à 100 % dans les élevages. La maladie est facile à déceler par l'apparition de la couleur rouge chez les individus qui en sont atteints. Le même auteur a en outre isolé à partir d'*Eurygaster* plusieurs bactéries dont *Bacillus eurygasteris*, espèce qui serait capable d'infester les punaises dans les lieux d'hivernation.

b) VERTÉBRÉS PRÉDATEURS.

Parmi les Mammifères, ARNOLDI (1955) mentionne l'action prédatrice du sanglier dans les forêts du Sud de la Russie. Dans les foyers d'hivernation proches de Téhéran, nous avons nous-mêmes observé des débris d'*E. integriceps* dans les excréments d'un animal que nous présumons être un ours.

De nombreuses espèces d'Oiseaux ont été reconnues comme prédatrices des punaises des céréales : *Hirundo* sp., *Passer* sp., *Pastor roseus* L., *Perdrix* sp., *Coturnix coturnix* L., *Ciconia ciconia* L., ainsi que plusieurs *Corvidae* (*Corvus corax* L., *C. frugilegus* L., *Pyrhacorax graculus* L.) qui recherchent assez activement les *Eurygaster* dans les touffes d'*Artemisia* où elles estivent. A part ces dernières espèces, le rôle des Oiseaux n'est pas important.

c) NÉMATODES.

Dans les stations exceptionnellement humides ou dans leur voisinage, on peut rencontrer des individus parasités par un *Mermis* qui vit pelotonné dans la cavité générale de l'insecte et qui provoque la mort de son hôte lorsqu'il s'en échappe.

d) ARTHROPODES PRÉDATEURS.

Diverses Araignées peuvent s'attaquer aux larves d'*Eurygaster* (*Thanatus formicinus* Cl. par exemple). De nombreux Coléoptères *Carabidae* et *Staphylinidae*, quelques Diptères *Asilidae* (*Heteropogon ornatipes* Löw), des Orthoptères (*Ephippiger* sp. et *Gryllidae*), des Hyménoptères *Vespidae* et quelques Hétéroptères *Reduviidae* ont été signalés par les auteurs. Tandis que le rôle de la plupart de ces prédateurs n'a qu'un caractère occasionnel, l'action des *Gryllidae* sur les pontes fraîches d'*Eurygaster* peut être très significative dans certains cas particuliers (cultures surabondamment irriguées).

e) ARTHROPODES PARASITES.

Un Acarien ectoparasite du genre *Eutrombidium* est mentionné par LODOS (1961) mais les deux groupes parasites ayant une grande importance sont d'une part les Hyménoptères oophages (*Scelionidae*, *Encyrtidae*) (voir chapitre 3) et d'autre part les *Phasiinae* (Diptères *Tachinidae*).

De remarquables travaux ont été consacrés ces dernières années aux *Phasiinae* en U.R.S.S. (VIKTOROV, 1960, 1961, 1967) et en France (DUPUIS, 1963). Quatre espèces ont été obtenues à partir d'*Eurygaster integriceps* PUT. en Iran : *Phasia subcoleoprata* L., *Helomyia lateralis* MEIGEN, *Chryseria hellulo* F., *Ectophasia rubra* GIRSCHNER.

Parmi celles-ci, *Phasia subcoleoprata* et *Chryseria hellulo* semblent jouer en Iran un rôle prédominant, ainsi que cela avait été constaté pour ces mêmes espèces en U.R.S.S. par VIKTOROV (1967). Cet auteur considère que les *Phasiinae* sont un facteur clé de la dynamique des populations d'*Eurygaster* dans certaines parties de son aire de distribution.

4. Conclusions

a) LES ÉLÉMENTS FONDAMENTAUX DU PROBLÈME.

Dans les conditions naturelles, les pullulations d'*Eurygaster integriceps* PUT. en Iran sont sous la très étroite dépendance des facteurs physiques du milieu et des conditions dans lesquelles l'homme conduit la culture des céréales. Les facteurs biologiques naturels ne paraissent pas en mesure de freiner spontanément et de façon sensible l'accroissement d'effectif des populations qui se produit certaines années.

Compte tenu du taux habituel de multiplication du ravageur, le maintien de ces populations à un niveau constant suppose la mortalité de 96 % des individus au cours du cycle annuel. Dans les meilleures conditions on peut trouver jusqu'à 20 % des imagos parasités par *Phasiinae* et, à l'exception de biotopes privilégiés, les Hymé-

noptères parasites des œufs ne détruisent guère que 5 à 10 % des œufs de punaises.

De l'analyse qui a été développée dans le présent chapitre, il ressort que les punaises des céréales sont un fléau caractéristique de la zone aride. REMAUDIÈRE (1966) a montré que « *le problème des Eurygaster, c'est le problème de l'eau* ». Cet élément conditionne en effet, de façon directe trois aspects fondamentaux et interdépendants du problème :

- le développement de la céréale;
- l'évolution des punaises;
- l'action de leurs ennemis.

D'origine karstique, phréatique, superficielle ou atmosphérique, l'eau, sous ses différents états (neige, pluie, humidité de l'air), intervient de différentes façons selon les saisons, les lieux et les actions de l'homme.

L'insuffisance d'eau à l'époque des semis est à l'origine de l'hétérogénéité des cultures et de l'engraissement des punaises aux dépens des blés mûrs. L'examen de la distribution géographique des zones infestées au cours des dix dernières années en Iran, révèle la permanence des pullulations dans des zones irriguées. En 1965, un dixième seulement de la surface traitée chimiquement contre *Eurygaster* correspondait à des cultures de blé non irriguées alors que ces dernières représentent plus de 80 % des surfaces de blé dans le pays.

À l'égard de la punaise, les zones de blé irrigué jouent ainsi dans une certaine mesure le rôle des aires grégariennes des Acridiens migrants. Les niveaux de population qu'elles entretiennent de façon plus ou moins permanente peuvent constituer une menace pour les zones adjacentes non irriguées.

Les facultés d'adaptation et de résistance des *Eurygaster* en bonne condition physiologique sont telles que l'action directe de l'eau sur les punaises n'influence pas sensiblement le niveau des populations. On doit néanmoins considérer l'existence de certaines périodes critiques. En climat aride, la durée de la période sèche est variable. Or la date de la première pluie d'automne a une importance capitale : celle-ci survient après 4 à 5 mois de sécheresse absolue, à un moment où les *Eurygaster* ont totalement épuisé la réserve d'eau de leur poche rectale; si cette première pluie automnale tombe fin octobre au lieu de fin septembre, il en résulte une forte mortalité des insectes. De même, les populations en hibernation peuvent se trouver décimées à l'époque des grands froids lorsque les stations qui hébergent les punaises sont exceptionnellement dépourvues de leur couche de neige protectrice. L'action directe de l'eau sur les punaises est néfaste en fin d'hiver à l'égard des vieux imago terminant leur phase d'hiver-

nation; de même cette action directe est préjudiciable aux premiers stades larvaires dans les cultures.

Un excès d'eau d'irrigation à la fin du printemps, ou encore la présence d'un sol maintenu humide par la proximité de la nappe phréatique est indirectement favorable aux punaises (accroissement du risque de coïncidence); c'est le cas des plaines riveraines du Zayandeh Roud à Esfahan qui sont surabondamment irriguées. Ce même excès d'eau détermine parallèlement l'existence d'un milieu extrêmement favorable à l'action et à la survie des Hyménoptères parasites des œufs (humidité, arbres ou cultures d'été, comme le riz, qui hébergent des colonies d'Aphides dont les miellats sont utilisés par les Hyménoptères). Il s'en suit un processus de régulation complexe par lequel de fortes infestations de punaises sont généralement contenues par les parasites (les taux de parasitisme des œufs s'élevant de 30 à 99,9 %).

Il faudrait considérer encore l'action de l'eau sur la végétation spontanée et adventice en raison de l'influence indirecte qu'elle exerce sur la dynamique des populations d'*Eurygaster*. Ces plantes, dont la turgescence en début d'été dépend étroitement des pluies ou des irrigations tardives, fournissent aux punaises l'appoint d'eau indispensable à leur alimentation sur grains mûrs et secs. Dans le cas des différentes espèces d'*Aelia*, dont l'écologie est encore assez mal connue, l'effet de l'eau sur la végétation spontanée semble bien constituer le facteur clé du déterminisme des pullulations et des invasions; contrairement aux *Eurygaster*, la plupart des *Aelia* (*A. melanota* FIEB. et *A. furcula* FIEB., en Iran, *A. germari* KÜSTER en Afrique du Nord...) passent une grande partie de la phase active de leur cycle dans des peuplements de graminées spontanées; c'est seulement à la suite de circonstances encore mal définies (telles que le dessèchement de la végétation) que ces espèces envahissent subitement les céréales à une époque où celles-ci sont proches de la maturité.

Ce bref aperçu du rôle de l'eau, facteur primordial dans la dynamique des populations de punaises, met particulièrement en lumière les éléments du complexe agro-bio-écologique sur lesquels il serait possible d'agir par des méthodes culturales de façon à prévenir les pullulations.

b) LES VOIES DE SOLUTION.

Depuis 1958 on a pratiqué des traitements chimiques contre la plupart des populations denses d'*Eurygaster* et ces dernières années les opérations sont poursuivies, même lorsque les densités du ravageur étaient bien en-dessous du seuil de nuisibilité. De telles actions ne sont que des palliatifs dont l'effet se manifeste seulement pendant un temps très court! Ces méthodes par leur principe même perturbent l'un des mécanismes de régression des pullulations qui semblait important

autrefois : en effet ces traitements ne permettent plus aux populations les très hauts niveaux qui déclenchaient leur déclin brutal (la destruction totale des céréales entraînant la sous-nutrition des punaises).

De 1950 à 1962 des traitements biologiques ont également été effectués au moyen des Hyménoptères parasites des œufs dont 100 à 200 millions ont été produits et relâchés certaines années, spécialement dans la région d'Esfahan. Dans ce cas comme dans celui de l'utilisation de la lutte chimique, il s'agit de méthodes directes frappant le ravageur mais ne modifiant d'aucune façon les facteurs de sa pullulation.

La protection des cultures contre un ravageur ne consiste pas seulement à anéantir les populations qui dépassent un certain seuil de tolérance, elle doit aussi tenter d'atteindre l'objectif idéal de la prévention écologique. La notion de *prévention écologique* introduite par REMAUDIÈRE (1954) à propos du criquet migrateur peut être définie comme *l'ensemble des méthodes qui contribuent à modifier le milieu de façon à le rendre impropre au développement de nouvelles pullulations de ravageurs*.

Les actions sur le milieu peuvent être classées dans les trois catégories suivantes :

- actions sur les facteurs physiques;
- actions sur le mode d'exploitation du milieu par l'homme;
- actions sur les facteurs biologiques du milieu.

Les interventions capables de transformer certains facteurs physiques sont encore trop coûteuses pour être applicables dans le but exclusif de prévenir les infestations des punaises des céréales. De telles transformations effectuées pour d'autres raisons économiques (barrages conçus pour l'alimentation en eau de la ville de Téhéran et des usines sidérurgiques d'Esfahan) ont pourtant des répercussions importantes sur l'insecte; de même le forage de puits profonds en vue d'améliorer les conditions de l'agriculture modifie les données du problème et ouvre des perspectives d'action sur les facteurs biologiques du milieu.

Les connaissances acquises sur les relations entre les punaises et la culture du blé permettent d'envisager des mesures efficaces en agissant sur le mode d'exploitation du milieu et en reconsidérant la vocation culturale des terres sur la base d'une meilleure utilisation de l'eau : réduction des surfaces de blé irrigué de façon à les rendre compatibles avec la disponibilité en eau; remplacement du blé par des cultures plus rentables sur de petites surfaces bien irriguées et par des cultures fourragères de plantes steppiques très peu exigeantes en eau, selon les recommandations de PABOT (1967).

La modernisation des techniques culturales est également de nature à prévenir non seulement les dégâts mais aussi, à plus longue échéance, le développement des pullulations. Il suffirait de commencer

la moisson du blé dès le début de la maturité et d'accélérer l'opération en remplaçant la faucille par de petites faucheuses, pour réduire ou supprimer la période de coïncidence entre blés mûrs et punaises adultes.

La prévention écologique par l'action sur les facteurs biologiques du milieu doit aboutir au renforcement de l'influence des ennemis naturels des punaises; elle peut s'exercer dans trois domaines complémentaires :

- en préservant les parasites, tels que les Diptères *Phasiinae*, des destructions massives causées par des mesures phytosanitaires inadaptées;
- en favorisant la survie des parasites pendant les périodes critiques de leur cycle annuel par un aménagement approprié de sites refuges;
- en introduisant dans la biocoenose des espèces parasites provenant d'autres régions.

Tandis que les méthodes traditionnelles de lutte ont pu être appliquées sans grandes recherches préparatoires, la prévention écologique doit s'appuyer sur une connaissance approfondie des facteurs qui sont de nature à assurer une régulation du niveau des populations.

S'inscrivant dans ce cadre général, notre travail a été essentiellement orienté vers l'étude des Hyménoptères parasites des œufs de punaises : systématique, biologie, comportement, compétition interspécifique, déterminisme du sexe, interactions hôte-parasite. Les conclusions permettront de dégager les voies d'une utilisation rationnelle du potentiel représenté par ces auxiliaires.

CHAPITRE 2

TECHNIQUES ET MÉTHODES

L'objectif initial de nos recherches sur les Hyménoptères oophages des punaises des céréales était d'assurer l'installation et l'entretien de façon continue des souches des différentes espèces que nous pouvions nous procurer en Iran, de celles que nous avons pu obtenir d'autres pays des zones orientales et occidentales du Bassin méditerranéen, ainsi que d'U.R.S.S. grâce à l'obligeance de plusieurs collègues (REMAUDIÈRE, SKAF, VIKTOROV et VOEGELÉ).

La permanence des élevages de parasites des œufs de punaises ne pouvait être garantie qu'en assurant la continuité de la disponibilité des œufs-hôtes. Cet objectif a été atteint de deux façons parallèles et complémentaires en pratiquant, d'une part la production périodique d'œufs de *Scutelleridae* dont on assurait la conservation entre deux époques de production, d'autre part l'élevage permanent d'espèces de *Pentatomidae* dont on pouvait éviter l'apparition de la diapause imaginale.

I. Production et conservation des œufs d'*Eurygaster integriceps* PUT.

Dans les lieux d'hivernation, on peut recueillir des punaises aptes à pondre de décembre à avril, et dans les cultures de céréales, il est possible de prélever des échantillons en fin avril et mai. En maintenant à basse température les punaises récoltées en avril on peut assurer leur survie jusqu'en fin juin. La production des œufs d'*Eurygaster integriceps* PUT. peut ainsi être assurée du mois de décembre jusqu'au début de juillet. Une méthode a été mise au point qui permet la conservation des œufs d'*Eurygaster* avec un relativement faible déchet (20 %) pendant une période de 6 mois. Il est ainsi possible de disposer en permanence d'un stock d'œufs susceptibles d'être parasités.

a) TECHNIQUE D'ÉLEVAGE D'*Eurygaster integriceps* PUT.

REMAUDIÈRE (1960) a mis au point une technique d'élevage des punaises des céréales dans laquelle la plante verte (plantule de blé) est remplacée par l'association grain de blé sec et eau. Cette alimentation donne des résultats remarquables pour l'élevage des imagos d'*Eurygaster* spp., d'*Aelia* spp. et la production des œufs.

Pour l'élevage d'une cinquantaine de couples on peut utiliser une boîte en polystyrène cristal de $260 \times 130 \times 80$ mm avec un couvercle percé de deux trous d'aération de 100 mm de diamètre clos par une gaze; au fond de la boîte une bande d'ouate de cellulose imbibée d'eau est installée entre les pieds d'un chevalet de carton sur lequel sont collés les grains de blé. Enfin quelques bandes de papier mince de 300×7 mm destinées à recevoir les pontes, sont éparpillées dans la boîte; chaque jour ces bandes sont renouvelées et la cellulose réhumidifiée. Les chevalets de blé sont remplacés tous les 8 jours.

Pour l'élevage de 1 000 à 2 000 punaises on utilise des cages de $300 \times 200 \times 200$ mm faites en toile de nylon tendue sur des montants en plexiglas. Le blé est fixé sur des grilles à large maille en polyéthylène avec une colle de farine; cinq grilles de ce type sont suspendues en travers de la cage tandis qu'entre chacune d'elles des barres supportent des bandes de papier qui descendent jusqu'au fond de la cage. L'eau est apportée à l'extérieur de la cage par des bandes d'ouate de cellulose maintenues humides.

A la température de 27 à 30 °C, la production de telles cages varie de 30 à 200 pontes par 24 heures (soit 400 à 2 500 œufs) selon la quantité de punaises introduite. Les œufs sont recueillis tous les jours et maintenus pendant 24 heures à 20 °C.

b) CONSERVATION DES ŒUFS.

Les œufs de *Scutelleridae* et en particulier ceux d'*Eurygaster integriceps* PUT. ont l'avantage de conserver leur vitalité après un séjour de plusieurs semaines à basse température (2 à 5 °C). Après 30 à 40 jours l'embryon est tué mais l'œuf demeure réceptif aux parasites et est capable d'assurer l'évolution complète de l'Hyménoptère tant que le vitellus n'est pas trop profondément altéré. La déshydratation progressive se manifeste par la déformation des œufs qui perdent leur turgescence et montrent des défauts de sphéricité au voisinage du support.

En pratique, la meilleure conservation est obtenue à la température de 3 à 4 °C dans une atmosphère voisine de la saturation afin de retarder la déshydratation. Les variations brusques de température sont à éviter car elles entraînent des condensations locales qui peuvent être le point de départ du développement de moisissures. Ces conditions impératives sont aisément réalisées en enfermant les œufs dans une double enceinte : les pontes sont entassées dans des petites boîtes de polystyrène fermées mais non étanches, puis ces boîtes sont réunies dans une enceinte plus grande dans laquelle une humidité relative de 100 % est assurée en permanence par un coton maintenu humide.

Les œufs trop fraîchement pondus ne se conservent pas : il convient d'attendre la formation de la séreuse (que l'on reconnaît à la pigmentation de ses cellules) avant de refroidir les œufs. Un séjour préalable de 12 à 24 heures à 20 °C après la récolte des pontes est nécessaire.

Dans ces conditions, il a été possible dans des cas extrêmes, d'assurer le développement d'une génération de *Trissolcus* dans des œufs d'*Eurygaster* conservés pendant 12 mois; mais au-delà de 8 mois, la moitié des œufs ne sont plus aptes à l'évolution du parasite.

2. Production permanente des œufs de *Pentatomidae*

Les œufs des différentes espèces de Pentatomides que nous avons élevés se sont révélés beaucoup plus fragiles que ceux des *Eurygaster*. Après une huitaine de jours de conservation à basse température, il n'est plus possible de les faire éclore et après un mois ils ne sont plus acceptés par les parasites.

Certains *Trissolcus* exigeant des œufs relativement frais pour leur développement et d'autres espèces préférant les œufs de certains Pentatomides à ceux de Scutellérides, la conduite de nos recherches nécessitait l'élevage permanent de quelques Pentatomides. C'est ainsi que nous avons élevé pendant plusieurs générations successives les espèces suivantes : *Aelia melanota* FIEB., *Aelia acuminata* L., *Dolycoris baccarum* L., *Dolycoris penicillatus* HORV. et *Brachynema virens* KLUG.

Le blé en grains semble constituer un aliment idéal pour les imagos et assure à ceux-ci une fécondité élevée; en revanche, les larves sont plus exigeantes. Lorsqu'on élève sur grains de blé les différentes espèces d'*Aelia*, on constate l'apparition d'une mortalité importante des larves des derniers stades et d'une partie des jeunes adultes; la mortalité est beaucoup plus faible lorsque les larves disposent en outre de plantules de blé.

Le dispositif d'élevage qui a été retenu consiste en bocaux de 20 cm de diamètre sur 30 cm de haut avec au fond, une couche de terre de 7 cm et un bouquet central de plantules de blé. Des grains de blé collés sur des ficelles sont suspendus à un fil de fer ainsi que d'étroites bandes de papier (4 mm) destinées à faciliter les déplacements des insectes et, le moment venu, à recevoir les œufs.

Dans le cas de *Brachynema virens* KLUG., il suffit de remplacer les jeunes pieds de blé par des petites touffes de *Salsola kali* L., son hôte habituel.

Les bocaux sont fermés par une mousseline maintenue au moyen d'un élastique. L'entretien des élevages est simple, il suffit d'assurer une humidification suffisante de la base des plantes par un arrosage journalier mais il faut changer les insectes de bocal dès le début du flétrissement. Il n'est pas nécessaire d'ajouter un dispositif abreuvoir pour les punaises.

Dans un bocal on peut élever quelques centaines de larves mais seulement une cinquantaine d'imagos; le rendement en œufs n'excède guère 15 à 30 pontes par jour (soit 200 à 400 œufs) à la température de 30 °C.

Après 4 ou 5 générations, on constate souvent chez les *Aelia* un déclin des souches : les œufs pondus ne sont pas fertiles et leur aptitude au parasitisme est aléatoire.

3. Élevage des Hyménoptères parasites des œufs

a) ÉLEVAGES INDIVIDUELS.

Les élevages individuels sont pratiqués dans des tubes en plexiglas de 3 cm de diamètre et 15 à 20 cm de longueur, bouchés à chaque extrémité par un tampon de coton cardé. On dispose à l'intérieur un tube souple en chlorure de vinyle de 5 mm de diamètre rempli d'eau et fermé à ses deux bouts par du coton hydrophile; ce tube sert d'abreuvoir et assure une humidité relative de 70 % environ à l'intérieur du tube d'élevage lorsque celui-ci est dans une ambiance plus sèche. La nourriture, ainsi que les œufs mis à la disposition du parasite sont présentés collés sur des bandes de bristol.

Diverses formules ont été expérimentées pour l'alimentation des *Trissolcus* : du fait de l'humidité ambiante certains mélanges classiques à base de miel et de gélose avaient l'inconvénient de se ramollir et de se liquéfier; les insectes y étaient souvent retrouvés englués ou noyés. La formule définitivement retenue dérive de celle qui est couramment employée dans les élevages d'*Opius concolor* SZEPIL.; elle comprend :

Sucre candi en poudre	100 g
Miel	10 g
Acide benzoïque	1 g
Levure de bière	10 g

Les produits sont mélangés et chauffés au bain-marie puis additionnés d'un peu d'eau jusqu'à l'obtention d'une consistance visqueuse. Le milieu est alors prélevé à la pipette et déposé en gouttes séparées sur un bristol.

b) ÉLEVAGE CONTINU DES SOUCHES.

Pour faciliter les recherches, il importait de disposer à tout moment d'une réserve suffisante d'individus vivants des différentes espèces, à tous les stades de leur développement. Dans ce but, chaque souche est entretenue dans une boîte en polystyrène cristal de 15 × 8 × 6 cm; les 4 côtés portent chacun une ouverture de 3 cm de diamètre recouverte par une gaze de nylon; le couvercle est percé de 4 trous (A, B, C, D) de 1,5 cm de diamètre fermés par des bouchons de caoutchouc (fig. 5).

Par le trou A du couvercle on introduit une bande de bristol de 5 mm de large sur 120 mm de long portant une dizaine de gouttelettes de milieu nutritif, l'extrémité supérieure étant coincée entre le bouchon et le couvercle. Par le trou B du couvercle, on fixe de la même

façon des bandes portant 3 à 8 pontes (c'est-à-dire 40 à 100 œufs de punaises) ainsi que la référence de la souche et la date d'installation. Extérieurement, on fixe un tampon d'ouate de cellulose mouillée contre l'une des 4 ouvertures latérales.

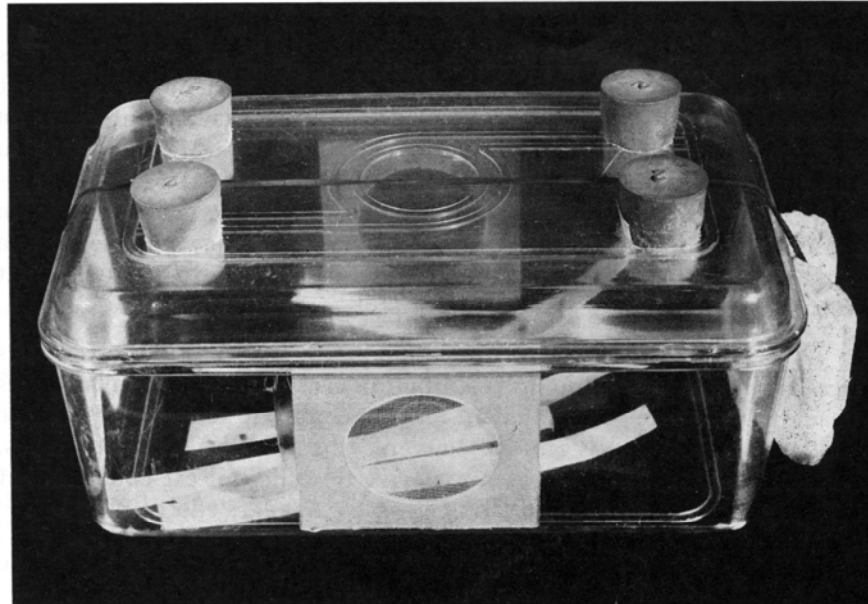


FIG. 5, type de cage utilisé pour l'élevage permanent des souches d'Hyménoptères parasites d'œufs de punaises.

L'entretien des souches se limite aux opérations très simples suivantes :

- chaque jour réhumidifier le tampon d'ouate de cellulose et introduire par le trou B une nouvelle bande de pontes;
- le 10^e jour changer le tampon d'ouate et l'installer contre une nouvelle ouverture latérale (afin de prévenir le développement de moisissures sur le grillage nylon); introduire les nouvelles bandes de pontes par le bouchon C pendant les 10 jours suivants; renouveler la bande supportant le milieu nutritif;
- à partir du 20^e jour, introduire les nouvelles bandes de pontes au bouchon D;
- le 30^e jour, éliminer les bandes de pontes du bouchon A (à la température de 22 à 25 °C la totalité des parasites viables sont éclos).

De cette façon, il est possible d'élever jusqu'à 6 ou 8 générations successives sans manipuler les insectes ni ouvrir le couvercle des boîtes

de souche. Le nettoyage complet de l'élevage est pratiqué tous les 6 mois.

La seule précaution à prendre en cours d'élevage consiste à proportionner le nombre des pontes périodiquement introduites au nombre des imagos actifs dans la boîte; si les œufs introduits sont vivants, ceux qui ne sont pas parasités donnent naissance à des larves de punaises qui dès le 2^e stade vont jouer un rôle prédateur très actif vis-à-vis des œufs non éclos, qu'ils soient ou non parasités. A titre expérimental nous avons pu élever jusqu'à la fin du 4^e stade des larves d'*Eurygaster integriceps* PUT. nourries exclusivement sur œufs de la même espèce.

Cette méthode très simple permet de disposer à tout moment de 50 à 100 imagos et d'un nombre important d'œufs parasités à tous les stades d'évolution. Les imagos sont aisément prélevés dans les boîtes au moyen d'un aspirateur.

Les souches de 16 espèces ont ainsi été maintenues pendant 6 années en laboratoire.

4. Dissection et préparation du matériel

L'étude de la morphologie, du comportement et de l'évolution des larves requiert la dissection des œufs parasités. Selon les besoins la dissection est effectuée dans le Ringer (qui permet une brève survie du parasite) ou dans le Bouin (pour fixer les tissus). Dans les deux cas le vitellus de l'œuf-hôte constitue une gêne lors des manipulations car il a tendance à coller aux instruments. Cet inconvénient est évité si l'on procède à la dissection dans une solution de potasse à 10 % (100 g de potasse pour 1 litre d'eau distillée); la nouvelle méthode a l'avantage de liquéfier ou de dissoudre assez rapidement le vitellus qui ne s'opacifie pas.

Après un séjour variant d'une demi-heure à 2 heures dans la potasse, la larve parasite peut être récupérée et rincée à l'eau distillée pendant une demi-heure, puis montée sur lame dans le milieu de Berlèse (formule HILLE RIS LAMBERS 1950) soit directement, soit après passage dans un bain de chloralphénol.

5. Techniques de piégeage des parasites des œufs

Il est relativement aisé de prélever dans la nature un échantillon de la population des parasites oophages de punaises, soit en hiver lorsque ceux-ci sont abrités dans les crevasses de l'écorce des arbres, soit au printemps dans les champs de céréales. L'échantillonnage est en revanche plus difficile dans les sites d'estivation en raison du milieu hétérogène qui est fréquenté à cette époque.

VOEGELÉ (1961) a été le premier à utiliser une technique de piégeage pour recenser les différentes espèces de *Trissolcus* actives à

un moment donné. Cet auteur installait au-dessus de la végétation une série de pontes fraîches de *Pentatomidae* au fond de boîtes dont l'ouverture est orientée vers le bas. Selon la saison les pontes étaient récupérées après une ou deux semaines d'exposition, puis mises en incubation jusqu'à l'émergence des parasites et remplacées par des pontes fraîches. En pratique les pièges ainsi constitués ne sont actifs que pendant une très courte période : les œufs se déshydratent rapidement et ne sont plus réceptifs aux parasites en raison du développement de l'embryon.

Nous avons apporté à cette méthode quelques modifications destinées à prolonger l'activité des pièges. Le principe consistait à exposer préalablement les œufs au rayonnement ultraviolet pendant 15 minutes, à 10 cm d'une source de 30 watts : ainsi les embryons sont tués et les œufs demeurent réceptifs aux parasites pendant plus de 10 jours.

CHAPITRE 3

APERÇU SUR LA SYSTÉMATIQUE DES HYMÉNOPTÈRES PARASITES DES ŒUFS DE *PENTATOMOIDEA*

1. Matériel étudié

Jusqu'à une date toute récente on pouvait considérer que les parasites oophages des *Pentatomoidea* se rangeaient principalement dans les deux familles d'Hyménoptères suivantes :

- *Encyrtidae* [*Hym. Chalcidoidea*];
- *Scelionidae* [*Hym. Proctotrupoidea*].

En 1965 nous avons découvert près de Téhéran une ponte d'*Apo-diphus amygdali* GERM. [*Het. Pentatomidae*] parasitée par un *Torymidæ* [*Hym. Chalcidoidea*] tout à fait aberrant qui a été reconnu par STEFFAN (1968) comme une espèce nouvelle appartenant à un genre nouveau : *Oopristus safavii* STEFF.

Chez les Chalcidiens, on connaît plusieurs *Encyrtidae* qui vivent normalement comme parasites et souvent aussi comme hyperparasites d'œufs de punaises. Ce sont en particulier :

- Ooencyrtus telenomicida* VASSILIEV;
- O. fecundus* FERRIÈRE & VOEGELÉ;
- O. nigerrimus* FERRIÈRE & VOEGELÉ.

D'autres *Ooencyrtus*, qui sont réputés comme parasites d'œufs de Lépidoptères et qui n'avaient jamais été obtenus auparavant d'œufs d'Hétéroptères, ont pu être élevés avec succès pendant plusieurs dizaines de générations sur œufs d'*Eurygaster*. C'est en particulier le cas de *Ooencyrtus pityocampae* FERRIÈRE dont la souche entretenue à la Station de Recherches de Lutte biologique d'Antibes (I.N.R.A.) nous a été obligeamment communiquée par M. E. BILLOTTI.

Parmi les *Scelionidae*, une cinquantaine d'espèces appartenant à la sous-famille des *Telenominae* (spécialement des genres *Trissolcus* ASHMEAD et *Telenomus* HALIDAY) ainsi qu'un nombre plus faible d'espèces de *Scelioninae* (en particulier du genre *Gryon* HALIDAY) sont connues ou présumées parasites primaires se développant dans les œufs de punaises.

Grâce à la coopération établie par le Centre d'Information et de Documentation du Sunn Pest de l'Institut Pasteur, sous les auspices

de la F.A.O. de 1960 à 1967, un inventaire des *Telenominae* parasites de punaises a été entrepris dans l'ensemble des pays du Moyen-Orient, du Sud de l'Europe et du Nord de l'Afrique; une importante collection a été constituée et les souches de la plupart des espèces ont été maintenues en élevage pendant plusieurs années.

La liste suivante groupe la totalité des espèces trouvées à ce jour dans la zone considérée, et sur lesquelles ont porté nos recherches (les noms des espèces dont la présence en Iran a été reconnue sont précédés du signe ●) :

- *Trissolcus basalis* WOHLSTON;
- T. djadetschko* RJACHOVSKIJ (?=*Asolcus nigribasalis* VOEGELÉ);
- T. eurydema* VASSILIEV (= *Asolcus simoni* auctt., nec MAYR);
- T. festiva* VIKTOROV;
- T. ghorjii* DELUCCHI & VOEGELÉ;
- *T. grandis* THOMSON (= *Asolcus semistriatus* auctt., nec NEES);
- T. histani* VOEGELÉ;
- T. pseudoturesis* RJACHOVSKIJ (?=*Asolcus bennisi* VOEGELÉ);
- T. reticulatus* DELUCCHI (= *Asolcus simoni* ssp. *reticulatus* DEL.);
- *T. rufiventris* MAYR;
- T. rungsi* VOEGELÉ;
- T. scutellaris* THOMSON;
- *T. semistriatus* NEES;
- T. simoni* MAYR;
- *T. tumidus* MAYR;
- *T. vassilievi* MAYR (= ? *Asolcus chtchepetilnicovae* MEIER);
- T. volgensis* VIKTOROV (= *Asolcus reticulatus* ssp. *volgensis* VIKT.);
- *Telenomus sokolovi* MAYR;
- Gryon monspeliensis* PICARD;
- Gryon* spp.

Trois autres espèces originaires, l'une de la Nouvelle-Calédonie, les deux autres du Japon ont pu être étudiées en même temps que les précédentes grâce à l'obligeance de M. COCHEREAU (O.R.S.T.O.M., Nouméa) et du Dr KIRITANI (Hakawa, Japon); il s'agit respectivement de :

- Trissolcus painei* FERRIÈRE;
- Trissolcus mitsukurii* ASHMEAD;
- Telenomus nakagawai* WATANABE.

Une certaine confusion subsiste dans la systématique du genre *Trissolcus* ASHMEAD 1893 (= *Asolcus* NAKAGAWA 1900 = *Microphannurus* KIEFFER 1926), ceci malgré l'importance des connaissances récemment acquises (MEIER, 1949; RJACHOVSKIJ, 1959; VIKTOROV, 1960, 1964, 1967; DELUCCHI, 1961, 1963; VOEGELÉ, 1962 a, b, 1964 a, b,

1965; KOSLOV, 1963). Certains auteurs ont mal interprété des espèces anciennes dont ils n'avaient pas consulté les types; en outre ils ont omis de comparer les espèces qu'ils considéraient comme nouvelles avec celles qui venaient d'être décrites dans des régions différentes.

A ces quelques négligences s'ajoute la grande difficulté de distinguer entre elles des espèces morphologiquement très semblables mais biologiquement séparées. Ainsi que l'écrit DELUCCHI (1961) : « *La discrimination spécifique des oophages des punaises des blés constitue un problème très complexe de taxonomie, dont les difficultés ont été augmentées dès les premiers travaux, par la tendance manifeste des auteurs à considérer comme simple ce qui, en réalité, ne l'était pas. Au cours de nos recherches sur la taxonomie des oophages appartenant au genre Asoleus (Microphanurus) nous avons pu constater, une fois de plus que la valeur des entités taxonomiques ne s'exprime qu'en fonction de leur biologie et de leur comportement.* »

Dans le groupe des *Trissolcus* dont les espèces sont caractérisées par une parthénogenèse arrhénotoque, il est possible de constituer et de maintenir pendant de nombreuses générations des lignées consanguines à partir d'une femelle non fécondée. Il suffit en effet de faire pondre par cette femelle des œufs non fécondés et de la conserver à basse température jusqu'au moment de l'émergence de ses premiers descendants mâles. La femelle est ensuite fécondée par l'un de ses fils et pond désormais des œufs d'où sortiront des mâles et des femelles. L'opération peut être renouvelée pendant plusieurs générations consécutives. Les souches ainsi établies à partir de lignées consanguines ont l'avantage de permettre une appréciation de la variabilité des caractères et leur valeur taxonomique.

2. Clef des principales espèces du genre *Trissolcus*

L'étude de l'importante collection de *Trissolcus* de l'Institut Pasteur de Paris nous a permis de comparer les espèces décrites d'U.R.S.S. avec celles du Moyen-Orient et du Maroc. Nous avons ainsi reconnu deux synonymies nouvelles et rassemblé, pour la première fois dans la clef suivante, 19 espèces du genre.

- | | |
|---|----|
| 1 — Sillons parapsidaux bien distincts; premier tergite de l'abdomen dépourvu de la paire de soies submarginales..... | 2 |
| — Sillons parapsidaux absents (parfois remplacés par la trace très courte de faux sillons qui sont seulement des déformations du réticulum cuticulaire); premier tergite abdominal toujours muni d'une paire de longues soies submarginales en plus des 3 paires externes | 13 |
| 2 — Métapleures pubescentes dans leur partie inférieure..... | 3 |
| — Métapleures entièrement glabres, front parfois bombé en avant de chaque côté de la base des antennes..... | 11 |

- 3 — Scutellum dépourvu de toute trace de réticulation, parfaitement lisse et brillant..... 4
- Scutellum finement ou profondément réticulé (prenant dans ce cas un aspect mat)..... 8
- 4 — Tête, vue de dessus, avec une expansion très marquée de la région postoculaire; fémurs en partie noirs chez la femelle, entièrement ocracés chez le mâle; antennes du mâle longues; mésoscutum finement strié entre les sillons parapsidaux..... *T. eurydemae* VASSILIEV
- Région postoculaire peu développée soit arrondie, soit effacée..... 5
- 5 — Mésoscutum portant sur sa ligne médiane une carène unique très nette, plus longue que les sillons parapsidaux; mâle à ailes longues; fémurs de couleur variable mais souvent rembrunis.. *T. simoni* MAYR
- Mésoscutum présentant, entre les sillons parapsidaux, une sculpture formée par un réticulum à mailles régulières avec souvent dans la zone médiane une série de stries longitudinales parallèles 6
- 6 — Région postoculaire arrondie; fémurs noirs, tibias ocracés..... *T. festivae* VIKTOROV
- Région postoculaire anguleuse (tempes effacées)..... 7
- 7 — Pattes entièrement ocracées à rougeâtres y compris les fémurs; mâle à ailes très longues..... *T. vassilievi* MAYR
- Fémurs en grande partie noirs; ailes du mâle de longueur normale *T. scutellaris* THOMSON
- 8 — Fémurs en grande partie noirs; ailes du mâle de longueur normale 9
- Pattes entièrement ocracées à rougeâtres; cocon sécrété par la larve du dernier stade orné de bandes pigmentées discontinues..... 10
- 9 — Réticulation du scutellum bien plus faiblement marquée que celle du scutum; cocon sécrété par la larve du dernier stade, de couleur noire en élevage à 28 °C..... *T. reticulatus* DELUCCHI
- Réticulation du scutellum aussi forte que celle du scutum; cocon sécrété par la larve du dernier stade, pâle à 28 °C..... *T. volgensis* VIKTOROV
- 10 — Sillons parapsidaux courts, leur longueur étant égale à la moitié de la distance qui les sépare à la base; ailes du mâle de longueur normale; réticulation du mésoscutum à mailles plus ou moins allongées, lui donnant un aspect légèrement strié..... *T. histani* VOEGELÉ
- Sillons parapsidaux très longs, aussi longs que la distance qui les sépare à la base; mâles à ailes longues, réticulation du mésoscutum à mailles régulièrement hexagonales sans trace de stries longitudinales..... *T. ghorfi* DELUCCHI & VOEGELÉ
- 11 — Vertex de la tête pourvu d'une carène transversale complète qui relie les deux carènes postorbitales. Pattes ocracées dans les deux sexes..... *T. cultratus* MAYR
- Vertex de la tête sans carène transversale continue; fémurs brun foncé dans les deux sexes 12

- 12 — Carènes postorbitales prolongées en arrière des ocelles postérieures mais interrompues au milieu du vertex; tête renflée en avant entre la base des antennes et les yeux; scutellum lisse et brillant; massue antennaire de la femelle de même couleur que le reste de l'antenne; cocon sécrété par la larve entièrement pâle à 28 °C et dépourvu de bande..... *T. tumidus* MAYR
- Vertex avec seulement une carène vestigiale très courte derrière chaque ocelle postérieur; scutellum réticulé granuleux et mat; massue antennaire de la femelle noire, le reste de l'antenne entièrement ocracé; cocon pâle avec une large bande pigmentée.
..... *T. mitsukurii* ASHMEAD
- 13 — Pattes pâles avec les fémurs toujours ocracés..... 14
- Pattes avec au moins les fémurs de couleur noire..... 19
- 14 — Radicula du scape antennaire de même couleur que le reste de l'article; antennes du mâle entièrement ocracées; abdomen de la femelle de couleur variant du noir au rouge-brun; mésoscutum réticulé en son milieu tandis que latéralement cette réticulation s'étire longitudinalement et donne vaguement l'aspect de faux sillons; scutellum brillant très faiblement réticulé....
..... *T. rufiventris* MAYR
- Radicula du scape noire, le reste du scape étant entièrement ocracé ou rembruni sur sa partie apicale; abdomen toujours noir même chez la femelle..... 15
- 15 — Mésoscutum réticulé dans sa partie médiane postérieure, avec latéralement une paire d'impressions plus ou moins bien marquées (faux sillons)..... 16
- Réticulation du mésoscutum fortement impressionnée avec des rugosités longitudinales qui lui donnent un aspect strié dans sa région médiane postérieure; aucune trace de faux sillons latéraux 17
- 16 — Antennes du mâle ocracées jusqu'à l'apex; région postoculaire bien marquée, arrondie; cocon sécrété par la larve du dernier stade dépourvu de bande à 28 °C..... *T. djadetschko* RJACH. 1959
(? = *nigribasalis* VOEG. 1962)
- Antennes du mâle avec les 5 derniers articles sombres; région postoculaire anguleuse, tempes complètement effacées; cocon pourvu de 2 bandes sombres à 28 °C..... *T. rungsi* VOEGELÉ
- 17 — Scutellum non impressionné, avec seulement une fine réticulation superficielle; antennes du mâle avec les articles du flagelle brun foncé; cocon sécrété par la larve du dernier stade pourvu d'une bande pigmentée..... *T. pseudoturesis* RJACH. 1959
(? = *bennisi* VOEG. 1964)
- Scutellum rugueux comme le mésoscutum, plus ou moins nettement pourvu d'épaississements longitudinaux..... 18
- 18 — Articles I et II du flagelle antennaire de la femelle longs et étroits (3 fois plus longs que leur diamètre); article apical de la massue presque aussi volumineux que le précédent; cocon dépourvu de bande..... *T. basalis* WOLLASTON
- Articles I et II du flagelle de la femelle plus trapus (à peine 2 fois plus longs que leur diamètre); article apical de la massue bien moins volumineux que le précédent; cocon avec une large bande *T. painei* FERRIÈRE

- 19 — Tibias III ocracés; ailes à nervures pâles; deuxième article du flagelle 1,5 fois plus long que le premier chez le mâle; cocon sécrété par la larve du dernier stade avec au plus une étroite bande pigmentée..... *T. semistriatus* NEES
- Tibias III noirs ou avec au moins des zones complètement noires; antennes plus épaisses, deuxième article du flagelle à peine plus long que le premier chez le mâle; cocon toujours pourvu d'une large bande pigmentée..... *T. grandis* THOMSON

3. Reconnaissance des principaux parasites à partir des œufs éclos

A l'exception de quelques cas favorables, il ne peut être question d'identifier spécifiquement un parasite d'œufs de punaises par la simple considération de l'œuf dont il est éclos; cependant, la forme du trou de sortie, l'aspect des résidus contenus dans l'œuf ainsi que la pigmentation du cocon fournissent souvent une indication suffisante pour la reconnaissance du genre auquel appartient l'oophage et permettent parfois de déceler son rôle d'hyperparasite.

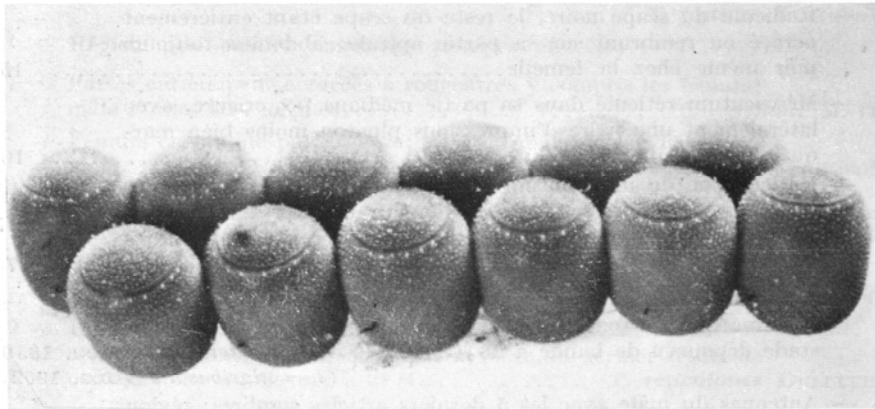


FIG. 6, œufs d'*Aelia melanota* FIEB. parasités par *Ooencyrtus pilyocampe* FERRIÈRE. Remarquer le pédoncule de l'œuf parasite visible à l'extérieur de certains œufs-hôtes.

La clef suivante est utilisable pour les œufs de *Scutelleridae* que l'on reconnaît à leur forme presque sphérique et à l'absence de sillon près du cercle micropylaire (les œufs de *Pentatomidae* sont au contraire en forme de tonnelets ou cylindriques avec un sillon circulaire qui délimite un véritable opercule).

- 1 — Exuvie nymphale plus ou moins pigmentée, bien visible à l'intérieur de l'œuf; absence de cocon doublant la face interne du chorion; surface de l'œuf parsemée de très petits débris de chorion grossièrement circulaires et à bord déchiqueté..... 2
- Cocon présent contre la face interne du chorion; exuvie nymphale invisible; débris de découpage du chorion beaucoup plus

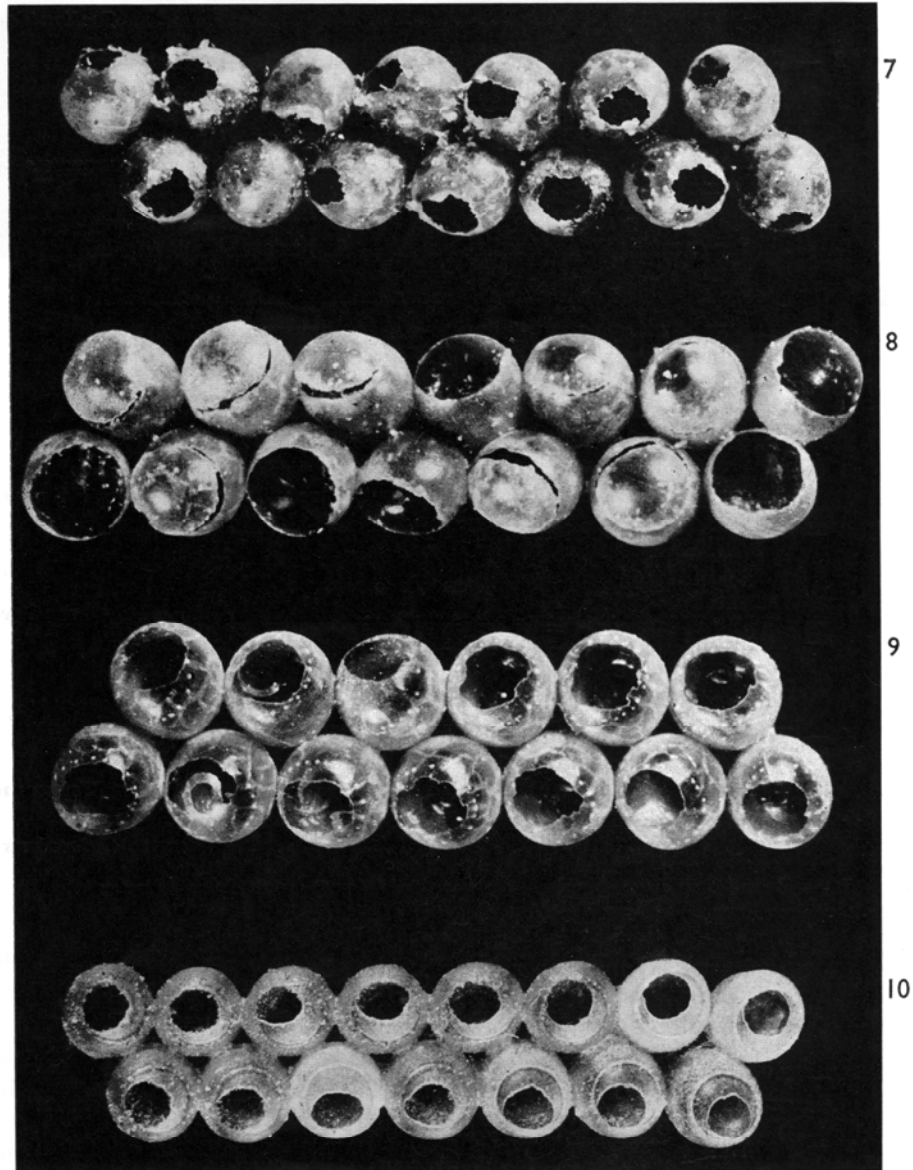


FIG. 7-10, aspect des œufs de Pentatomides après la sortie d'Hyménoptères parasites appartenant à 4 genres différents.

7, *Ooencyrtus telenomicida* VASSILIEV ex *Eurygaster integriceps*;

8, *Gryon* sp. ex *E. integriceps*;

9, *Trissolcus vassilievi* MAYR ex *E. integriceps*;

10, *Telenomus nakagawai* WATANABE ex *Pentatomidae*.

- gros ayant la forme de fragments d'anneaux à bords parallèles et courbes *Scelionidae* 3
- 2 — Excréments du parasite formés de fragments indépendants en forme de fuseau éparpillés sur presque toute la surface interne de l'œuf de l'hôte; pédoncule de l'œuf du parasite visible à l'extérieur de l'œuf-hôte (fig. 6-7); exuvie nymphale noire.....
..... *Encyrtidae* : *Ooencyrtus* spp.
- Si l'œuf présente une membrane interne (cocon) l'*Ooencyrtus* a joué le rôle d'hyperparasite aux dépens d'un *Scelionidae* parvenu déjà à la fin du dernier stade larvaire ou au stade nymphal.
 - Si l'œuf ne présente pas de membrane interne, l'*Ooencyrtus* a pu être soit parasite primaire soit hyperparasite ou seulement concurrent d'un *Scelionidae* n'ayant pas encore achevé son développement larvaire.
- Excréments du parasite formés de fragments en forme de fuseau soudés entre eux en une masse compacte, bosselée et localisée contre le chorion; œuf hôte sans pédoncule visible à sa surface; exuvie de couleur ocracée... *Torymidae* : *Oopristus safavii* STEFFAN
- 3 — Ouverture de grand diamètre, dépassant largement le cercle des pores micropylaires, à bord régulièrement circulaire très peu déchiqueté; la calotte n'est pas toujours détachée de l'œuf (fig. 8)..... genre *Gryon*
- Ouverture ne s'étendant pas au-delà du cercle micropylaire, à bords plus ou moins dentelés avec quelques étroits fragments d'anneaux incomplètement détachés du reste de l'œuf..... 4
- 4 — Trou de sortie étroit assez irrégulier, souvent excentré par rapport au cercle micropylaire ou même parfois complètement situé en dehors de celui-ci (fig. 10)..... genre *Telenomus*
- Trou de sortie plus large, moins déchiqueté, à peu près concentrique du cercle micropylaire (fig. 9)..... genre *Trissolcus* 5
- 5 — Cocon noir ou presque entièrement pigmenté (avec de nombreux anneaux sombres plus ou moins confluent).
- Cet aspect est celui donné par toutes les espèces de *Trissolcus* lorsque la température est faible (20 °C).
 - Ce même aspect se retrouve encore à température plus forte (28 °C) pour les espèces suivantes : *T. rufiventris*, *T. reticulatus*, *T. vassilievi*, *T. ghorfi*, *T. simoni*.
- Cocon entièrement pâle ou avec un nombre limité d'anneaux sombres..... 6
- 6 — Cocon entièrement pâle.
- Cet aspect est celui de la plupart des espèces au-delà de la température de 32 °C.
 - Ce même aspect existe déjà à 28-30 °C pour les espèces suivantes : *T. tumidus*, *T. volgensis*, *T. djadetchko*, *T. basalis*.
- Cocon portant une ou plusieurs bandes bien distinctes.
- Un seul anneau pigmenté, étroit : *T. semistriatus*.
 - Un seul anneau large : *T. grandis*, *T. pseudoturesis*, *T. mitsukurii*, *T. painei*. (fig. 11).
 - Deux anneaux : *T. rungsi*. (fig. 12).

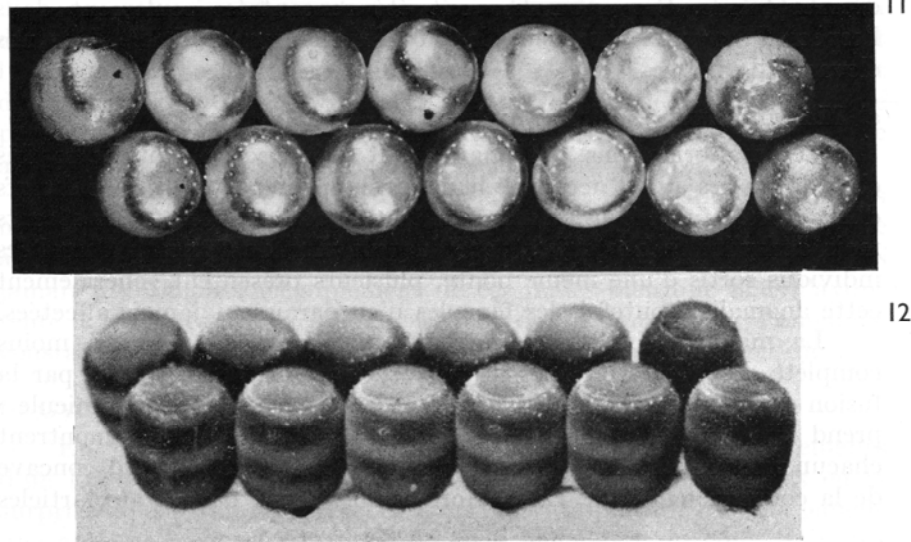


FIG. 11-12, aspect à 28 °C du cocon sécrété par 2 espèces de *Trissolcus*; le cocon est visible à travers le chorion de l'œuf-hôte.

11, cocon de *Trissolcus mitsukurii* ASHM. dans l'œuf d'*Eurygaster integriceps* PUT.; on remarque la présence d'un anneau pigmenté au niveau des pores micropylaires; la tache noire visible sur certains œufs correspond au cadavre d'une larve surnuméraire de la même espèce qui s'est trouvée tuée au premier stade et qui se retrouve enkystée dans le cocon.

12, cocon de *Trissolcus rungsi* VOEG. dans l'œuf d'*Aelia melanota* FIEB.; on distingue deux anneaux pigmentés, l'anneau supérieur étant toujours plus large que l'anneau médian; à la base de l'œuf, le cocon présente une calotte sombre.

La reconnaissance des parasites issus d'œufs de *Pentatomidae* est plus délicate en raison des ornements du chorion qui nuisent à sa transparence.

On distingue néanmoins sans difficulté les œufs parasités par *Ooencyrtus*. Dans les œufs parasités par *Gryon*, le trou de sortie coïncide exactement avec l'opercule. Dans les œufs parasités par *Telenomus*, le trou de sortie est étroit et présente souvent la forme de la lettre D (fig. 10).

4. Anomalies morphologiques chez les *Trissolcus*

Parmi les centaines de millions de *Trissolcus* produits au cours des huit dernières années, plusieurs dizaines de milliers de spécimens ont été examinés à l'éclosion. C'est ainsi que nous avons pu mettre en évidence l'existence de quelques cas tératologiques caractérisés par une malformation antennaire et un cas remarquable de gynan-

dromorphisme. Ces anomalies ont été rencontrées seulement dans l'espèce *T. grandis* THOMSON, la plus fréquemment utilisée dans nos élevages de masse.

a) MALFORMATIONS ANTENNAIRES.

Les malformations antennaires ont été observées plusieurs fois chez des mâles ayant accompli leur développement aux dépens d'œufs d'*Eurygaster integriceps* en mauvais état de conservation (œufs récents mais déshydratés ou œufs stockés depuis plus de 8 mois). Parmi les individus sortis d'une même ponte, plusieurs présentent généralement cette anomalie; toutefois les femelles n'en paraissent jamais affectées.

La malformation est caractérisée par la fusion plus ou moins complète des 2 ou 3 articles de la base du funicule et parfois par la fusion de ceux-ci avec le pédicelle; l'ensemble « pédicelle + funicule » prend une courbure de 180°; en outre les articles soudés montrent chacun une protubérance du côté interne, c'est-à-dire au bord concave de la courbure (fig. 13). La malformation s'étend parfois aux articles

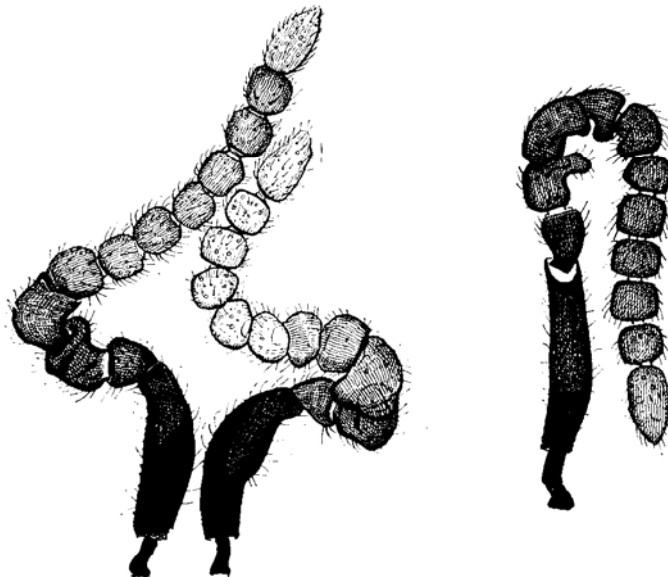


FIG. 13, malformations antennaires chez *Trissolcus grandis* THOMS.; on notera la faible pigmentation apicale des antennes malformées.

apicaux du funicule qui présentent également une protubérance interne; celle-ci est d'autant plus marquée que la longueur de l'article qui la porte est plus fortement réduite par rapport à la longueur du même article dans une antenne normale.

Le raccourcissement et l'élargissement des articles déformés font penser que la déformation pourrait bien être le simple résultat

d'une compression des antennes dans leur étui nymphal; à la fin de la nymphose, un durcissement prématuré de cette gaine bloquerait l'allongement des articles mais, lors de la dernière mue, sous l'effet de la pression interne de l'insecte qui se dégage de l'exuvie, la gaine pourrait éclater au niveau des segments les plus comprimés, c'est-à-dire au niveau des articles qui normalement sont les plus longs.

Une conséquence de cette anomalie est l'impossibilité, pour les mâles qui en sont affectés, de faire vibrer leurs antennes. Cette ankylose perturbe gravement leur comportement sexuel. Nous n'avons jamais pu obtenir l'accouplement de ces mâles bien que nous l'ayons tenté à maintes reprises dans le but de reconnaître si l'anomalie constatée était liée à une prédisposition de caractère héréditaire.

b) GYNANDROMORPHISME.

En pratiquant la séparation des spécimens mâles et femelles d'un lot de *Trissolcus grandis* qui venait d'éclore, nous avons eu la surprise de constater la présence d'un individu portant du côté gauche une antenne à massue typique du sexe femelle et du côté droit une antenne à long flagelle, dépourvue de massue, caractéristique du sexe mâle. La détection de ce gynandromorphe dès son éclosion a permis l'étude de son comportement par les expériences suivantes :

1. Mis en présence d'œufs d'*Eurygaster* pendant 24 heures aucune tentative de ponte n'a été constatée et après incubation des œufs aucun ne s'est révélé parasité.

2. Mis en présence d'un mâle A de la même espèce, il n'a subi aucun assaut de ce dernier qui semblait donc l'identifier comme mâle (trois femelles vierges présentées ensuite au même mâle A ont été fécondées successivement en quelques minutes).

3. Mis en présence d'une femelle vierge B de la même espèce, aucune tentative d'accouplement ne s'est produite, le gynandromorphe ne paraissant pas s'intéresser à la femelle B.

Le gynandromorphe est mort prématurément à l'âge de 5 jours sans avoir manifesté d'activité sexuelle et sans laisser de descendance.

La dissection a révélé que le gynandromorphisme de cet individu portait essentiellement sur les caractères sexuels secondaires (antennes) tandis que son anatomie interne le classait indiscutablement du sexe femelle (présence de la spermathèque et de la tarière).

La neutralité du comportement sexuel constaté chez ce gynandromorphe montre cependant que l'individu n'était pas physiologiquement femelle contrairement à ce que pouvait faire croire son anatomie.

CHAPITRE 4

BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES *TRISSOLCUS* EN IRAN

A. DÉVELOPPEMENT DES *TRISSOLCUS*

1. L'œuf

Les œufs de *Scelionidae* et en particulier ceux des différentes espèces du genre *Trissolcus* sont très semblables. L'œuf fraîchement pondue de *Trissolcus vassilievi* est de couleur blanche, il est constitué d'une partie principale ovoïde ($0,20 \times 0,12$ mm) et d'un pédoncule arqué de 0,20 mm de long. Les dimensions relatives des différentes parties de l'œuf varient non seulement d'une espèce à l'autre, mais aussi à l'intérieur d'une même espèce.

Le développement embryonnaire est très rapide : chez *Trissolcus grandis* après 16 à 18 heures à la température de 25 °C, on distingue déjà la larve à l'intérieur de l'œuf qui a pris une forme sphérique; vers la 20^e heure l'éclosion se produit. A la même température l'œuf de *T. semistriatus* éclot vers la 22^e heure, celui de *T. vassilievi* entre la 25^e et la 30^e heure.

Les différentes phases du développement embryonnaire ont été décrites par SCHELL 1943 pour *Gryon ajax* GIRAULT.

2. Développement postembryonnaire

a) NOMBRE DE STADES LARVAIRES.

En raison des difficultés de dissection liées à la petite taille du matériel perdu dans la masse importante de vitellus de l'œuf-hôte et à la finesse des téguments larvaires, le développement des *Scelionidae* et surtout ceux de la sous-famille des *Telenominae* est encore assez mal connu malgré le nombre des travaux qui leur ont été consacrés.

Les auteurs ne s'accordent pas sur le nombre de stades larvaires.

BALDUF (1926) a le premier affirmé l'existence de 3 stades chez *Trissolcus cosmopeplae* GAHAN, parasite des œufs de *Cosmopepla bimaculata* THOMAS.

De nombreux auteurs ont après lui retenu également le nombre de 3 stades larvaires : MARTIN (1927) chez *Triphodytes gerriphagus* MARCHAL, parasite de l'œuf d'une punaise aquatique du genre *Gerris* (*Het. Gerridae*); KAMAL (1937) chez *Trissolcus basalis* WOLLASTON

parasite de *Nezara viridula* L. (*Het. Pentatomidae*); DOBROVOLSKY (1940) chez *Trissolcus semistriatus* NEES parasite d'*Eurygaster integriceps* PUT. (*Het. Scutelleridae*); SCHELL (1943) chez *Gryon ajar* GIRAULT parasite d'*Anasa tristis* DEGEER (*Het. Coreidae*); BOLDARUEV (1956) et KOLOMIETZ & KOVALENOK (1958) pour *Telenomus gracilis* MAYR parasite de *Dendrolimus* TSHETV. (*Lep. Lasiocampidae*); NARAYANAN & al. (1958) chez *Telenomus euproctiscidis* MANI, Scelionide parasite d'*Euproctis lunata* WALKER (*Lep. Lymantriidae*); SUBBA RAO & al. (1961) chez *Allophanurus indicus* SUBBA RAO & al. parasite de *Bagrada cruciferarum* KIRKALDY (*Het. Pentatomidae*); VOEGELÉ (1964), chez les diverses espèces de *Trissolcus* qu'il a étudiées, conclut de même à l'existence de 3 stades larvaires. Par contre, tout récemment, KOTCHETOVA (1966) mentionne 4 stades larvaires chez *T. semistriatus* NEES et envisage la possibilité d'un 5^e stade comme cela a été décrit par ZAKHIVATKINE (1954) chez *Scelio vulgaris umnovi* OGL. (*Scelionidae*) parasite d'Acridiens.

Ces observations sont en contradiction avec celles de PICKFORD (1964) qui considère seulement deux stades larvaires chez un autre *Scelio* : *S. calopteni* RILEY.

Nous avons pu vérifier l'existence de deux stades larvaires seulement chez *Scelio zolotarevskyi* FERRIÈRE élevé sur œuf de *Locusta migratoria* L. et chez les espèces de *Trissolcus* étudiées ici. Les auteurs qui affirment l'existence d'un nombre de stades larvaires supérieur à deux chez les espèces du genre *Scelio* et du genre *Trissolcus* ont, semble-t-il, considéré les divers aspects pris par la larve depuis l'éclosion jusqu'à la nymphose plutôt que les mues successives de celle-ci ou les exuvies abandonnées.

Nous avons déjà décrit (REMAUDIÈRE, SAFAVI & ZOMORRODI, 1963) les changements de forme considérables qui se produisent entre le début et la fin du 1^{er} stade larvaire durant lequel le volume de la larve se trouve multiplié par un facteur voisin de 25 (fig. 14).

Ces modifications de forme entraînent des modifications du comportement : très mobile durant les 4 ou 5 heures qui suivent son éclosion, la larve du premier stade perd ensuite progressivement la faculté de se déplacer dans l'œuf-hôte par les mouvements relatifs du céphalothorax et de l'abdomen et, dès la 10^e heure, elle est pratiquement ankylosée du fait de sa distension abdominale. Cette perte de mobilité permet de comprendre les modalités de la compétition entre larves présentes dans un même œuf hôte (cf. p. 471).

b) LA MEMBRANE PÉRINYPHALE.

La plupart des auteurs ont noté à la fin du développement larvaire l'apparition d'une membrane plus ou moins pigmentée, appliquée contre le chorion de l'œuf-hôte, à l'intérieur de laquelle le parasite accomplit sa nymphose.

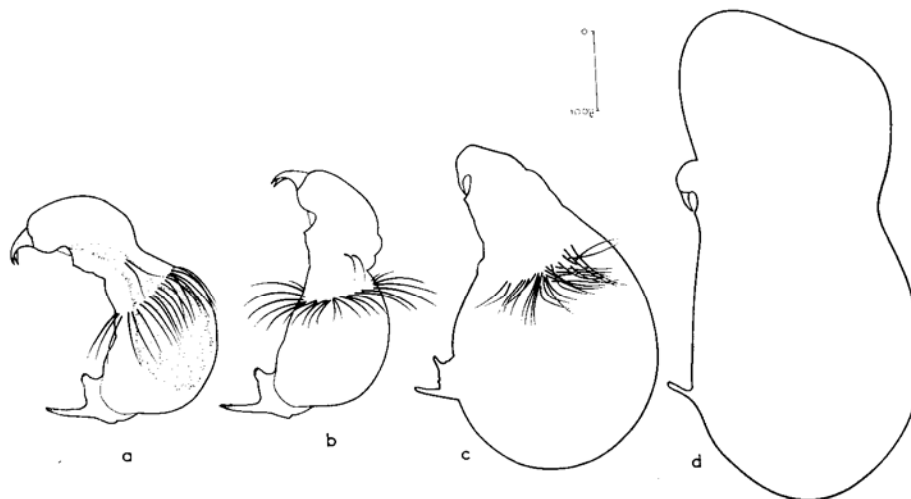


FIG. 14, évolution de la larve du premier stade de *Trissolcus tumidus* MAYR. — a, b, larve récemment éclos en position de repos (a) puis en extension (b) (remarquer dans la position b, l'érection des soies abdominales); c, d, phases ultérieures de la croissance de la larve du premier stade.

Certains, comme BALDUF (1926) et DA COSTA LIMA (1928), considèrent que cette membrane est la membrane vitelline de l'œuf-hôte tandis que d'autres, SCHELL (1943), NARAYANAN & *al.* (1959), l'assimilent à un cocon produit par la larve avant la nymphose.

Par l'étude de l'enkystement des cadavres des larves surnuméraires (fig. 11, p. 419), nous avons démontré que la membrane périnymphale est un véritable cocon sécrété par la larve du deuxième stade (REMAUDIÈRE & SAFAVI, 1963).

Vis-à-vis de la nymphe la membrane exerce un rôle protecteur essentiel; la nymphe de *Trissolcus* est en effet pourvue d'une cuticule très fine et très sensible à la déshydratation. Les Encyrtides parasites d'œufs de *Pentatomoidea* (*Ooencyrtus* spp.) ne forment pas de membrane à l'intérieur de l'œuf hôte mais dans ce cas la résistance de la nymphe à la déshydratation est liée à la structure de la gaine sclérifiée et pigmentée dont est revêtue sa cuticule. La gaine nymphale des Encyrtides résulte, ainsi que l'a montré FLANDERS (1938), de l'émission d'une sécrétion de la glande labiale et iliaque qui se solidifie autour du corps de la nymphe.

Il apparaît ainsi que la protection de la nymphe dans le cas des *Trissolcus*, et dans celui des *Ooencyrtus* a une origine comparable; seules diffèrent les modalités de dépôt et de solidification de la sécrétion.

Nous avons pu confirmer le rôle protecteur de la membrane : dans les cas très rares où deux individus de *Trissolcus* sont présents

dans un même œuf, si l'un sort tandis que le deuxième est encore au stade nymphal, ce dernier meurt rapidement. Inversement, chez *Ooencyrtus telenomicida*, il arrive fréquemment que 2 ou 3 parasites évoluent dans le même œuf; la sortie du premier n'entrave pas le développement des autres, même s'ils sont encore au stade nymphal.

c) VARIABILITÉ DE LA PIGMENTATION DU COCON EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'ESPÈCE.

ALEXANDROV (1947) remarque une différence de couleur entre les œufs d'*Eurygaster integriceps* PUT. parasités évoluant au laboratoire à 28-30 °C et 70 à 75 % IIR. et ceux évoluant dans la nature à 20-22 °C : les premiers sont pâles, plus ou moins transparents tandis que les seconds sont souvent noirs. Constatant qu'à basse température, le chorion de l'œuf-hôte est doublé d'une membrane noire, certains auteurs ont faussement interprété la couleur claire des œufs parasités à température plus élevée; ainsi JAVAHERI écrit (1967) : « *When the parasites were bred at 28 or 30 °C, in several cases the black membrane did not appear even during the pupal period.* »

En réalité la membrane apparaît dans *tous les cas* mais aux conditions de température indiquées, elle n'est pas pigmentée. Il faut ajouter en outre que, noire ou pâle, la membrane n'apparaît jamais durant le stade nymphal puisque les excréments rejetés par la larve avant la nymphose se trouvent toujours entre la membrane et la nymphe. Si la membrane était produite pendant le stade nymphal, les excréments larvaires seraient placés entre la membrane et le chorion !

Pour une espèce parasite donnée, la pigmentation du cocon varie en fonction de la température. Chez toutes les espèces de *Trissolcus*, de *Gryon* et de *Telenomus* que nous avons étudiées, le cocon devient noir si la température d'élevage est de l'ordre de 20 °C. A la température de 28 °C, ainsi que l'a montré VOEGELÉ (1962 a), le cocon peut être complètement pâle ou pourvu d'anneaux pigmentés dont le nombre, la position et la largeur sont invariables dans une espèce donnée (fig. 11, 12).

La pigmentation du cocon est indépendante de l'espèce-hôte dans l'œuf de laquelle le parasite évolue.

Nous n'avons pu élucider le mécanisme de la formation des anneaux pigmentés ni les causes des différences spécifiques constatées.

Chez *Trissolcus grandis*, *T. mitsukurii*, *T. pseudoturesis* (= *ben-nisi*) et *T. painei*, le cocon est orné d'un large anneau pigmenté qui, dans les cas normaux, est toujours situé exactement au niveau du cercle des pores micropylaires de l'œuf-hôte. On pouvait donc se demander si l'orientation des zones sombres n'était pas directement induite par l'orientation de l'œuf-hôte et si la mélanisation n'était

pas le résultat d'une oxydation préférentielle de la région voisine des pores micropylaires.

Cette hypothèse ne peut être retenue car on rencontre parfois chez ces mêmes espèces des cas aberrants où l'anneau pigmenté est situé au pôle opposé de l'œuf-hôte. Dans ces cas, on remarque en outre que la nymphe de l'Hyménoptère au lieu d'être orientée normalement (c'est-à-dire avec la tête située du côté supérieur de l'œuf) se trouve en position inversée. Cette observation prouve que la position des bandes sur le cocon est indépendante de l'œuf-hôte et liée à l'orientation du parasite qui l'a sécrété.

Le développement de nombreux anneaux parallèles assez peu distincts (car ils sont plus ou moins confluent) chez des espèces telles que *Trissolcus vassilievi* ou *T. reticulatus*, fait présumer une influence de la segmentation de la larve du dernier stade sur la mélanisation annulaire du cocon. Une difficulté subsiste du fait que :

1° Lorsque la larve sécrète le cocon, elle est mobile et occupe tout le volume de son hôte; cette mobilité est incompatible avec l'apparition de bandes régulières;

2° Quelques heures plus tard, après le rejet des excréments (à l'intérieur du cocon déjà formé) la larve devient immobile mais elle n'occupe plus tout le volume de l'œuf et n'est donc plus en contact avec le cocon. C'est pourtant le moment où la pigmentation s'accroît. Nous ne sommes pas en mesure d'expliquer la façon par laquelle les segments thoraciques et abdominaux de la larve seraient susceptibles d'induire à distance la mélanisation des anneaux du cocon.

3. Potentiel de multiplication des *Trissolcus*

Comme nous le montrerons dans le chapitre suivant, l'efficacité des parasites des œufs de punaises est liée non seulement à leur fécondité mais plus encore à la rapidité de leur développement; l'espèce qui sera capable de développer une génération de plus que les autres exercera une action beaucoup plus sensible sur la population de punaises que celle qui aurait une plus grande fécondité mais dont le développement serait plus lent. Avant de traiter de la fécondité des espèces de *Trissolcus* nous récapitulerons brièvement les résultats acquis sur la durée de leur développement.

a) DURÉE DE DÉVELOPPEMENT DES *Trissolcus*.

Il est intéressant de noter que les espèces dont l'évolution est la plus rapide sont celles qui sont dépourvues de sillons parapsidaux; de plus parmi ces dernières, les espèces à fémurs noirs (*grandis* et *semistriatus*) ont un développement plus rapide que celles à pattes entièrement ocracées (*rufiventris* et espèces du groupe *basalis*).

Étant donné que les femelles sont aptes à pondre dès leur émergence, ou très peu de temps après, la période passée à l'intérieur de l'œuf-hôte (c'est-à-dire depuis l'œuf jusqu'à l'imago) représente pratiquement le temps d'évolution d'une génération.

Chez *T. grandis*, la durée du cycle évolutif passe de 30 jours à 18 °C à 15 jours à 22,5 °C et tombe à 11 jours à 25 °C et à 9 jours à 28 °C. Chez *T. semistriatus*, elle est de 32 jours à 18 °C, elle s'abaisse à 14 à 16 jours à 25 °C et est encore de 12 à 13 jours à 27 °C. Chez *T. vassilievi* il faut compter une moyenne de 40 jours de l'œuf à l'imago à 18 °C, 20 jours à 22,5 °C et 13 jours à 27 °C. *T. reticulatus* et *T. simoni* ont à peu près la même lenteur d'évolution que *T. vassilievi*. Les espèces du genre *Gryon* ont un cycle beaucoup plus long que tous les *Trissolcus* que nous avons étudiés : à 22,5 °C la durée moyenne du cycle est de l'ordre de 28 jours; elle est encore de près de 20 jours à 27 °C et de 14 à 15 jours à 30 °C.

Pour l'ensemble des espèces considérées la température optimale de développement se situe autour de 25 °C.

La durée d'évolution des femelles est un peu plus longue que celle des mâles (protandrie), cependant la différence que l'on constate dans les moyennes est faible.

Le temps moyen d'évolution de l'œuf à l'imago pour 188 mâles et 443 femelles de *T. grandis* a été respectivement de 10,4 et de 11 jours (à 25 °C). Celui de 103 mâles et 595 femelles de *T. reticulatus* a été de 14,1 jours pour les mâles et de 14,6 jours pour les femelles (à 25 °C également). La constance des valeurs moyennes obtenues à une même température est attestée par une autre estimation faite sur 49 mâles et 342 femelles de *T. reticulatus*, et dont les résultats furent 13,9 jours et 14,7 jours pour les mâles et pour les femelles.

Dans la pratique courante des élevages, la protandrie est beaucoup plus évidente que celle qui apparaît dans les chiffres ci-dessus. Cette apparente discordance s'explique par le fait qu'en raison du taux sexuel généralement bas des *Trissolcus* (10 à 25 % de mâles); c'est seulement le premier jour d'éclosion que les mâles sont relativement prédominants par rapport aux femelles; dès le second jour, les femelles éclosent en bien plus grand nombre que les mâles; néanmoins les mâles continuent d'apparaître le troisième et parfois le quatrième jour d'éclosion.

b) FÉCONDITÉ DES *Trissolcus*.

b 1) Difficultés de l'analyse de la fécondité des *Trissolcus*.

La première difficulté rencontrée dans cette étude résulte des énormes variations individuelles que l'on constate dans la fécondité d'individus de même espèce, même s'ils ont été élevés dans des conditions identiques pendant un grand nombre de générations.

Il s'est avéré impossible de mettre en évidence des écarts significatifs dans la fécondité moyenne de lots de différentes espèces comprenant chacun 10 femelles élevées individuellement. De même la comparaison de la fécondité de lots d'une même espèce élevés dans des conditions différentes de température n'a pas révélé de différences significatives. La comparaison de la fécondité entre les générations successives d'une même lignée était en outre perturbée par le fait que l'état des œufs-hôtes dont nous disposions aux différentes époques de l'année n'était pas rigoureusement identique : il s'agissait soit d'œufs vivants pondus depuis moins de 48 heures, soit d'œufs morts après plus d'un mois de conservation à basse température.

Enfin dans un lot de 10 femelles il n'est pas rare qu'une ou deux d'entre elles ne pondent pas, bien que leur longévité soit normale. Si l'on conserve ces individus, on accroît considérablement la variance du lot; si on les écarte des calculs statistiques, cette élimination est arbitraire.

Divers auteurs ont mentionné des différences de fécondité entre les espèces de *Trissolcus* qu'ils étudiaient en se basant sur les résultats obtenus sur des nombres très faibles d'individus. L'expérience acquise par l'étude de la fécondité individuelle de plus de 1 000 femelles nous conduit à considérer avec prudence les valeurs de fécondité présentées dans la littérature.

b 2) *Discussion de quelques résultats.*

Le tableau 1 concerne les élevages conduits à 25 °C avec 70 % d'humidité relative et porte sur les lots suivants :

1° Un lot de femelles fécondées et un lot de femelles vierges d'une souche de *Trissolcus grandis* entretenue en élevage depuis plus de 15 générations.

2° Un lot de femelles de la même espèce récoltées en cours d'hivernation dans les conditions naturelles. Ce lot comportait 10 femelles : quatre d'entre elles ont donné des mâles et des femelles dans leur descendance, elles étaient donc fécondées; trois d'entre elles n'ont donné que des mâles et sont présumées non fécondées; les trois dernières, malgré une survie assez satisfaisante (8,5 jours au lieu de 11,5 jours et 12,7 jours chez les précédentes), n'ont donné aucune descendance.

3° Un lot de femelles fécondées et un lot de femelles non fécondées de *Trissolcus reticulatus* appartenant à la première génération de lignée consanguine (descendants d'une femelle accouplée à l'un de ses fils).

4° Un lot semblable appartenant à la 10^e génération de lignée consanguine (à *chaque* génération la lignée était reprise à partir d'une femelle accouplée à l'un de ses fils).

TABLEAU I
Fécondité et longévité de 4 souches différentes
de *Trissolcus grandis* et *reticulatus* (NF : femelles non fécondées)

	<i>T. GRANDIS</i>			<i>T. RETICULATUS</i>		
	d'élevage (souche GAZ.)	hivernantes		F 1	F 10	
	9 × (1 ♀ + 1 ♂)	5 × (1 ♀ NF)	5 × (1 ♀ fécondée)	10 × (1 ♀ + 1 ♂)	8 × (1 ♀ + 1 ♂)	5 × (1 ♀ NF)
Nombre de couples ou de ♀.....	67,1	69,4	89,6	69,8	48,8	42,2
Fécondité moyenne par femelle....	51-83	46-95	68-129	50-98	27-69	35-49
Fécondités extrêmes						
Age femelle en début expérience....	1	0	—	2	2	2
Longévité femelle	10,5	14,7	+11,5	12,9	14,6	11,8
Longévité mâle	8,5	—	—	6,8	7,2	—
Nombre d'œufs pondus le 1 ^{er} jour :						
moyenne	40,4	29,4	28,2	14,9	13,2	40,8
extrêmes	(28-57)	(16-62)	(17-37)	(11-17)	(11-16)	(4-15)
Pourcentage d'œufs pondus :						
le 1 ^{er} jour	60,2	42,4	31,5	21,4	27,1	25,6
le 2 ^e jour	28,2	25,6	18,6	4,3	7,6	17,0
le 3 ^e jour	4,9	13,8	30,9	16,3	18,2	18,9
le 4 ^e jour	4,0	8,9	14,3	38,6	33,0	32,7
et après le 4 ^e jour.....	2,7	9,2	4,3	19,5	14,1	5,7
TOTAL	100,0	99,9	100,0	100,1	100,0	99,9
Survie ♀ après la dernière ponte	5,2	7,8	7,0	3,6	5,4	4,6
Taux sexuel (♂ %).....	29,7 %	100 %	12,3 %	14,8 %	12,5 %	100 %

Le tableau 1 fait apparaître un fait déjà signalé par ZOMORRODI (1959) : les femelles qui ont hiverné ont une fécondité moyenne très élevée, les maximums atteints sont de l'ordre de 130 à 140 œufs pour une femelle alors qu'ils n'atteignent pas 100 dans chacun des autres lots.

La consanguinité se traduit par un abaissement de la fécondité globale, les fécondités maximales passent de près de 100 en F 1 à moins de 70 pour les femelles fécondées et à moins de 50 pour les non fécondées en F 10.

La longévité est généralement plus élevée chez les femelles non fécondées que chez les autres, ce rapport est inversé dans le cas de la 10^e génération consanguine. La longévité des mâles est très inférieure à celle des femelles.

TABLEAU 2
Fécondité et longévité de 2 souches différentes
de *Trissolcus simoni* et de *Gryon* (NF : femelles non fécondées)

	<i>T. SIMONI</i>		<i>GRYON</i>
	$7 \times (1 \text{ ♀} + 1 \text{ ♂})$	$5 \times (1 \text{ ♀ NF})$	$5 \times (1 \text{ ♀} + 1 \text{ ♂})$
Nombre de couples ou de ♀.....			
Fécondité moyenne par femelle.....	34,1	50	41,8
Fécondités extrêmes	29-41	32-72	32-52
Age femelle en début d'expérience.....	1	1/2	1
Longévité femelle	6,5	13,2	12
Longévité mâle	3,5	—	10,5
Nombre d'œufs pondus le 1 ^{er} jour :			
moyenne	11,2	32	15,5
extrêmes	(4-24)	(21-38)	(7-21)
Pourcentage d'œufs pondus :			
le 1 ^{er} jour	33,0	64,2	49,2
le 2 ^e jour	31,8	28,1	17,8
le 3 ^e jour	31,8	4,8	13,3
le 4 ^e jour	3,3	2,0	11,6
et après le 4 ^e jour	0,0	0,8	8,0
Total	99,9	99,9	99,9
Survie ♀ après la dernière ponte	3,2	12	4,8
Taux sexuel (♂ %).....	19,2 %	100 %	10,5 %

Le tableau 2 concerne des élevages de *Trissolcus simoni* et *Gryon* sp. réalisés à 28 et 30 °C. A ces températures nettement au-dessus du préférendum thermique de ces espèces, les valeurs obtenues tant pour la fécondité que pour la longévité sont faibles.

Il est intéressant de considérer, dans les exemples des tableaux 1 et 2, l'importance des pontes moyennes journalières exprimées en pour cent de la fécondité moyenne par femelle.

On constate deux types de distribution :

1° Chez *T. simoni*, *Gryon* sp. et *T. grandis* (souche du laboratoire), la plupart des œufs sont pondus le premier jour ;

2° Chez les *T. grandis* hivernants et chez les deux lots de *T. reticulatus* on assiste à une chute des pontes le 2^e jour et à un relèvement important de celles-ci qui atteignent leur maximum soit le 3^e, soit le 4^e jour.

On remarque en outre (tabl. 1) que le nombre d'œufs pondus le 1^{er} jour par *T. reticulatus* n'excède pas 15 à 17; ce nombre correspond précisément à celui des ovarioles. En revanche, chez *T. grandis* ce nombre est en moyenne beaucoup plus élevé que celui des ovarioles.

Le mécanisme de l'ovogenèse diffère donc selon les cas : les ovocytes pouvant soit être stockés en grand nombre dès la naissance, soit être stockés en petit nombre tandis que la ponte ultérieure serait induite par la présence de l'hôte. Ce phénomène rappellerait celui que LABEYRIE (1960) a mis en évidence chez l'*Ichneumonidae* *Diadromus* sp.; cet auteur a montré en effet l'influence stimulatrice exercée par la présence de l'hôte sur le déclenchement de l'ovogenèse du parasite.

B. ÉVOLUTION DES TRISSOLCUS DANS LEUR MILIEU

ALEXANDROV (1948) a été le premier à reconnaître la biologie des *Trissolcus* (*T. grandis* et *T. vassilievi*) dans les conditions particulières de leur habitat en Iran. Cet auteur a montré la possibilité d'évolution de 3 à 4 générations consécutives dans les champs de blé de Varamine; il a parfaitement mis en évidence les facteurs du milieu qui sont très défavorables aux parasites des œufs de punaises après la moisson et il a décrit les sites propices à l'estivation et à l'hivernation des *Trissolcus*. En U.R.S.S. d'importantes équipes de chercheurs ont étudié les conditions dans lesquelles les parasites oophages se montrent efficaces vis-à-vis des punaises des céréales spécialement dans la région de Krasnodar (CHITCHEPETILNIKOVA, 1958).

Nos recherches ont été conduites d'une part dans la région de Varamine déjà étudiée par ALEXANDROV, d'autre part dans la région d'Esfahan; elles ont permis de mieux préciser les principales phases du cycle annuel, de révéler certains facteurs liés à la concentration et à la survie estivale des parasites, d'analyser la dispersion printanière des parasites ayant hiverné et de mettre en évidence une diapause estivale.

1. Évolution des *Trissolcus* dans les cultures de céréales

a) ARRIVÉE ET DISPERSION DANS LES CULTURES.

Les imagos de *Trissolcus grandis* et de *T. semistriatus* qui ont hiverné sous les écorces de divers arbres sortent de leurs abris aux heures chaudes de la journée dès le mois de mars mais y retournent quand la température s'abaisse. C'est seulement dans la seconde quinzaine du mois de mars (température moyenne journalière de 13 °C environ) que les Hyménoptères s'éloignent définitivement des sites d'hivernation et s'installent dans les champs de céréales voisins ayant atteint, ou plus ou moins largement dépassé, le stade du talage. En général ils ne disposent pas encore d'œufs de punaises car celles-ci ne commencent à abandonner leurs propres lieux d'hivernation qu'à la fin de mars et surtout au début d'avril.

L'étude de la dispersion des *Trissolcus* à partir des lieux d'hivernation est difficile. Selon les auteurs, l'estimation de l'amplitude des déplacements de *T. grandis* est variable : 60 à 100 m pour KOULAKOV (1940), 500 m pour CHICHEPETILNIKOVA (1958).

Le mode de déplacement des *Trissolcus* dans la nature a été peu étudié. S'il n'est pas rare, dans les élevages conduits à des températures voisines de 30 °C, d'assister au vol soutenu des individus, ce comportement n'a jamais été constaté dans la nature en raison même de la difficulté qu'il y a de suivre des vols d'insectes si petits au milieu d'une végétation plus ou moins dense. Les déplacements semblent en effet se produire au niveau de la strate herbacée, non au-dessus d'elle. Lors de l'installation des *Trissolcus* dans les champs de blé, la température est loin d'atteindre 30 °C pendant les heures chaudes de la journée (les maximums sont compris entre 22 et 26 °C pour la période du 1^{er} au 20 avril). On peut observer les mouvements de l'Hyménoptère qui se déplace par vols de courte amplitude (10-20 cm), autant que par sauts d'une feuille à l'autre. La dispersion printanière des *Trissolcus* dans les plaines de blé est limitée par la température et en particulier par le nombre des heures chaudes.

Dans le cas où la période de ponte des punaises est suffisamment longue, le développement de plusieurs générations successives de *Trissolcus* permet la colonisation générale de grandes plaines par le parasite.

b) ÉVOLUTION DES DIFFÉRENTES GÉNÉRATIONS.

Les femelles hivernantes parasitent les premiers œufs d'*Eurygaster* qui sont pondus au début d'avril. La sortie des imagos les plus précoces de la première génération s'effectue au cours des derniers jours d'avril, tandis que la période de ponte massive des punaises se poursuit. L'émergence de la première génération de *T. grandis* se prolonge jusqu'au milieu d'avril et son maximum (vers le 10 mai)

correspond à un ralentissement marqué de la ponte des punaises, sauf dans le cas des années où un enneigement tardif a retardé l'arrivée des punaises.

Les descendants des individus les plus précoces de la première génération apparaissent vers la mi-mai et trouvent encore quelques œufs déposés par les punaises les plus tardives. Une troisième génération partielle s'y développe rapidement en raison des températures déjà élevées à cette époque. Mais lorsque se produit le maximum d'éclosion des imagos de deuxième génération, ceux-ci ne disposent plus d'œufs-hôtes à un stade favorable dans les champs de céréales.

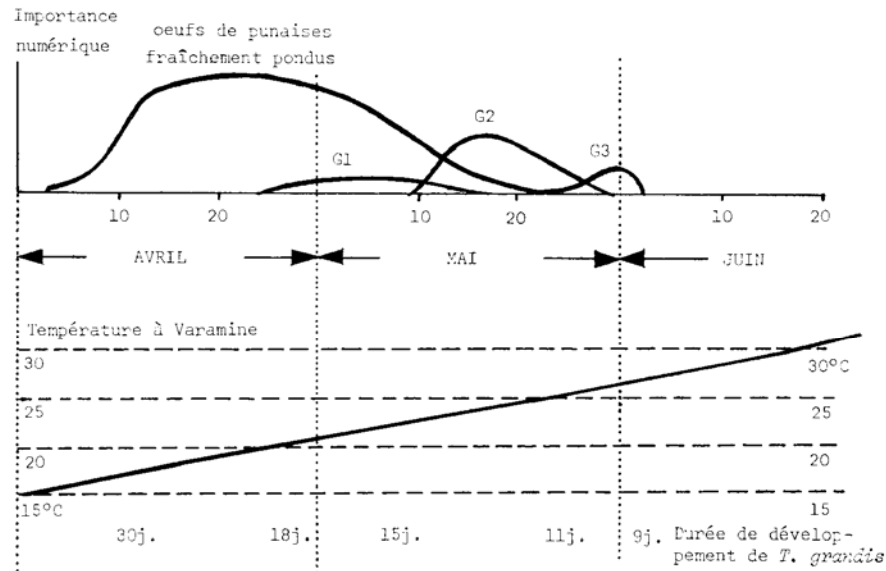


FIG. 15, époque d'émergence et importance numérique des imagos de *Trissolcus grandis* des trois générations G1, G2, G3, en rapport avec les températures moyennes à Varamine (les durées de développement sont exprimées en nombre de jours de l'œuf à l'imago).

En juin, pendant la phase de maturation des céréales, les *Trissolcus* adultes trouvent dans le champ de blé un milieu assez favorable à leur existence, surtout s'il existe des plantes adventices mellifères. Les miellats rejetés par des pucerons du blé jouent un rôle analogue mais, à cette époque, les colonies d'Aphides sont rapidement réduites par leurs prédateurs. Les prélèvements effectués au fauchoir sur des blés approchant de la maturité permettent parfois de recueillir des nombres importants de *Trissolcus* en même temps que des Coccinelles.

Les très fortes chaleurs de la fin de juin, ainsi que la moisson provoquent un changement brutal du milieu : toute la végétation se

dessèche brusquement; les parasites, comme les punaises, quittent les plaines devenues hostiles ou bien ils meurent. On retrouve alors les *Trissolcus* dans leurs lieux d'estivation : vergers, jardins irrigués...

La migration de retour des Hyménoptères vers les stations de refuge estival se présente dans des conditions différentes de la dispersion printanière : l'époque à laquelle elle a lieu est caractérisée par des températures élevées et des jours longs; l'activité des insectes est grande et on peut présumer que les distances couvertes sont alors très supérieures à celles mentionnées plus haut. Aucune observation directe n'a pu jusqu'à maintenant apporter la confirmation de cette hypothèse.

2. Estivation

a) CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS.

Les stations d'estivation connues en Iran (Varamine, Esfahan) sont caractérisées par la présence d'arbres à frondaison dense situés au voisinage immédiat d'un point d'eau subpermanent où l'humidité relative est toujours élevée et l'ensoleillement faible. Les vergers clos de murs assurent un microclimat très favorable pour les parasites; ceux-ci demeurent en permanence dans les feuilles des arbres ou des arbustes. Les rizières et, à un moindre degré, les champs de millet sont également très fréquentés lorsqu'ils reçoivent les irrigations périodiques qui assurent le maintien d'une humidité très élevée au niveau du sol.

A plusieurs reprises une coïncidence a été notée entre la présence des *Trissolcus* et celle des Aphides :

Tinocallis saltans NEVS. sur *Ulmus*; *Tuberolachnus salignus* GMEL. et *Chaitophorus* spp. sur *Salix*; *Rhopalomyzus* sp. sur *Fraxinus*; *Schizaphis graminum* ROND., *Macrosiphum (Sitobion) avenae* F., *Rhopalosiphum maidis* FITCH, *Acyrtosiphon* spp., etc., sur Graminées cultivées ou adventices. Les miellats excrétés par les pucerons sont susceptibles de jouer un rôle essentiel dans la nutrition des *Trissolcus* en estivation, c'est-à-dire à une période de l'année où les Hyménoptères ne peuvent disposer de plantes en fleur.

b) DENSITÉ DE PEUPLEMENT.

Dans les lieux d'estivation, la densité de la population de *Trissolcus* varie considérablement avec l'humidité. Dans un même champ de riz elle peut varier de 0 à 20 individus au mètre carré, des parties les plus sèches aux zones les plus humides. En octobre 1967, les rizières de Flavardjan (Esfahan) hébergeaient un nombre élevé de *Trissolcus grandis* et *T. semistriatus*.

Les ormes voisins de la même rizière étaient fréquentés par une population mixte de *T. grandis* et de *T. tumidus* localisée dans le

feuillage à 4 m au-dessus du sol. Cette observation souligne à quel point les exigences écologiques diffèrent d'une espèce à l'autre : *T. semistriatus* ne s'éloigne pas de la strate inférieure (0 à 0,75 m); *T. tumidus* colonise seulement la strate supérieure (au-dessus de 4 m) et *T. grandis*, beaucoup moins exigeant, s'accommode très bien de ces deux étages.

c) SUR L'EXISTENCE D'UNE DIAPAUSE ESTIVALE DES *Trissolcus*.

Selon les auteurs (ALEXANDROV, 1948; VIKTOROV, 1967), le maintien du niveau des populations de *Trissolcus* pendant l'estivation est assuré par la multiplication de ceux-ci aux dépens d'hôtes secondaires.

Les stations fréquentées par les *Trissolcus* estivants hébergent en effet, en raison de leur végétation variée, un ensemble d'espèces de *Pentatomidae* et quelques *Scutelleridae* appartenant notamment aux genres suivants (pour les régions de Téhéran et Esfahan) : *Holcostethus*, *Dolycoris*, *Graphosoma*, *Carpocoris*, *Eurydema*, *Brachynema*, *Apodiphus*, *Chroantha*, *Piezodorus*, *Stollia*, etc. (SAFAVI, 1959).

Or, dans les conditions du milieu iranien, on constate que ces punaises ne se reproduisent pas en été. C'est seulement à l'automne que quelques espèces sont aptes à pondre (*Eurydema* spp., *Brachynema* sp.).

Dans plusieurs biotopes de la région d'Esfahan où existaient des *Trissolcus* en estivation, nous avons déposé périodiquement des pontes fraîches d'*Eurygaster*; c'est seulement en fin juin et en septembre que nous avons obtenu des œufs parasités. En revanche les œufs exposés en juillet et août n'ont jamais été attaqués par les *Trissolcus*. En octobre la plupart des femelles récoltées dans ces mêmes stations se reproduisent sans difficulté dans les conditions d'élevage habituelles.

Cet ensemble de faits montre pour la première fois l'existence d'une diapause chez les *Trissolcus* en estivation. Cette diapause ne se manifeste pas dans les élevages permanents entretenus au laboratoire.

Les tentatives que nous avons faites en vue de provoquer expérimentalement cette diapause ont échoué; la suppression des œufs-hôtes pendant des périodes variables n'empêche pas la ponte ultérieure des femelles dès que des œufs leur sont à nouveau présentés; l'absence d'hôtes ne détermine pas non plus un allongement de la longévité des femelles qui demeure très courte en élevage (10 à 30 jours à 25 °C).

3. Hivernation

Dans la nature, les parasites hivernent à l'état adulte quand la température moyenne journalière descend au voisinage de 10 °C. Ces conditions sont réalisées entre la fin octobre et la fin novembre; les femelles sont en grande majorité fécondées.

A l'époque des gelées nocturnes, les *Trissolcus* se rassemblent sur les troncs et s'insinuent dans les fissures des écorces de différents arbres

fruitiers (pommier, poirier, cerisier, griottier, cognassier, amandier), ou forestiers (platane, peuplier, saule, orme, frêne). A proximité des champs de blé les plus fortes concentrations de *Trissolcus* sont rencontrées sur les ormes; les insectes s'installent le plus souvent sur les arbres âgés dont les écorces sont plus profondément crevassées.

Les niveaux où se réfugient préférentiellement les *Trissolcus* sont fonction de l'humidité et varient de 15 à 50 cm dans les endroits secs, à 1,50 m quand l'humidité du sol est très forte. La partie des troncs d'arbres exposée au Nord est la plus fréquentée par les parasites; ceux-ci sont donc protégés des fortes variations de température qui se produisent sur les faces qui subissent à certaines heures un ensoleillement direct.

Les *Trissolcus* hivernent parfois isolément, mais plus souvent en groupe de 10 à 30 individus serrés étroitement les uns contre les autres dans la même anfractuosité; lorsqu'ils sont nombreux il y a toujours différentes espèces en mélange; leur proportion varie selon les régions et selon l'année.

Dans un même verger de Nadjafabad entouré de platanes les parasites récoltés deux années consécutives en novembre se répartissent comme il est indiqué dans le tableau 3.

TABLEAU 3
Proportion des différentes espèces hivernantes
à Nadjafabad en 1959 et en 1960

	Année 1959		Année 1960	
	n	%	n	%
<i>Trissolcus tumidus</i>	132	89,9	168	72,1
<i>T. grandis</i>	3	2,0	51	21,9
<i>T. semistriatus</i>	11	7,5	14	6,0
<i>Ooencyrtus telenomicida</i>	1	0,7	0	0,0
TOTAL.....	147	100,1	233	100,0

T. tumidus MAYR ne vit pas aux dépens de la punaise des céréales mais se développe dans les œufs de punaises arboricoles. D'autres espèces comme *Trissolcus vassilievi* n'ont encore jamais été trouvées sous l'écorce des arbres; quelques spécimens ont été découverts hivernant dans les vieux murs bordant les jardins d'un village de Varamine. CHITCHEPETILNIKOVA (1958) considère que *Telenomus sokolovi* MAYR dans la région de Krasnodar utilise largement pour hiverner les restes des cultures et les mauvaises herbes. D'après les données de ROMANOVA (1953 a) *Trissolcus rufiventris* n'a absolument aucun lien avec les plantations d'arbres et hiverne dans les mauvaises herbes.

REMAUDIÈRE (1961) en Turquie et en Irak insiste sur l'importance jouée par les îlots de graminées spontanées qui subsistent en permanence entre certains champs et ne sont jamais détruits. Dans les plaines irriguées de l'Iran les chaumes sont pâturés par les moutons et les chèvres après la récolte et il ne subsiste pas de lieux privilégiés où la végétation soit préservée jusqu'à l'année suivante; seuls les champs de coton peuvent servir de relais en été pour les parasites lorsqu'ils reçoivent une irrigation suffisante (ce qui est le cas depuis la mise en service de nombreux puits profonds); malheureusement les champs sont labourés au cours de l'automne et l'hiver, ce qui entraîne la destruction des parasites qu'ils pouvaient héberger.

4. Fluctuation des populations de *Trissolcus*.

Les estimations de population d'insectes qui colonisent massivement deux ou trois sortes de milieux bien différents posent des problèmes pratiquement insolubles : elles doivent en effet s'appuyer sur des méthodes d'échantillonnage distinctes et non comparables entre elles. A ces difficultés de base s'ajoutent celles qui résultent des déplacements de l'insecte entre ses habitats : ces déplacements entraînent fatalement une baisse des effectifs dont l'importance ne peut être soupçonnée. Nous nous contenterons donc de donner une idée des variations constatées.

Dans les cultures de céréales, les femelles de *Trissolcus* qui ont hiverné sont peu nombreuses et leur distribution dans les grandes plaines est hétérogène. Par leur fécondité élevée (par rapport aux générations suivantes) et par leur longévité favorisée par des températures encore basses, les femelles qui ont hiverné ont un très fort taux de multiplication; elles donnent une descendance nombreuse mais dont l'éclosion est étalée sur une longue période.

Cette première génération est active aux dépens des œufs déposés durant la deuxième moitié de la période du maximum de ponte des *Eurygaster*. C'est alors que des taux de parasitisme sensibles (20 à 30 %) sont enregistrés. La deuxième génération, très nombreuse, apparaît à une époque où les œufs d'*Eurygaster* sont presque tous éclos. La fin de la période de ponte des punaises qui se place au début de la 2^e quinzaine de mai est marquée par des taux de parasitisme très élevés (90 à 100 %) mais qui n'ont aucune influence sur la dynamique des populations de punaises (celles-ci se composent principalement d'individus déjà parvenus aux stades larvaires II et III).

La 3^e génération de *Trissolcus* est difficilement séparable de la seconde mais son effectif est généralement peu important à côté de celui de la 2^e génération. La plupart des individus de la 2^e génération et ceux de la 3^e doivent participer à la migration qui les concentre dans les sites d'estivation.

Dans les plaines immenses, telles que celle de Varamine où les sites favorables à l'estivation sont peu nombreux et de très faible surface, on devrait assister à des concentrations de *Trissolcus* considérables; or le nombre limité des insectes que l'on retrouve en été ne paraît pas correspondre à celui qui existait dans les cultures. Ce nombre ne peut s'accroître en l'absence d'hôtes à un stade réceptif; en fin d'hivernation, les survivants ne représentent qu'une fraction infime de la population qui s'était développée dans les cultures l'année précédente.

Dans la région d'Esfahan, les sites propices à l'estivation et à l'hivernation sont beaucoup plus abondants et mieux distribués, entourant souvent les parcelles de céréales. Les migrations des parasites ont une faible amplitude et les populations estivantes sont beaucoup plus importantes qu'à Varamine malgré un facteur de concentration plus faible. Les taux de parasitisme sur les œufs d'*Eurygaster integriceps* y atteignent parfois des valeurs élevées assez tôt au printemps pour influencer sensiblement la population de punaises.

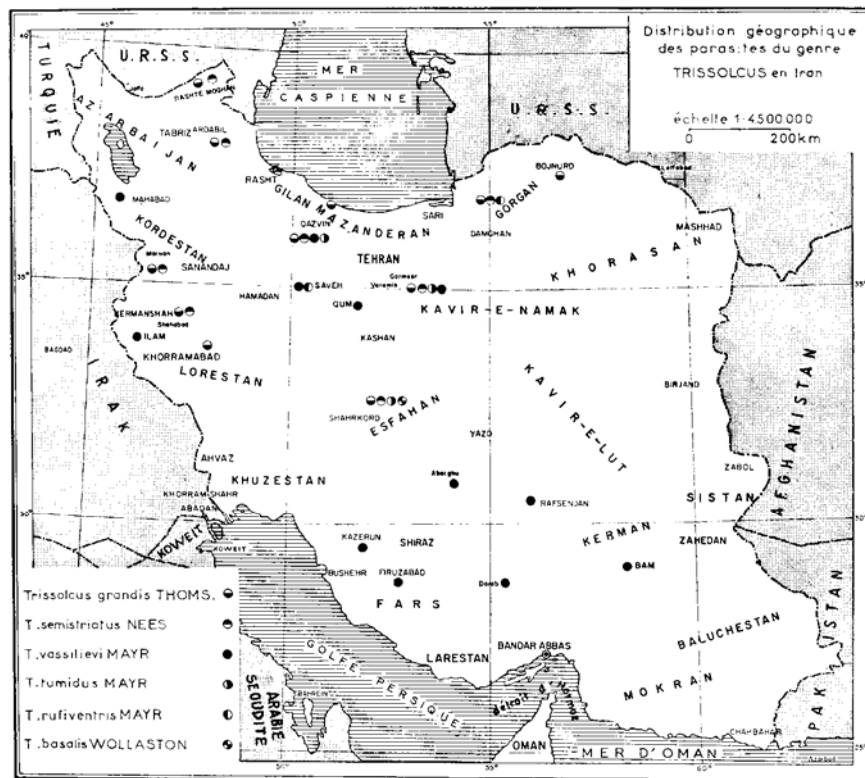


FIG. 16, distribution des espèces de *Trissolcus* communes en Iran.

5. Variations de la structure du complexe des oophages

Nous avons déjà montré que d'une année à l'autre les proportions relatives des espèces hivernant dans une station variaient dans des limites assez larges. Il existe en outre des variations géographiques (fig. 16).

Ainsi *Trissolcus vassilievi* est pratiquement absent de la région d'Esfahan alors qu'il représente 20 à 50 % de la population oophage dans les champs de Varamine et qu'il est dominant dans les cultures du Sud de l'Iran. La figure 16 montre la répartition des différentes espèces de *Trissolcus* que nous avons recensées dans les céréales sur l'ensemble de l'Iran. *T. grandis* et *T. semistriatus* préfèrent les climats les moins chauds.

D'autres espèces, telles que *T. reticulatus* et *T. simoni* largement répandues en Syrie et au Liban et dont la présence en Iran n'a pas encore été constatée, paraissent exiger des conditions climatiques plus humides.

CHAPITRE 5

COMPORTEMENT SEXUEL ET COMPORTEMENT DE PONTE DES *TRISSOLCUS*

A. COMPORTEMENT SEXUEL

De nombreux auteurs ont déjà montré certains aspects du comportement sexuel de divers *Scelionidae* : VOUKASSOVITCH (1927), PEMBERTON (1933), HIDAKA (1958), WILSON (1961), VOEGELÉ (1961). Dans une publication récente (SAFAVI, 1963) nous avons précisé, dans le cas des espèces du genre *Trissolcus*, les particularités de comportement du mâle en présence de parasites prêts à sortir de leur œuf-hôte, en présence d'une femelle vierge et d'une femelle fécondée; nous avons apporté aussi des éléments qui confirment l'hypothèse selon laquelle la femelle ne s'accouple qu'une seule fois dans sa vie.

Nos recherches ultérieures ont permis d'approfondir plusieurs points, en particulier la maturation sexuelle et le rôle des antennes.

I. Maturation sexuelle

Nous avons déjà mentionné que les femelles de *Trissolcus* sont sexuellement mûres dès l'éclosion. Ce fait, confirmé par la plupart des auteurs, a récemment été contesté par JAVAHERY (1967) pour 4 espèces de *Trissolcus* décrites d'Angleterre par lui-même sur des bases morphologiques contestables et pour deux *Telenomus* (*T. sokolovi* MAYR et *T. truncatus* MAYR). Selon cet auteur l'oviposition des femelles ne commence que 2 ou 3 jours après l'émergence chez ces 6 espèces.

Nous avons pu vérifier que *Telenomus sokolovi*, ainsi que toutes les espèces de *Trissolcus* sur lesquelles ont porté nos recherches sont aptes à pondre dans les quelques heures qui suivent leur émergence. Pour préciser ce délai, nous avons réalisé l'expérience suivante avec 10 couples de *Trissolcus reticulatus* placés séparément, dès l'éclosion de la femelle, en présence d'œufs-hôtes renouvelés toutes les 2 heures jusqu'à la 6^e heure (cf. tableau 4).

Il apparaît que 3 femelles sur 10 ont pondu dans les deux premières heures suivant leur émergence, 8 femelles sur 10 dans les quatre premières heures et 10 femelles sur 10 dans les six premières heures.

Des expériences complémentaires nous ont montré que la maturité sexuelle est déjà atteinte *avant* l'émergence des imagos : des femelles extraites d'œufs parasités, une douzaine d'heures environ avant leur émergence, sont capables de s'accoupler et de pondre sans délai.

TABLEAU 4

Nombre et sexe des descendants
pondus par 10 femelles de *T. reticulatus*
0 à 2 heures, 2 à 4 heures, 4 à 6 heures, 6 à 24 heures après émergence

Femelle n°	0 à 2 h	2 à 4 h	4 à 6 h	6 à 24 h
1	—	—	1 ♂ + 3 ♀	1 ♂ + 4 ♀
2	—	—	2 ♂ + 7 ♀	3 ♂ + 10 ♀
3	—	—	8 ♂	—
4	—	1 ♂	1 ♂ + 5 ♀	3 ♂ + 3 ♀
5	—	3 ♂ + 2 ♀	1 ♂ + 2 ♀	11 ♂ + 25 ♀
6	—	2 ♂ + 4 ♀	2 ♂ + 4 ♀	1 ♂
7	1 ♂	1 ♂ + 2 ♀	1 ♂	2 ♂ + 4 ♀
8	2 ♂ + 5 ♀	—	—	—
9	4 ♂ + 2 ♀	—	1 ♂ + 3 ♀	4 ♂ + 9 ♀
10	—	2 ♂ + 3 ♀	3 ♂ + 5 ♀	6 ♂ + 4 ♀

2. Comportement du mâle à l'éclosion

Nous avons décrit (SAFAVI, 1963) le comportement du premier mâle éclos d'une ponte parasitée : celui-ci demeure sur la ponte jusqu'à l'éclosion des femelles, accélère parfois leur sortie de l'œuf, puis s'accouple successivement avec chacune d'elles. Nous avons montré aussi que la présence d'un mâle sur une ponte tend à inhiber le réflexe de sortie des autres mâles hébergés dans les œufs, et que le premier mâle éclos manifeste une violente agressivité vis-à-vis de mâles perturbateurs. Nous avons enfin constaté que le premier mâle éclos ne reconnaît pas le sexe des parasites prêts à éclore, même lorsque le cocon est transparent (cas des *Trissolcus* élevés à une température voisine de 30 °C).

Par une expérience complémentaire nous avons voulu voir si le premier mâle éclos était capable de reconnaître l'espèce des parasites prêts à éclore de la ponte dont il a pris possession. Nous avons donc collé un œuf contenant un mâle de *T. grandis* prêt à éclore contre une ponte de 14 œufs contenant des femelles de *T. semistriatus* également proches de l'éclosion.

Dès son émergence, le mâle de *T. grandis* a pris possession de la ponte parasitée par *T. semistriatus* comme s'il s'agissait d'œufs hébergeant des individus de sa propre espèce. A la sortie de chaque femelle, le mâle a tenté de s'accoupler mais chaque fois sans succès. Ce comportement s'oppose à tout ce que nous avons constaté auparavant. En effet si l'on met en présence un mâle d'une espèce et une femelle vierge

d'une autre espèce, on constate que les tentatives d'accouplement de la part du mâle ne sont pas fréquentes.

Dans notre expérience, tout se passe comme si le fait d'émerger de la même ponte que les femelles d'une autre espèce inhibait cette aptitude du mâle à reconnaître et à se désintéresser des femelles d'une autre espèce.

3. Accouplement

Les différentes séquences de l'accouplement ont été décrites en détail dans un travail précédent (SAFAVI, 1963) où nous avons pour la première fois mis en évidence le signal d'acceptation de la femelle; après quelques sollicitations du mâle qui frotte son pénis d'avant en arrière sur la ligne médiane de la face ventrale de l'abdomen de la femelle, celle-ci dégage son oviscapte qui sort de l'abdomen jusqu'à la moitié de sa longueur. Répondant à ce signal, le mâle introduit alors son pénis au-dessous de la tarière, comme guidé par celle-ci. Le femelle fécondée manifeste son refus à toute nouvelle tentative d'accouplement en ne dégainant jamais sa tarière malgré les sollicitations du mâle.

Ce même comportement s'observe chez d'autres *Scelionidae*. Ainsi REMAUDIÈRE (*il.*) l'a constaté chez *Scelio zolotarevskyi* FERRIÈRE, parasite de *Locusta migratoria* L.

Nous avons montré que le mâle de *Trissolcus grandis* est capable de féconder de 14 à 28 femelles alors que les valeurs données dans la littérature pour *T. basalis* (WILSON, 1961) et pour d'autres *Proctotrupoidea* (McCOLLOCH, 1915) sont bien plus faibles (10 à 16 femelles).

Plusieurs auteurs (VOUKASSOVITCH, 1927) et nous-même (1963) avons souligné l'importance des vibrations des antennes du mâle et de la femelle dans les phases préliminaires de l'accouplement. Nous avons montré d'une part que les mâles ayant subi l'ablation du flagelle de chaque antenne étaient incapables de féconder les femelles vierges, d'autre part que les femelles vierges, dont le flagelle des 2 antennes a été coupé, ne pouvaient pas être fécondées par des mâles normaux bien qu'elles présentassent après l'opération une activité et une longévité normales; elles étaient capables de pondre dans les œufs-hôtes mais leur fécondité s'est révélée très faible (4 à 25 œufs par femelle). Ces premiers résultats ont été confirmés par des expériences complémentaires. En outre, des expériences ont été faites en vue de reconnaître l'influence de mutilations unilatérales pratiquées sur un seul ou sur les deux partenaires.

L'ablation du flagelle d'une antenne du mâle n'empêche pas l'accouplement de celui-ci avec une femelle normale ou avec une femelle qui a subi la même opération. Réciproquement une femelle dont le flagelle d'une antenne a été coupé est capable de s'accoupler avec un mâle porteur d'au moins une antenne complète.

L'accouplement est possible entre mâle et femelle ayant subi l'un et l'autre l'ablation d'un flagelle antennaire, que cette ablation soit réalisée du même côté ou du côté opposé chez les deux partenaires.

La fécondité des femelles dont un flagelle antennaire a été coupé est comparable à celle des femelles normales et toujours supérieure à celle des femelles qui ont subi une ablation bilatérale.

B. COMPORTEMENT DE PONTE

Les nombreux auteurs qui ont travaillé sur les *Scelionidae* ont décrit avec plus ou moins de détails les principales séquences du comportement de ponte. Ce comportement varie très peu d'un genre à l'autre ou d'une espèce à l'autre dans la sous-famille des *Telenominae*. La plupart des publications concernent le genre *Telenomus* dont les espèces sont parasites soit de Diptères, soit de Lépidoptères, soit d'Hétéroptères.

Nous citerons seulement :

PARMAN (1928) qui traite de *Telenomus emersoni* GIRAULT, parasite de *Tabanus hyalinipennis* HEINE;

PEMBERTON (1933) (*T. nawai* ASHMEAD parasite du Lépidoptère *Spodoptera mauritia* BOISD.);

JONES (1937) (*T. ullyetti* NIXON parasite de *Heliothis armigera* HÜBN.);

MORRILL (1907) indique déjà le rôle de l'antenne de *T. ashmeadi* MORR. dans le choix des œufs de *Pentatoma ligata* SAY;

BALDUF (1926) précise les diverses postures de la femelle de *Trissolcus cosmopeplae* GAHAN parasitant des œufs de *Cosmopepla bimaculata* THOMAS (*Het. Pentatomidae*). Il note aussi la durée de l'oviposition et le mouvement de va-et-vient de l'abdomen de la femelle après la ponte.

DA COSTA LIMA (1928) montre aussi le rôle des antennes de la femelle de *T. fariai* LIMA qui ont un mouvement de vibration jusqu'au moment de la pénétration de l'oviscape dans l'œuf de *Triatoma* spp. (*Het. Reduviidae*).

1. Les séquences du comportement de ponte

a) INSPECTION, CHOIX DE L'ŒUF.

Mise en présence d'une ponte fraîche d'*Eurygaster integriceps* PUT. une femelle de *Trissolcus* commence par marcher rapidement au hasard en faisant vibrer ses antennes. Quand elle arrive près du support des œufs, elle s'immobilise, palpe le support avec les antennes, puis après une courte pause se précipite sur les œufs.

Après une rapide prospection globale de l'ensemble des œufs dont se compose la ponte-hôte, elle se perche sur un œuf qu'elle palpe activement en tous sens en pivotant sur elle-même.

A ce moment le funicule de l'antenne au cours de ces battements successifs vient en contact avec toute la surface du chorion et prend une courbure inversée par rapport à la position de repos, épousant ainsi la sphéricité de l'œuf-hôte; la massue se trouve alors en contact avec le chorion et réalise un balayage de celui-ci par des mouvements et des frottements d'avant en arrière (fig. 17).

Il est intéressant de noter que la région de la massue qui se trouve en contact avec l'œuf lors de ce balayage est précisément celle qui est pourvue d'organes sensoriels circulaires (à raison de 2 par articles sauf l'article apical qui en porte seulement 1). Ces pores sensoriels n'existent pas chez le mâle. Leur rôle dans l'inspection des hôtes ne semble pas avoir été mentionné auparavant par les auteurs. Dans la plupart des cas la femelle a déjà sorti son oviscapte qui effectue des mouvements de va-et-vient pendant la danse d'inspection. Après quelques secondes, l'œuf est soit abandonné, soit adopté. Dans le premier cas, une nouvelle prospection globale des œufs de la même ponte a lieu, suivie d'un arrêt sur un nouvel œuf où les mêmes gestes sont répétés (danse pivotante, frottement de la massue, puis acceptation ou abandon).

b) INSTALLATION SUR L'ŒUF.

Lorsque l'œuf est accepté, la femelle s'avance sur l'un des œufs voisins ou encore sur le support de la ponte selon que l'œuf choisi occupe une position centrale ou bien périphérique.

Dans le premier cas la femelle a ses pattes antérieures et intermédiaires sur l'œuf support pendant que ses pattes postérieures et l'extrémité de ses ailes sont appuyées sur l'œuf choisi; l'oviscapte est alors inséré le plus bas possible et toujours au-dessous de la couronne de pores respiratoires; il se trouve dans un plan médian de l'œuf à parasiter (fig. 18).

Lorsque l'œuf choisi occupe une position périphérique, la femelle s'installe sur le support lui-même plutôt que sur un œuf contigu; l'oviscapte est alors enfoncé à la base même de l'œuf choisi, les ailes occupent la même position que dans le premier cas.

Il est tout à fait exceptionnel qu'une femelle ponde dans un œuf qui ne soit pas celui repéré précédemment par elle. Si la femelle se trouve dérangée à la fin de sa danse de prospection, elle ne s'installe pas au hasard devant n'importe quel œuf pour y achever les dernières séquences de son comportement mais elle recommence la danse de prospection jusqu'à ce qu'elle découvre à nouveau un œuf favorable.

D'après JAVAHERY (1967) la tarière du parasite ne parviendrait pas à percer l'œuf dans la région de l'opercule. Le chorion serait-il plus épais dans cette zone?

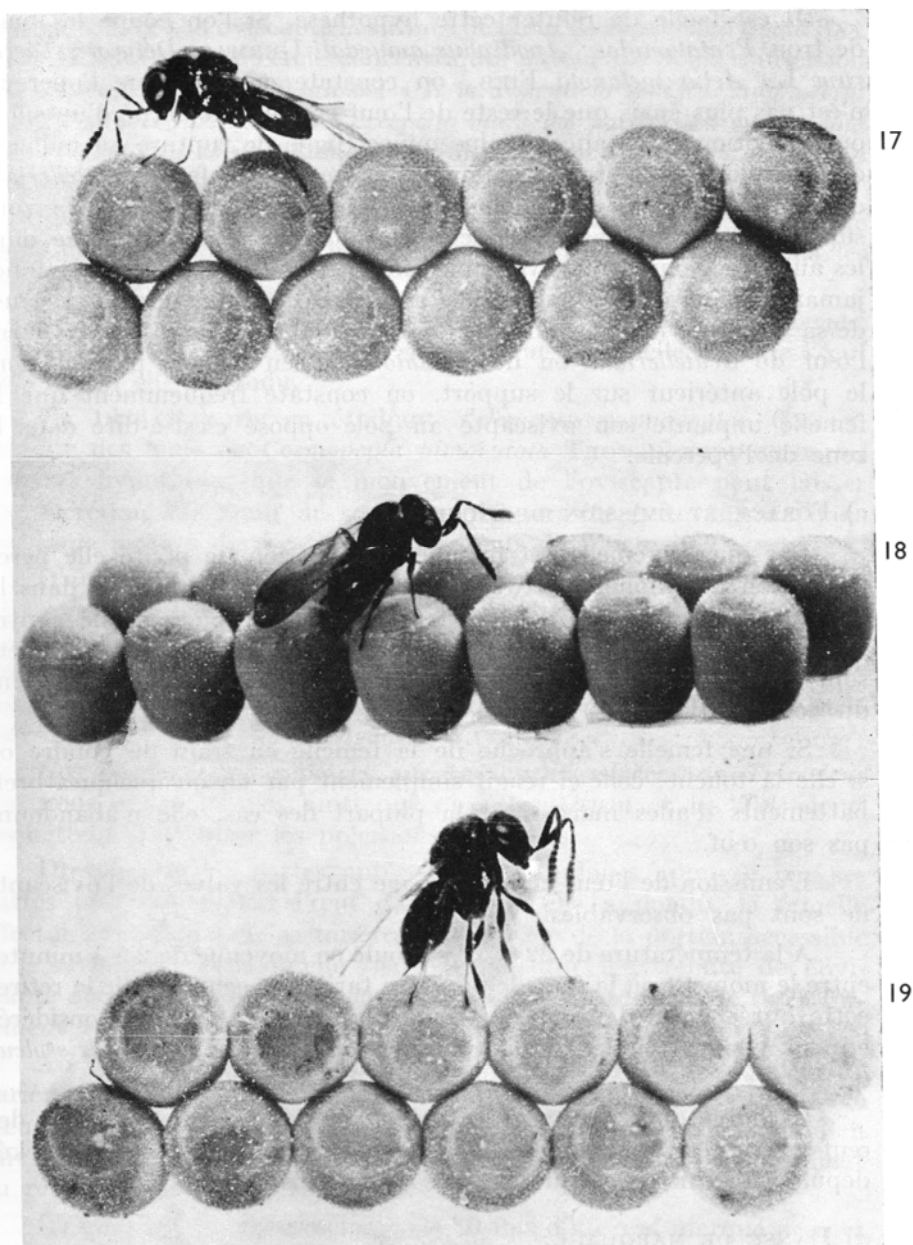


FIG. 17-19, principales séquences du comportement de ponte chez *Trissolcus*.

17, inspection et choix de l'œuf;

18, installation sur l'œuf choisi;

19, danse de marquage.

Il est facile de réfuter cette hypothèse. Si l'on coupe les œufs de trois *Pentatomidae*: *Apodiphus amygdali* GERMAR, *Dolycoris baccarum* L., *Aelia melanota* FIEB., on constate en effet que l'opercule n'est pas plus épais que le reste de l'œuf et qu'il est bordé d'un sillon où le chorion est beaucoup plus mince (ligne de rupture au moment de l'éclosion de la larve de punaise). Chez les œufs de *Scutelleridae* qui sont dépourvus d'opercule, l'épaisseur du chorion dans la zone supérieure limitée par le cercle micropylaire est la même que dans les autres régions. Nous avons pu démontrer que le parasite n'enfonce jamais son oviscapte dans le pôle antérieur de l'œuf, non pas à cause de sa structure mais en raison de sa position. En effet si l'on retourne l'œuf de *Scutelleridae* ou de *Pentatomidae* en collant partiellement le pôle antérieur sur le support, on constate fréquemment que la femelle implante son oviscapte au pôle opposé c'est-à-dire dans la zone de l'opercule.

c) FORAGE ET ÉMISSION DE L'ŒUF.

Dès que la femelle est installée en position de ponte elle perce le chorion et enfonce son oviscapte : elle se tient immobile dans la position précédemment décrite, le funicule antennaire replié contre le scape; seuls quelques mouvements d'avant en arrière de la tête sont perceptibles, suivis parfois de lents mouvements de va-et-vient du corps entier.

Si une femelle s'approche de la femelle en train de pondre ou si elle la touche, celle-ci réagit simplement par un ou quelques brefs battements d'ailes mais, dans la plupart des cas, elle n'abandonne pas son œuf.

L'émission de l'œuf et son passage entre les valves de l'oviscapte ne sont pas observables.

A la température de 22 °C, il s'écoule en moyenne de 2 à 4 minutes entre le moment où la femelle insère sa tarière et celui où elle la retire; cette durée varie dans une certaine mesure avec l'espèce considérée et peut même atteindre 15 minutes chez certains individus de *Trissolcus tumidus*.

La durée de la ponte varie aussi avec l'état de conservation des œufs présentés; une femelle reste plus longtemps sur des œufs stockés depuis plusieurs mois que sur des œufs frais.

d) DANSE DE MARQUAGE.

Dès que la femelle a retiré son oviscapte, elle effectue sur l'œuf dans lequel elle vient de pondre une danse très caractéristique qui a été mentionnée par plusieurs auteurs.

A notre connaissance, MORRILL (1907) fut le premier à remarquer et à interpréter la danse de la femelle de *Telenomus ashmeadi* MORRILL.

qui gratte avec son oviscapte la surface de l'œuf de *Pentatoma ligata* SAY décrivant des arcs de cercle concentriques autour du point d'insertion de l'oviscapte. Il conclut ainsi : « *It is difficult to imagine any useful purpose of this instinctive act except to mark the parasitized egg so that it can be detected as unsuitable for further attack by parasites of its own and probably other species.* »

Nos observations ne concordent pas exactement avec celle de MORRILL quant au dessin inscrit par la femelle sur l'œuf, mais les conclusions restent les mêmes.

En 1925 VOUKASSOVITCH constate chez *Trissolcus eurydemae*, parasite des œufs d'*Eurydema ornata* L., que la femelle marque l'œuf dans lequel elle a pondu.

En 1926 BALDUF en étudiant *Telenomus cosmopeplae* GAHAN, parasite des œufs de *Cosmopepla bimaculata* THOMAS, suppose parmi d'autres hypothèses que le mouvement de l'oviscapte peut laisser une sécrétion sur l'œuf de sorte que le parasite évite ensuite dans une large mesure de pondre dans les œufs déjà parasités.

D'autres auteurs décrivent à peu près le même phénomène : DA COSTA LIMA (1928), LEVER (1933) pour *Trissolcus painei* FERRIÈRE, ALEXANDROV (1947-1949) pour *T. semistriatus* NEES., SUBBA RAO & al. (1961) pour *Allophanurus indicus* SUBBA RAO & al., WILSON (1961) pour *Trissolcus basalis* WOLLASTON, HOKYO & al. pour *T. mitsukurii* ASHMEAD et *Telenomus nakagawai* WATANABE.

Nos observations répétées sur toutes les espèces de *Trissolcus* que nous avons élevées ainsi que chez les *Gryon* et les *Telenomus* permettent d'apporter les précisions suivantes.

Dressée sur ses pattes antérieures et toujours appuyée par ses pattes postérieures sur l'œuf dans lequel elle a pondu, la femelle effectue avec l'apex de sa tarière un balayage de la portion accessible de la surface de l'œuf qu'elle vient de parasiter; l'extrémité de l'oviscapte décrit ainsi une ligne continue formée d'une série de « ∞ » fortement aplatis et entrecroisés.

Au cours du balayage, la longueur de la partie de l'oviscapte varie; ce dernier est ainsi maintenu en permanence en contact avec l'œuf, son allongement ou son raccourcissement lui permettant d'en suivre exactement la sphéricité en l'absence de tout déplacement du reste du corps (fig. 19).

L'examen à un grossissement de 80 fois d'un œuf marqué permet de discerner sous un angle d'éclairage convenable la trace laissée par la tarière. Cette trace se présente sous forme de lignes parallèles très ténues.

La danse dure seulement quelques secondes : elle est très rarement omise par les femelles qui ne sont pas dérangées. Cependant l'absence de danse ne signifie pas toujours que la femelle n'a pas

pondu car lorsque la durée de la séquence de ponte a été normale, la dissection révèle la présence de l'œuf de *Trissolcus* dans l'œuf de punaise. Si au contraire la durée de l'oviposition s'est trouvée écourtée la femelle peut retirer sa tarière avant d'avoir pondu et, dans ce cas, elle n'effectue pas la danse.

Le comportement normal qui vient d'être décrit se trouve plus ou moins perturbé dans les élevages en groupe où la danse de marquage se trouve souvent empêchée par le va-et-vient continu d'autres individus. Dans ce cas, l'œuf parasité est définitivement abandonné par la femelle; celle-ci ne revient jamais sur son œuf (ni même sur un autre) achever la séquence de la danse qui s'est trouvée interrompue.

Exceptionnellement, il arrive que la femelle se déplace légèrement à l'instant où elle retire son oviscapte et effectue ensuite sa danse sur l'un des œufs contigus.

Lorsque tous les œufs disponibles ont été parasités, la femelle peut parfois déposer un deuxième œuf dans un œuf-hôte déjà parasité.

2. Reconnaissance, par la femelle pondeuse, des œufs déjà parasités

Chez de nombreux Hyménoptères parasites, les auteurs ont montré que la femelle pondeuse reconnaît les hôtes qui sont déjà parasités et dépose ses œufs de façon préférentielle ou exclusive dans ceux qui ne le sont pas (SALT, 1934, pour *Trichogramma evanescens* WESTW.; SIMMONDS, 1942 pour un *Ichneumonidae*; DEBACH, 1964 pour des *Aphelinidae*, *Braconidae* et *Encyrtidae*).

Chez les *Scelionidae*, la plus ancienne observation sur la reconnaissance des œufs déjà parasités est celle de BALDUF (1926); elle fut ensuite confirmée par VOUKASSOVITCH (1927), DA COSTA LIMA (1928), PARMAN (1928), JONES (1937), HIDAHA (1958). Néanmoins un petit nombre d'auteurs contestent ce fait : NOBLE (1937) prétend que la femelle de *Trissolcus basalis* est incapable de distinguer les œufs parasités de ceux qui ne le sont pas : « *The parasites do not distinguish between parasitised and unparasitised bug egg, and in the laboratory as many as three females have been observed laying in one bug egg.* »

Disposant de 16 espèces de *Trissolcus* nous avons pu reprendre ces travaux, confirmer le phénomène de la reconnaissance des œufs parasités et préciser ses modalités.

a) EXPÉRIENCE N° 1. — *Les œufs parasités ne sont pas distribués au hasard dans les œufs-hôtes.*

Nous avons élevé isolément 10 femelles fécondées de *Trissolcus vassilievi* en présence d'un nombre d'œufs présumé supérieur à leur capacité de ponte. Au cours des 5 jours d'expérience chaque femelle

a reçu 40 œufs le premier jour, 30 œufs le deuxième et 10 œufs chacun des trois jours suivants. Chaque jour les œufs de la veille étaient disséqués de façon à dénombrer le nombre d'œufs parasites qu'ils hébergeaient (Conditions d'élevage : $t = 25^{\circ}\text{C}$, H.R. = 75 %, lumière permanente). Le tableau 5 récapitule les résultats obtenus.

Sur les 1 000 œufs-hôtes, 328 n'ont pas été parasités, 669 ont reçu un œuf de *T. vassilievi* et 3 en ont reçu deux. 675 œufs ont donc été pondus par les 10 femelles soit une moyenne de 67,5 par femelle et de 0,675 œufs parasites par œuf-hôte.

Si la répartition des œufs parasites dans les œufs-hôtes avait été faite au hasard, la distribution de fréquence des hôtes ayant reçu

TABLEAU 5

Nombre d'œufs ayant reçu 1 ou 2 œufs de *Trissolcus vassilievi*

	jour 1		jour 2		jour 3		jour 4		jour 5		Total par ♀			
Nombre d'œufs exposés par femelle	40		30		10		10		10		100			
Nombre d'œufs parasités par œuf-hôte	1	2	1		1		1		1		0	1	2	Total
○ n° 1	39	1	25		7		5		3		20	79	1	100
○ n° 2	30		20		9		0		0		41	59		100
○ n° 3	35		18		6		1		3		37	63		100
○ n° 4	31		21		7		5		0		36	64		100
○ n° 5	28		19		9		7		6		31	69		100
○ n° 6	29		17		8		5		6		33	67		100
○ n° 7	37	1	14		5		5		3		35	64	1	100
○ n° 8	30		26		6		4		5		29	71		100
○ n° 9	39	1	22		9		8		7		14	85	1	100
○ n° 10	29		11		5		3		0		52	48		100
TOTAL	327	3	193		71		45		33		328+669+3=			1 000
Nombre total d'œufs de <i>Trissolcus</i> obtenus :												669+6=		675
Nombre moyen par œuf-hôte : 0,675														

TABLEAU 6

Comparaison entre les fréquences observées et celles calculées selon l'hypothèse d'une distribution au hasard des œufs parasites dans les œufs-hôtes

Nombre de parasites par hôte	Fréquence observée	Fréquence calculée	Différences — +		Calcul du χ^2
0	328	509,2	181,2		$32800/509,2 = 64,4$
1	669	343,8		325,2	$105800/343,8 = 308,0$
2	3	115,8	112,8		$12720/115,8 = 109,7$
3	0	26,1		26,1	26,1
4	0	4,4		4,4	4,4
5	0	0,6		0,6	0,6
TOTAL	1 000	999,9	325,1	325,2	513,2

respectivement 0, 1, 2,... n parasites serait une distribution de Poisson de même moyenne (0,675) et de même effectif (1 000) :

$$1\ 000 \times e^{-0,675} \left(1 + \frac{0,675}{1!} + \frac{(0,675)^2}{2!} + \dots + \frac{(0,675)^k}{k!} + \dots \right)$$

La courbe ci-dessous montre en traits pleins la distribution réelle et en pointillé la distribution théorique au hasard.

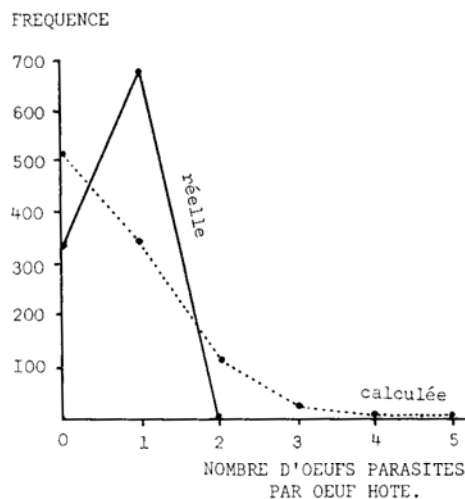


FIG. 20, comparaison de la distribution réelle des œufs parasités par œuf-hôte avec la distribution calculée dans l'hypothèse d'une répartition au hasard.

Le tableau 6 compare la distribution théorique à la distribution réelle et le calcul du χ^2 montre que dans chaque classe la valeur du χ^2 correspond à des différences hautement significatives.

L'hypothèse d'une distribution au hasard des œufs de *T. vassilievi* dans ceux de son hôte (*Eurygaster integriceps*) doit donc être rejetée. Cela prouve que dans les conditions de l'expérience la femelle reconnaît les œufs dans lesquels elle a déjà pondu.

Si nous revenons au tableau 5, nous remarquons d'ailleurs que les 3 cas où un deuxième œuf a été pondu dans un œuf-hôte déjà parasité résultent probablement du nombre insuffisant d'hôtes présentés à la femelle (la femelle 1 et la femelle 9 ont déposé 41 œufs dans les 40 œufs-hôtes dont elles disposaient).

b) EXPÉRIENCE N° 2. — *La lumière ne joue aucun rôle dans la reconnaissance des œufs parasités.*

Dans l'expérience précédente réalisée en lumière permanente les œufs-hôtes exposés au parasite étaient présentés par groupes de 10 à 14 œufs, collés les uns près des autres de façon à totaliser le nombre choisi chaque jour (40, 30 ou 10).

De façon à éviter un repérage spatial tactile d'une femelle placée à l'obscurité nous avons jugé nécessaire de séparer les œufs. Ceux-ci ont été collés à égale distance les uns des autres, sur un papier filtre circulaire placé dans une boîte de Pétri de 10 cm de diamètre. L'expérience a été réalisée avec 4 femelles fécondées de *Trissolcus grandis* mises séparément en présence de 36 œufs isolés. Les 4 boîtes de Pétri ont été maintenues dans l'obscurité absolue pendant 24 heures à 25°C et $70 \pm 5\%$ H.R. Les résultats obtenus sont donnés dans le tableau 7 ainsi que les fréquences théoriques calculées dans l'hypothèse d'une distribution au hasard selon la série de Poisson :

$$144 e^{-0,764} \left(1 + \frac{0,764}{1!} + \frac{(0,764)^2}{2!} + \dots + \frac{(0,764)^k}{k!} + \dots \right)$$

TABLEAU 7

Distribution des œufs parasites dans les œufs-hôtes à l'obscurité.

Nombre d'œufs parasites par œuf-hôte	0	1	2	3	4	Total
♀ N° 1	6	30	0	0	0	36
2	8	28	0	0	0	36
3	9	27	0	0	0	36
4	11	25	0	0	0	36
Total	34	110	0	0	0	144
Fréquence théorique	67,2	51,2	19,5	5	1	143,9

Comme dans l'expérience n° 1, le calcul du χ^2 montre que la différence entre les fréquences réelles et les fréquences théoriques est hautement significative dans toutes les classes.

La vue ne joue donc aucun rôle dans la reconnaissance, par les femelles pondeuses, des œufs déjà parasités par elles-mêmes.

c) EXPÉRIENCE N° 3. — *Les œufs parasités sont reconnus par une femelle d'espèce différente.*

Bien que nous n'ayons pas réalisé d'expériences rigoureuses démontrant statistiquement la non spécificité du marquage, l'observation directe (sous la loupe binoculaire) montre que des femelles d'une espèce refusent de pondre dans des œufs-hôtes parasités récemment par une autre espèce si elles ont en même temps des œufs non parasités à leur disposition.

Ce refus n'est pas aussi absolu que celui d'une femelle vis-à-vis des œufs précédemment parasités par elle-même ou par une femelle de même espèce.

Entre le refus absolu et l'acceptation conditionnelle de pondre, il existe des degrés intermédiaires pour lesquels le refus se manifeste pendant un temps plus ou moins long.

Lorsqu'une femelle ne dispose pas d'œufs-hôtes non parasités (en plus des œufs parasités par une autre femelle de même espèce ou d'espèce différente), elle manifeste toujours une « hésitation » avant de parasiter un œuf qui l'est déjà, mais tôt ou tard elle pondra cependant dans cet œuf.

d) LE TROU DE PONTE N'EST PAS DÉCELÉ PAR UNE FEMELLE PONDEUSE.

Pour savoir si la femelle pondeuse reconnaissait un œuf précédemment parasité, par la détection du trou foré antérieurement dans le chorion de l'œuf-hôte, nous avons effectué les essais suivants :

Tout d'abord nous avons fait parasiter successivement par une femelle, sous la loupe binoculaire, 10 œufs d'*Eurygaster* préalablement séparés les uns des autres et collés provisoirement sur papier filtre. Dès que la femelle abandonnait un œuf-hôte après avoir terminé l'oviposition et la danse de marquage, l'œuf était immédiatement décollé puis recollé sur un nouveau support en plaçant précisément le point de pénétration de l'oviscapte (que nous avions spécialement repéré) contre le support. Ainsi ce trou dans le chorion était inaccessible lors des prospections ultérieures d'une femelle pondeuse tandis que les traces laissées par le marquage étaient seulement masquées partiellement (le marquage occupe en effet près de la moitié de la surface de l'œuf).

Les 10 œufs ainsi récoltés étaient exposés une nouvelle fois à la même femelle en présence de 10 œufs supplémentaires non parasités. L'observation directe dans les quelques heures suivantes nous a montré que la femelle pondait dans les œufs sains et refusait de pondre dans les œufs déjà parasités. Après 24 heures passées dans ces conditions, un contrôle final a été réalisé en disséquant les 10 œufs préalablement parasités et les 10 œufs sains supplémentaires. Les résultats consignés dans le tableau 8 concerne la même expérience répétée avec 5 femelles différentes de *Trissolcus grandis*.

TABLEAU 8

Nombre d'œufs trouvés : 1° dans des œufs-hôtes déjà parasités
mais dont le point de perforation est inaccessible et
2° dans des œufs sains (témoin).

	œufs exposés 2 fois à la femelle	œufs témoins
♀ N° 1	10	10
2	10+1	10
3	10	10
4	10	10
5	10	10
TOTAL	51	50

Si les femelles n'avaient pas reconnu que les œufs de la 1^{re} série étaient déjà parasités, elles y auraient déposé un 2^e œuf et le total de la première colonne aurait été double (100) de celui de la seconde colonne (50).

Or on constate que sur les 50 œufs-hôtes de la première colonne un seul a reçu un deuxième parasite. Cette expérience montre donc bien que la dissimulation du point de forage de l'oviscapte n'empêche pas la femelle de reconnaître qu'un œuf est déjà parasité.

c) LA RECONNAISSANCE D'UN ŒUF PARASITÉ EST DE NATURE OLFACTIVE.

La danse dite de « marquage » (cf. p. 446) peut être interprétée de plusieurs façons : séchage ou nettoyage de la tarière, étalement du vitellus de l'œuf-hôte entraîné par la tarière ou marquage hypothétique de l'œuf-hôte par une substance chimique sécrétée par la femelle qui vient de le parasiter.

Nous avons essayé de voir si le vitellus était capable d'exercer une action répulsive sur les parasites. Dans ce but nous avons étalé sur 36 œufs à l'aide d'une minutie, le broyat obtenu à partir d'une cinquantaine d'œufs de punaises.

Les 36 œufs ainsi souillés ont été collés dans une boîte de Pétri ainsi que 36 œufs témoins qui avaient subi la même manipulation mais pour lesquels le broyat était remplacé par de l'eau. Après séchage de l'eau et du vitellus deux femelles de *Trissolcus grandis* ont été placées dans la boîte pendant 24 heures à 25 °C et 70 % H.R. Ensuite les œufs ont été disséqués. Les résultats de l'expérience qui a été répétée 5 fois sont donnés au tableau 9.

TABLEAU 9
Comparaison de la ponte de *T. grandis* dans des
œufs enduits de vitellus et des œufs témoins

	Œufs enduits de vitellus		Témoins	
	Œufs exposés	Œufs parasités	Œufs exposés	Œufs parasités
exp. n° 1	36	36	36	35
2	36	32	36	34
3	36	34	36	36
4	36	34	36	32
5	36	36	36	34
TOTAL...	180	172	180	171

On constate donc que le nombre des œufs pondus dans les hôtes badigeonnés de vitellus est le même que celui des œufs déposés dans les œufs-hôtes témoins.

Le vitellus n'exerce donc aucune action répulsive vis-à-vis des femelles pondeuses. La reconnaissance des œufs préalablement parasités

ne peut s'expliquer que par la détection d'une substance déposée par la femelle qui a pondu.

Nous avons donc tenté de déterminer les organes par lesquels la femelle détecte la présence de cette substance. Lors de la danse d'inspection, la femelle est en contact avec l'œuf par ses pattes et par ses antennes. L'ablation des tarsi postérieurs ne perturbe pas le comportement de sélection des œufs non parasités. Il en est probablement de même pour les autres tarsi.

L'ablation du flagelle des antennes que nous avons réalisée chez *T. grandis* fait perdre aux femelles la capacité de reconnaître les œufs déjà parasités : par l'observation directe on peut voir pondre des femelles ainsi amputées dans des œufs préalablement parasités et qui sont refusés par des femelles non amputées. La femelle amputée pond souvent plusieurs fois de suite dans le même œuf.

Nous avons enfin tenté d'éliminer la substance de marquage par différents solvants. Des pontes fraîchement parasitées ont été lavées pendant des durées de 1 à 10 minutes dans l'eau distillée, dans la potasse à 10 %, dans l'acide chlorhydrique à 10 % et dans l'acétate d'éthyle pur (pendant 2 minutes seulement). Après rinçage à l'eau, ces œufs exposés à des femelles pondeuses étaient refusés par celles-ci. Ces mêmes femelles pondaient normalement dans les œufs non parasités auxquels nous avons fait subir les mêmes traitements.

C'est seulement par un lavage à l'acétone pendant un délai de 90 secondes, que nous avons réussi à éliminer l'effet du marquage. Nous avons ensuite couramment utilisé ce procédé pour nos expériences de parasitisme simultané décrites dans le chapitre 7.

f) CONCLUSIONS.

De l'ensemble de ces recherches il apparaît définitivement établi que :

1^o La femelle des différentes espèces de *Trissolcus* marque l'œuf dans lequel elle vient de pondre par une substance soluble dans l'acétone, insoluble dans l'eau, les acides ou les bases, insoluble dans l'acétate d'éthyle;

2^e La femelle reconnaît les œufs ainsi marqués par les pores sensoriels des articles de la massue de son antenne;

3^o La présence occasionnelle de plusieurs œufs parasites dans un même œuf-hôte résulte en général de l'une des circonstances suivantes :

- une femelle peut faire par erreur sa danse de marquage sur un œuf contigu de celui dans lequel elle vient de pondre;
- le nombre d'œufs-hôtes disponibles peut se révéler insuffisant;

- dans le cas des élevages en masse : deux femelles peuvent pondre au même instant dans un même hôte ou encore une femelle peut être perturbée avant d'effectuer sa danse de marquage ;

4° La durée d'efficacité du marquage est limitée.

3. Déterminisme du sexe des œufs pondus

Chez les Hyménoptères le sexe de l'œuf est souvent prédéterminé par la femelle au moment de la ponte. Ce problème fut posé pour la première fois par Johan DZIERZON pour l'Abeille en 1845.

D'après sa théorie les mâles d'abeilles se développent à partir des œufs non fécondés tandis que les femelles (reines et ouvrières) sont issues d'œuf fécondés. La reine déposerait à volonté des œufs mâles dans les grandes alvéoles et des œufs femelles dans les petites cellules d'ouvrières.

Ce phénomène se retrouve chez les Hyménoptères parasites. ULLYETT (1936) mentionne que les parasites déposent de préférence des œufs femelles dans les hôtes de grande taille tandis que les hôtes de petite taille reçoivent des mâles. Ce cas est très courant chez les *Ichneumonidae* *Pimplinae* (AUBERT, 1959).

a) TAUX SEXUEL CHEZ LES *Trissolcus* ET SES VARIATIONS.

Dans le cas des *Scelionidae* la plupart des espèces étudiées à ce jour présentent également une parthénogenèse arrhénotoque à l'exception de quelques unes telles que *Telenomus nakagawai* WATANABE dont la parthénogenèse est thélytoque et dont le mâle est inconnu. Contrairement à ce qui se passe chez les *Ichneumonidae*, le déterminisme du sexe n'est pas lié à la taille de l'hôte chez les *Scelionidae*. Le taux sexuel est généralement bas, les mâles représentant seulement 10 à 25 % des effectifs. Ce taux sexuel n'est pas modifié lorsqu'on fait parasiter des œufs très petits de *Stollia inconspicua* H.S. par *Trissolcus grandis*, *T. vassilievi*, *T. reticulatus* qui sont habituellement parasites d'œufs d'*Eurygaster integriceps* dont le volume est 8 fois plus grand.

Dans une même espèce (*Trissolcus grandis*, par exemple), le taux sexuel des descendants des femelles hivernantes élevées en laboratoire (12 %) est généralement plus bas que celui des générations entretenues en permanence dans les mêmes conditions d'élevage (30 %).

Ce fait confirme l'observation faite dans la nature par VIKTOROV (1967) qui constate que la 1^{re} génération de *Trissolcus grandis* comportait 17,6 % de mâles en 1961 (23,3 % en 1962) et les 2^e et 3^e générations 27,3 % en 1961 (36,3 % en 1962). Des variations très importantes sont observées d'une année à l'autre dans le taux sexuel de *T. volgensis* par VIKTOROV (14,1 % de mâles en 1961 contre 27,9 % en 1962).

Nous récapitulons ici les limites des taux sexuels constatés en élevage pour les descendants de 5 à 10 femelles de chaque espèce élevées isolément.

<i>Trissolcus grandis</i> (descendants de ♀ hivernantes).	12 %
<i>T. grandis</i> (élevage permanent)	30 %
<i>T. reticulatus</i> (élevage permanent).....	12-18 %
<i>T. vassilievi</i> (élevage permanent).....	18-19 %
<i>T. semistriatus</i> (élevage permanent)	24-25 %
<i>Gryon</i> sp. (élevage permanent)	7-11 %

Dans les conditions naturelles le taux sexuel des *Trissolcus* en fin d'estivation et en hibernation tombe à 0 % du fait de la mortalité des mâles qui tous ont disparu en automne; seules les femelles, fécondées ou non, sont capables de survivre.

b) LES COMPOSANTES DU TAUX SEXUEL DES POPULATIONS NATURELLES DE *Trissolcus*.

REMAUDIÈRE & SKAF (1963) ont analysé la distribution des sexes de *Trissolcus reticulatus* sortis de 259 pontes (de 10 à 14 œufs chacune) d'*Eurygaster integriceps* recueillies en Syrie. Le taux sexuel global obtenu était de 20,8 % de mâles, mais si l'on retranche les 14 pontes qui ont donné exclusivement naissance à des mâles (196 mâles) le taux sexuel se ramène à 13,9 % pour les 254 pontes d'où sont sortis à la fois des mâles et des femelles.

Cet échantillon comportait donc des pontes parasitées par des femelles non fécondées; les mâles qui en sont éclos représentaient 36 % du total des mâles obtenus.

c) DISTRIBUTION DES MÂLES DANS LES PONTES D'*Eurygaster* PARASITÉES.

REMAUDIÈRE & SKAF (1963) ont montré que le nombre des mâles issus d'une même ponte d'*Eurygaster* est très fréquemment égal à 1, alors que les pontes donnant 0, 2 ou 3 mâles sont peu nombreuses. Ils ont comparé la distribution de fréquences observée à une distribution de Poisson de même moyenne et de même effectif (fig. 21).

L'analyse statistique fait ainsi apparaître que les mâles ne sont pas distribués au hasard parmi les pontes et que la fréquence exceptionnellement élevée de la classe 1 (1 mâle par ponte de 14 œufs) est l'expression d'un comportement particulier de la femelle fécondée. Celle-ci serait capable de pondre préférentiellement un mâle et un seul dans une ponte.

Les auteurs cités ont émis l'hypothèse selon laquelle le premier œuf pondu par une femelle qui aborde une ponte serait précisément de sexe mâle.

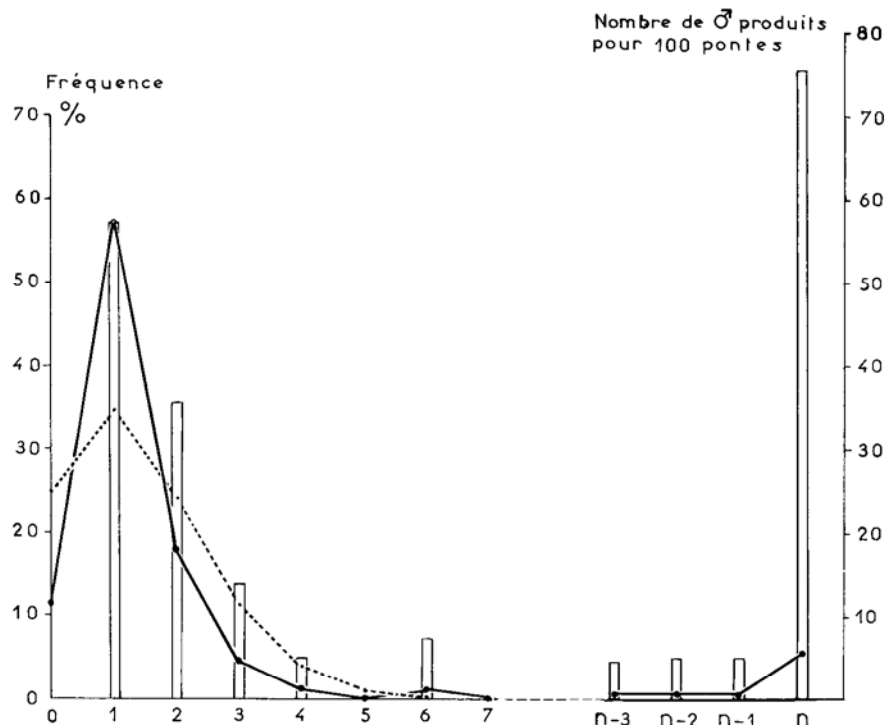


FIG. 21, courbe de fréquence des pontes d'*Eurygaster integriceps* hébergeant un nombre donné de mâles (1 à n). La courbe est établie sur 259 pontes parasitées par *Trissolcus reticulatus* en Syrie. Le nombre n est le nombre total d'œufs parasités dans chacune des 259 pontes; il est compris entre 10 et 14. La courbe en pointillé

$$y = 100 e^{-1,396} \frac{1,396^k}{k!}$$

représente une distribution de Poisson ajustée à la distribution observée. (Repris d'après REMAUDIÈRE & SKAF, 1963.)

d) SEXE DU PREMIER ŒUF PONDU PAR UNE FEMELLE FÉCONDÉE.

Nous avons utilisé dans nos expériences des œufs d'*Eurygaster integriceps* que nous faisons parasiter soit par *Trissolcus grandis*, soit par *T. reticulatus*.

Dès l'éclosion, nous mettons ensemble pendant 24 heures un mâle et une femelle de *Trissolcus* à la température du laboratoire (22° C) :

Expérience n° 1.

Nous distribuons à 50 femelles, présumées fécondées et élevées isolément dans un tube, un œuf d'*Eurygaster* que nous changeons après 3 heures d'exposition à la femelle. A la sixième heure, nous distribuons une ponte de 14 œufs qui nous permet de savoir — par

le sexe des parasites qui en sortiront — si la femelle pondreuse avait bien été fécondée.

Les résultats sont les suivants :

- 6 femelles n'ont parasité aucun œuf-hôte;
- 19 femelles n'étaient pas fécondées et n'ont eu que des mâles dans leur descendance;
- parmi les 25 femelles fécondées restantes :
 - dans 21 cas le 1^{er} œuf et le 2^e œuf pondu étaient mâles;
 - dans 1 cas le 1^{er} était mâle et le 2^e, femelle;
 - dans 3 cas le 1^{er} était femelle.

Le résultat montre donc que 22 femelles sur 25 ont donné un 1^{er} œuf mâle mais l'existence de 3 cas où le 1^{er} œuf était femelle nous a incité à reprendre l'expérience d'une autre manière pour écarter le risque de la ponte éventuelle d'œufs parasites surnuméraires dans le 1^{er} œuf-hôte pendant les 3 heures de son exposition.

Il s'est ainsi avéré indispensable de surveiller en permanence sous la loupe binoculaire la femelle pondreuse jusqu'au moment où elle a parasité son premier œuf-hôte.

Expérience n° 2.

Nous distribuons à chaque femelle une ponte complète d'*Eurygaster* (14 œufs); dès que la femelle a fini de pondre dans le 1^{er} œuf nous ôtons la ponte que nous remplaçons par une nouvelle pour savoir si la femelle était fécondée. Nous avons suivi ainsi sous binoculaire la ponte du premier œuf de 125 femelles et nous avons obtenu les résultats suivants :

- 47 femelles n'étaient pas fécondées;
- 15 femelles sont en outre à éliminer car le parasite du 1^{er} œuf attaqué n'a pas évolué jusqu'au stade adulte;
- 63 femelles ont donné un 1^{er} œuf mâle tandis que la descendance ultérieure comportait des mâles et des femelles.

Ainsi, 63 femelles sur 63 ont donné un 1^{er} œuf mâle. Le 1^{er} œuf pondu par la femelle au début de sa vie est donc bien un mâle.

Expérience n° 3.

Il s'agissait alors de savoir si, après un délai de 24 heures pendant lesquelles la femelle était privée d'œufs de punaises, le 1^{er} œuf pondu sur une nouvelle ponte-hôte serait à nouveau du sexe mâle.

Il s'agissait aussi de reconnaître le sexe du 2^e et du 3^e œuf pondu dans chaque ponte-hôte.

Le protocole de l'expérience est le suivant :

On suit sous binoculaire la ponte des trois premiers œufs d'une femelle; on repère la position de ceux-ci sur un schéma. On laisse le parasite sur une nouvelle ponte-hôte pendant le délai limité de 3 heures de façon à savoir si la femelle était bien fécondée. Puis on la prive

d'hôtes pendant 24 heures. Enfin on lui présente une nouvelle ponte d'*Eurygaster* et on suit l'oviposition de la femelle dans les trois premiers œufs de cette ponte.

Les résultats obtenus avec 52 femelles qui, par leur descendance, se sont révélées fécondées, sont réunis dans le tableau 10.

TABLEAU 10

Sexe des trois premiers œufs pondus sur la 1^{re} ponte-hôte et sur la 3^e ponte-hôte après 24 heures de privation d'hôte

	Première ponte-hôte			Troisième ponte-hôte		
	♂	♀	♂ %	♂	♀	♂ %
1 ^{er} œuf	51	1	98 %	38	8	83 %
2 ^e œuf	34	18	65 %	15	34	31 %
3 ^e œuf	24	28	46 %	16	30	35 %

On constate ainsi que le pourcentage de mâles décroît régulièrement du 1^{er} au 3^e œuf parasité de la première ponte-hôte. Le 1^{er} œuf déposé dans une nouvelle ponte après un délai de 24 heures est lui aussi très fréquemment mâle (83 %).

Ces résultats apportent une confirmation de l'hypothèse de REMAUDIÈRE & SKAF (1963) selon laquelle le 1^{er} œuf déposé dans une ponte-hôte est un mâle. Les pourcentages de mâles que nous avons obtenus dans les 2^e et 3^e œufs sont toutefois plus élevés que ceux rencontrés dans la nature.

4. Comportements d'agressivité

Dans les conditions naturelles la densité des parasites étant faible l'insecte a rarement l'occasion de manifester un comportement d'agressivité vis-à-vis de ses congénères. Des comportements agressifs sont en revanche fréquemment observés dans les élevages de groupes; ils sont plus ou moins directement liés au confinement et à la surpopulation.

a) COMPORTEMENTS AGRESSIFS LORS DE LA PONTE.

PICARD (1922) a observé l'agressivité mutuelle des femelles qui se disputent un hôte chez *Tetrastichus galerucae* FONSCOLOMBE (*Hym. Eulophidae*) pour la possession d'œuf de *Galerucella luteola* MÜLLER (*Col. Chrysomelidae*). Pour les *Scelionidae* le même phénomène a été observé pour la première fois par VOUKASSOVITCH (1925) chez *Trissolcus eurydema*; cet auteur note une agressivité des femelles pendant la ponte dans les conditions d'élevage. Des cas semblables sont mentionnés par LEVER (1933), ALEXANDROV (1947-1949), WILSON (1961), et par SUBBA RAO & al. (1961).

Nous avons observé le même phénomène dans tous nos élevages, c'est-à-dire dans le cas de 16 espèces de *Trissolcus*, de 2 espèces de *Telenomus* et d'une espèce de *Gryon*. C'est toujours la femelle qui est

déjà sur une ponte qui attaque les femelles perturbatrices et généralement elle réussit à en conserver la possession après une lutte plus ou moins acharnée.

Les femelles s'attaquent mutuellement à l'aide de leurs mandibules et tentent de saisir l'adversaire aux points d'insertion des ailes, des antennes ou parfois par une patte. Dans la plupart des cas, la lutte n'a pas une issue fatale. Les ailes plus ou moins tordues sont remises en place après quelques secondes. Parfois cependant une antenne peut être en partie sectionnée.

L'agressivité des femelles est plus marquée chez certaines espèces telles que *Trissolcus grandis*. Par contre les femelles de *T. reticulatus* et de *T. tumidus* sont plus tolérantes; plusieurs d'entre elles pouvant pondre en même temps sur une même ponte-hôte; dans le cas extrême on observe parfois deux femelles pondant au même instant dans le même œuf.

L'agressivité est moins accusée chez les femelles des genres *Teleonomus* et *Gryon* que chez celles du genre *Trissolcus*.

b) COMPORTEMENTS AGRESSIFS LORS DE L'ÉCLOSION.

b 1) *Agressivité du mâle.*

Nous avons montré plus haut comment le premier mâle éclos prend possession de la ponte attendant l'éventuelle éclosion des femelles, retardant l'éclosion des autres mâles et chassant ceux qui réussissent à sortir.

Dans le cas d'élevages en groupes importants, un mâle étranger prend généralement possession d'une ponte-hôte dont les parasites sont en cours d'émergence et tente de s'accoupler avec les femelles dès qu'elles apparaissent. On assiste alors à des combats de mâles qui essayent de déloger celui qui a pris possession de la ponte.

b 2) *Agressivité aberrante d'une femelle.*

Un cas exceptionnel d'agressivité a été constaté entre une femelle « A » de *Trissolcus simoni* MAYR récemment éclos et une autre femelle « B » qui commençait à sortir de l'œuf-hôte.

La femelle « A » se précipite sur « B » qui s'immobilise aussitôt. Dans une agitation frénétique la femelle « A » va et vient au-dessus de la femelle « B », ses mandibules ouvertes, et tente de mordre ses antennes ou ses pattes antérieures. Au moindre mouvement de « B » la femelle « A » recommence son attaque.

Elle réussit à sectionner d'abord la massue d'une des antennes puis l'antenne au niveau du scape. Entre temps la femelle « A » chasse un mâle qui venait prendre possession de la ponte. Pendant tous ces combats les antennes de la femelle « A » vibraient très rapidement. Après 5 minutes la femelle « A » s'est calmée et est partie. Nous n'avons pu trouver aucune interprétation permettant de comprendre les causes d'un tel comportement.

CHAPITRE 6

RAPPORTS HÔTE-PARASITE

Dans l'étude d'un parasite oophage, la connaissance du développement embryonnaire de l'hôte est essentielle et sert de base à l'étude des interactions réciproques entre les deux éléments du couple hôte-parasite.

1. Aspect des œufs d'*Eurygaster* au cours du développement embryonnaire

La parfaite transparence du chorion d'*Eurygaster integriceps* permet de suivre le développement embryonnaire des œufs. On peut ainsi distinguer aisément 5 stades principaux dont nous précisons la durée respective à la température de 25 °C.

Stade 1.

Aussitôt après la ponte, l'œuf est de couleur vert clair tout à fait homogène; cette étape dure 2 jours.

Stade 2.

A partir du 3^e jour apparaît la séreuse, fine membrane qui tapisse le chorion et que l'on reconnaît aisément à la pigmentation de ses noyaux. L'œuf paraît ainsi s'assombrir en raison de la ponctuation sombre formée par les noyaux des cellules de la séreuse. Ce stade dure 40 à 45 heures au cours desquelles la pigmentation s'accroît progressivement. A ce stade la tête de l'embryon de la punaise est orientée vers le pôle postérieur de l'œuf.

Stade 3.

C'est le stade de retournement de l'embryon dont la tête remonte peu à peu vers le pôle antérieur de l'œuf. Au cours de cette ascension de l'embryon, le vitellus se trouve progressivement incorporé dans le tube digestif. Extérieurement ce stade est marqué par le refoulement de la séreuse devant la tête de l'embryon, ce qui se traduit par une condensation de la pigmentation à la calotte supérieure de l'œuf où elle finit par former un disque sombre (fig. 22). Ce stade est très bref et ne dure guère qu'une dizaine d'heures.

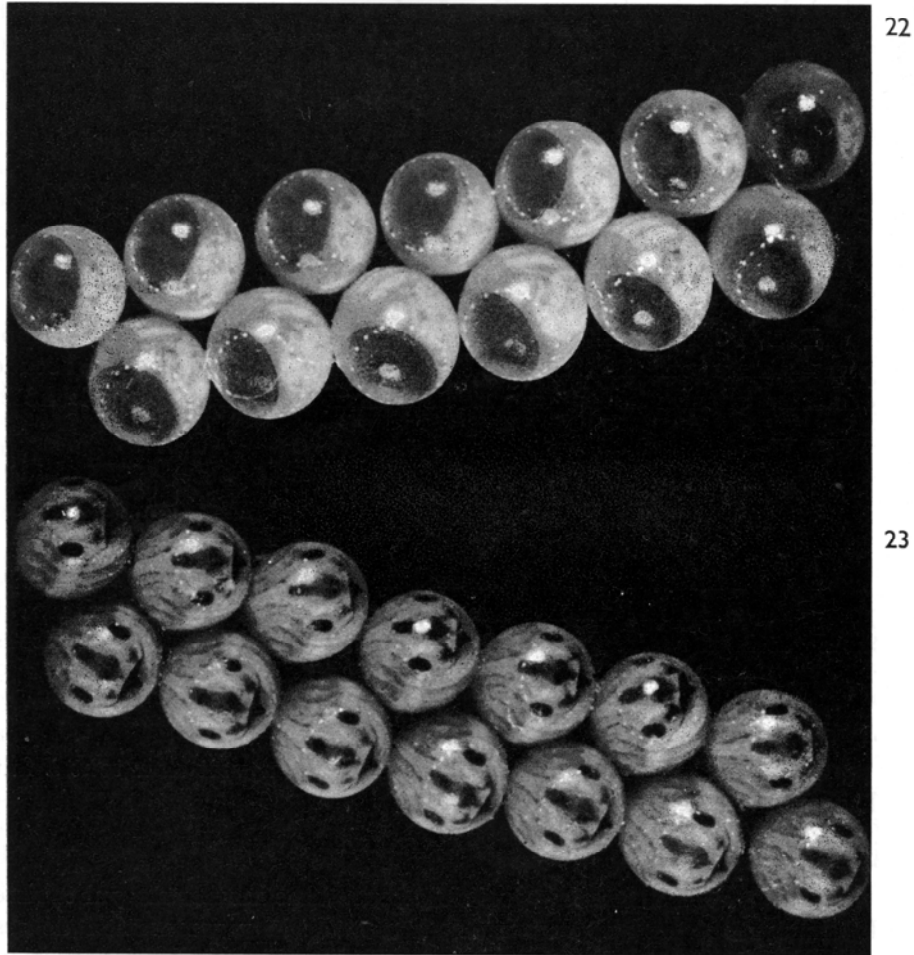


FIG. 22-23, aspect de l'œuf d'*Eurygaster integriceps* aux stades 3 et 5 du développement embryonnaire.

Stade 4.

Le disque sombre se rétrécit et devient tout à fait noir avec un anneau périphérique déprimé et plus pâle; il s'invagine progressivement dans le tube digestif qui se referme sous la tête de l'embryon. A ce moment, l'ovirupteur est visible sous la forme d'un triangle non pigmenté. Ce stade dure 12 heures.

Stade 5.

Nous fixons le début de ce stade au moment où l'ovipositeur est devenu noir. L'éclosion survient 35 heures plus tard (fig. 23).

2. Influence du développement embryonnaire de l'hôte sur sa réceptivité au parasite

Chez les Hyménoptères parasites d'œufs on rencontre selon les espèces divers degrés d'exigence pour la fraîcheur des œufs-hôtes. Les espèces les plus exigeantes ne pondent que sur des œufs n'ayant pas dépassé le stade de la blastokinèse, tandis que les autres sont capables de parasiter des œufs dont le développement embryonnaire est pratiquement achevé. Par exemple JACKSON (1960 et 1964), étudiant les parasites des œufs de Dytique, remarque que le Mymaride *Caraphractus cinctus* WALKER ne peut évoluer que dans des œufs frais tandis que l'Eulophide *Mestocharis bimacularis* DALMAN parasite avec le même succès les œufs âgés de 24 heures et ceux dont l'embryon est développé.

Chez les *Scelionidae* la plupart des espèces pondent et évoluent dans de bonnes conditions dans les œufs-hôtes dont le développement embryonnaire n'a pas dépassé le stade de blastokinèse. En l'absence d'œufs à ce stade, certaines espèces (sinon toutes) sont en outre capables de parasiter les œufs hôtes jusqu'à un stade de développement très avancé mais les chances d'émergence du parasite sont de plus en plus faibles en fonction de l'âge de l'embryon-hôte (PARMAN, 1928; PEMBERTON, 1933; OKADA & *al.*, 1934; VAN VUUREN, 1935).

Dans le cas des *Trissolcus*, ALEXANDROV (1949) observe également que *T. grandis* peut pondre en laboratoire dans des œufs de punaises dont l'embryon est déjà très évolué mais il constate que le parasite achève rarement son développement dans ces conditions.

Les expériences que nous avons conduites avec la plupart des espèces de *Trissolcus* dont nous disposons ont donné des résultats semblables. Les œufs aux stades embryonnaires 1, 2 et 3 sont nettement préférés par le parasite et assurent régulièrement le développement de celui-ci. Les œufs aux stades 4 et 5 sont rarement parasités. Dans une expérience réalisée avec 5 femelles isolées de *Trissolcus vassilievi*, à chacune desquelles nous avons présenté 5 œufs de chaque stade, nous avons obtenu le développement des parasites dans la plupart des œufs aux stades 1, 2 et 3 mais 16 % seulement des œufs des stades 4 et 5 ont été parasités.

3. Interactions hôte-parasite

L'action du parasite sur l'hôte varie selon leur stade respectif de développement. En ce qui concerne l'œuf-hôte on peut considérer un stade zéro qui est celui de l'œuf pondu par une femelle non fécondée. Cet œuf dépourvu d'embryon est accepté par toutes les espèces de *Trissolcus*; celles-ci sont capables d'y accomplir leur développement complet.

Les œufs au stade 1 dont l'embryon est très jeune se comportent vis-à-vis du parasite comme les œufs non fécondés. Aucune modification extérieure de l'œuf-hôte n'apparaît, l'œuf demeure vert pâle jusqu'à la nymphose du parasite.

Dans les œufs au stade 2, le chorion est tapissé intérieurement par la séreuse, membrane très fine dont les noyaux sont pigmentés. La pénétration de l'oviscapte du parasite détermine une perforation de la séreuse qui éclate et se désagrège. Lorsqu'on examine une ponte d'*Eurygaster* exposée à l'action d'une femelle de *Trissolcus*, on constate, après 2 ou 3 heures, l'aspect très particulier des œufs parasités dans lesquels les débris de la séreuse forment des masses sombres très irrégulières (fig. 24). Cette dilacération de la séreuse est strictement liée à la piqûre de la femelle pondeuse et non à l'action de la larve du premier stade du parasite; l'éclosion de celle-ci n'intervient que dans un délai minimum de 20 heures après la ponte. L'embryogenèse de la punaise est ainsi interrompue avant l'éclosion de l'œuf parasite dans l'œuf-hôte.

Dans les œufs au stade 3, l'embryon progresse vers le pôle supérieur de l'œuf (fig. 22), l'œuf parasite est déposé, soit dans l'embryon lui-même, soit, plus rarement, dans la calotte pigmentée résultant du refoulement de la séreuse. L'embryon de la punaise est rapidement dilacéré par la larve du premier stade du parasite.

Dans les œufs au stade 5, l'embryon est complètement formé, sa destruction par la larve parasite est lente mais complète. L'ovirupteur qui est encore pâle est dévoré par la larve tandis que l'ovirupteur noir des œufs au stade 5 subsiste dans l'œuf à la fin de la croissance du parasite. On le retrouve, quelques jours plus tard, enkysté dans le cocon comme cela se produit pour tous les corps étrangers (cf. p. 424 et fig. 11 p. 419).

Dans la nature on rencontre aussi des œufs parasités dont le cocon contient un ovirupteur mais la rareté de ces cas montre bien que les œufs de punaise dont l'embryon a atteint le stade 5 sont peu réceptifs aux parasites et permettent difficilement l'évolution de l'Hyménoptère. Pour mieux discerner, dans ces conditions, les relations hôte-parasite, nous avons élevé isolément 5 femelles de *Trissolcus grandis* en présence d'œufs aux stades 4 et 5. Les résultats du tableau 11 montrent le pourcentage élevé des œufs qui ne donnent ni larve de punaise, ni parasite (59 %), tandis que les pourcentages d'œufs évoluant en punaise et ceux évoluant en parasite sont faibles et peu différents (15,3 % et 25,6 %). Ces résultats confirment pleinement les observations de VIKTOROV (1967).

On peut supposer que les 51 œufs qui ont donné naissance à des larves de punaises n'ont pas été attaqués par les parasites; dans cette hypothèse les 84 œufs qui ont évolué en parasites et les 199 qui

n'ont rien donné représentent respectivement 30 et 70 % des œufs attaqués.

Dans les conditions de l'expérience, il n'était pas possible de savoir si les œufs qui n'ont donné ni punaise, ni parasite, avaient effectivement reçu un œuf de *Trissolcus*.

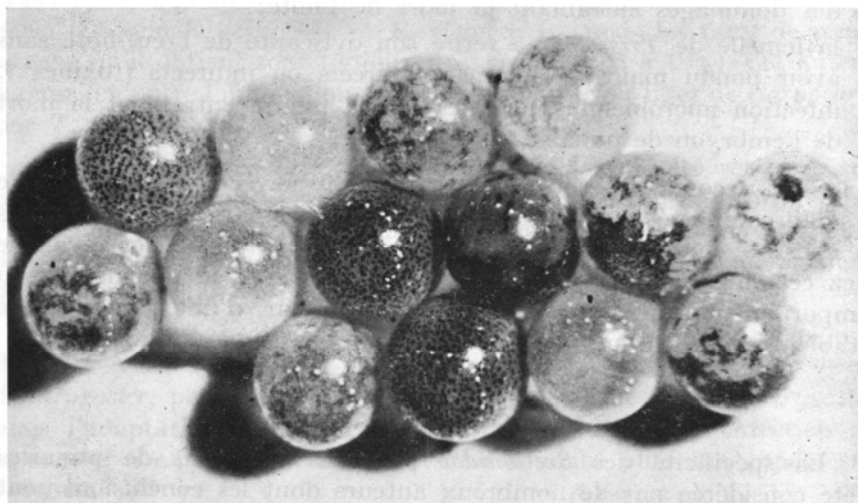


FIG. 24. œufs d'*Eurygaster integriceps* après 4 heures d'exposition au stade 2 à une femelle de *Trissolcus grandis*. — On distingue 3 œufs non parasités dont la séreuse présente l'aspect régulièrement tacheté caractéristique de la fin du stade 2. Les onze autres œufs ont été parasités : les débris de la séreuse forment des taches irrégulières.

TABLEAU 11

Évolution des œufs aux stades 4 et 5, présentés à 5 femelles de *T. grandis* à 20-22 °C.

	Punaises mortes dans les œufs	Parasites ayant atteint le stade nymphal	Punaises écloses	Nombre tota des œufs exposés
♀ n° 1	33	11	21	65
2	20	35	10	65
3	40	22	3	65
4	57	6	11	74
5	49	10	6	65
TOTAL	199	84	51	334
Pourcentage	59,0 %	25,6 %	15,3 %	99,9 %

Dans une autre expérience nous avons disséqué des œufs au stade 5 dans lesquels nous avons vu une femelle insérer sa tarière, puis exécuter la danse de marquage. Nous n'avons pas réussi à retrouver l'œuf de l'Hyménoptère qui était probablement masqué dans les tissus de l'hôte.

Deux interprétations subsistent pour expliquer le pourcentage élevé des œufs qui n'évoluent pas lorsqu'ils ont été attaqués au stade 5 :

- la femelle de *Trissolcus* a pondu son œuf dans l'hôte mais le parasite est mort au stade œuf ou larve du premier stade, après avoir causé des dommages entraînant la mort de l'hôte;
- la femelle de *Trissolcus* a retiré son oviscapte de l'œuf-hôte sans avoir pondu mais les dommages directs ou indirects (toxines ?, infection microbienne ?) causés par la piqure entraînent la mort de l'embryon de punaise.

Si la seconde interprétation se révélait correcte, l'Hyménoptère se serait comporté en prédateur vis-à-vis de la punaise; cela n'a jamais été constaté chez les *Scelionidae* et autres *Proctotrupoidea*; en revanche chez certains *Chalcidoidea* comme les *Aphelinidae* le phénomène du comportement tantôt parasite, tantôt prédateur, d'une même espèce est bien connu (MARCHAL, 1909; CLAUSEN, 1940; MICHEL, 1967).

4. Spécificité parasitaire

La spécificité des *Scelionidae* parasites des œufs de punaises a été considérée par de nombreux auteurs dont les conclusions sont parfois plus ou moins contradictoires (MASNER, 1958; CHICHEPETILNIKOVA, 1958; BROWN, 1962). C'est à VIKTOROV (1964, 1967) que l'on doit la meilleure mise au point sur cette question.

Deux difficultés se présentent lorsqu'on aborde le problème de la spécificité chez les *Trissolcus* parasites de punaises d'une part la systématique du genre est encore en pleine évolution (de nombreuses espèces autrefois réunies sous un même taxon sont maintenant reconnues comme distinctes), d'autre part l'élevage de certaines espèces peut être réalisé sans difficulté sur des hôtes qu'elles ne parasitent jamais dans la nature malgré leur coexistence dans un même biotope.

Les espèces du genre *Trissolcus* sont étroitement inféodées aux punaises de la superfamille des *Pentatomoidea*. Néanmoins on connaît le cas de quelques espèces qui accomplissent aussi leur développement aux dépens d'autres superfamilles d'Hétéroptères et aux dépens de Planipennes. Ainsi, nous avons pu élever *T. semistriatus* dans les œufs de *Coreus marginatus* L. (*Het.*, *Coreidae*); *T. grandis* a été obtenu d'œufs d'*Ascalaphus libelluloides* SCHAF. (Planipenne, *Ascalaphidae*) (RÉAL, *in litt.*).

On rencontre chez les *Trissolcus* tous les degrés de spécificité allant de la monophagie assez stricte à une oligophagie assez large couvrant même plusieurs familles de Pentatomides. Il convient en outre de distinguer les cas fort nombreux où une sténophagie très étroite dans les conditions naturelles masque une oligophagie potentielle beaucoup plus étendue.

L'espèce où l'éventail des hôtes est le plus restreint est *T. eurydema* VASS. (= *T. simoni* auct.); on le rencontre dans la nature dans les œufs d'*Eurydema ornata* L. à l'exclusion de tout autre Pentatomide. Nous n'avons jamais réussi à faire parasiter par cette espèce les œufs d'*Eurygaster* ni ceux d'*Aelia* que nous lui avons présentés. VIKTOROV (1964-1966) a montré de son côté qu'elle peut infester d'autres *Eurydema* tels que *E. festiva* L. et *E. oleracea* L., mais les taux de parasitisme qu'il obtient sont toujours très faibles (0,5 à 1 %). Cet auteur a réussi en outre l'infestation de *Dolycoris baccarum* L. et de *Carpocoris* par *T. eurydema* VASS.

Dans la nature, *Trissolcus tumidus* n'a jamais été retrouvé sur œuf d'*Eurygaster integriceps* bien que cette punaise soit, au printemps, l'espèce dominante de la région. Au laboratoire nous avons pu élever des *T. tumidus* uniquement sur œuf d'*Eurygaster* et maintenir pendant de nombreuses années l'élevage permanent sur cet hôte.

De même *Trissolcus rufiventris* qui, dans la nature, se développe dans les œufs d'*Aelia* spp. et se rencontre très rarement dans ceux d'*Eurygaster*, peut être élevé au laboratoire sur œuf d'*Eurygaster* mais l'adaptation au nouvel hôte est assez difficile; l'entretien de la souche n'a jamais pu être poursuivi pendant plusieurs années sur cet hôte.

Certaines espèces dont l'éventail des hôtes est assez large refusent parfois de pondre dans les œufs d'autres punaises de la même famille mais elles acceptent en revanche ceux d'espèces appartenant à une famille différente. Ainsi, au Japon, *Trissolcus mitsukurii* vit aux dépens de nombreux *Pentatomidae*: *Nezara antennata* SCOTT, *N. viridula* L., *Dolycoris baccarum* L., *Lagynotomus assimulans* DISTANT, *Piezodorus rubrofasciatus* F., *Gonopsis affinis* UHLER (YASUMATSU & WATANABE, 1964-1966); nous avons pu multiplier cette espèce sans difficulté sur un autre *Pentatomidae* (*Brachynema virens* KLUG) et sur un *Scutelleridae* (*Eurygaster integriceps*) tandis que nous n'avons pu l'adapter aux œufs d'*Aelia melanota* FIEB. (*Pentatomidae*): sur ce dernier hôte on obtient seulement un ou deux descendants par femelle.

Si l'on considère les caractéristiques du complexe des *Trissolcus* parasites des punaises des céréales, on remarque que certaines espèces sont communément rencontrées sur les punaises des genres *Eurygaster* et *Aelia*: *T. grandis*, *T. vassilievi*, *T. djadetchko*, *T. semistriatus*; d'autres sont beaucoup plus fréquentes comme parasites d'*Aelia*: *T. basalis*, *T. rufiventris*, *T. rungsi*, *T. histani*, *T. ghorjii*; en revanche, les espèces suivantes se rencontrent de préférence sur *Eurygaster*: *T. reticulatus*, *T. volgensis*, *T. pseudoturesis*.

La classification ainsi établie ne doit pas être considérée de façon rigoureuse, elle indique seulement la préférence de certaines espèces vis-à-vis de l'un des genres considérés.

5. Influence de l'espèce-hôte sur la taille du parasite

Comme cela a déjà été reconnu chez la plupart des Hyménoptères parasites solitaires (SALT, 1940), la taille des *Trissolcus* est étroitement liée au volume des œufs-hôtes dont ils sont issus. Des écarts considérables de taille ont été constatés dans nos élevages de *T. grandis* selon l'hôte utilisé (*Apodiphus amygdali* GERMAR, *Eurygaster integriceps* PUT. ou *Stollia inconspicua* H.S.) (tableau 12).

TABLEAU 12

Dimensions respectives des œufs-hôtes et des spécimens de *T. grandis* qui en sont issus.

	Œuf-hôte		Parasite	
	hauteur	diamètre	longueur	largeur
<i>Apodiphus amygdali</i>	1,95	1,45	1,5-1,6	0,7
<i>Eurygaster integriceps</i>	—	1,20	1,1-1,2	
<i>Stollia inconspicua</i>	—	0,62	0,7	0,3

D'après FLANDERS (1935), SALT (1941), les grands individus ont tendance à dédaigner les hôtes ayant un volume très inférieur à celui des hôtes dont ils sont issus; cette règle se trouve vérifiée chez les *Trissolcus*. Les individus de grande taille de *T. vassilievi* provenant d'œuf d'*Apodiphus amygdali* ne peuvent pas d'emblée parasiter l'œuf de *Stollia inconspicua* H.S. alors que leurs descendants élevés sur œufs d'*Aelia* (dont le volume est intermédiaire entre celui des deux autres) sont capables de le faire.

CHAPITRE 7 COMPÉTITION INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUE CHEZ LES *TRISSOLCUS*

Les phénomènes de compétition interspécifique ont été très peu étudiés jusqu'à présent chez les *Hym. Scelionidae* alors que ce genre de recherches a été fortement développé dans d'autres groupes comme les Diptères parasites (PANTEL, 1910; DUPUIS, 1963). Chez les *Trissolcus* la plupart des auteurs cités dans les précédents chapitres ont remarqué que la règle générale selon laquelle un œuf-hôte ne recevait qu'un œuf-parasite présentait — comme toute règle en biologie — des exceptions. Nous avons nous-mêmes déjà mentionné (pp. 448-452 et 454) les conditions dans lesquelles un ou plusieurs œufs pouvaient coexister dans le même hôte. Or les mêmes auteurs considéraient que l'œuf-hôte permet seulement l'évolution jusqu'au stade imago d'un seul et unique parasite.

Nos recherches, poursuivies pendant de nombreuses années sur des quantités considérables d'individus, nous permettent d'apporter les observations complémentaires suivantes :

- Le nombre maximum d'œufs de *Trissolcus* que nous avons trouvé dans un œuf-hôte (*Eurygaster*) est de 5. Ce cas exceptionnel a été obtenu en exposant une ponte de 14 œufs-hôtes à une dizaine de femelles de *T. vassilievi*.
- Contrairement aux affirmations de tous les auteurs antérieurs, on observe parfois l'émergence de 2 imagos de *Trissolcus* à partir d'un même œuf-hôte. Nous avons observé ce fait dans les 10 cas mentionnés au tableau 13 :

TABLEAU 13
Distribution des sexes dans les œufs ayant assuré l'évolution
de deux parasites.

	ÉCLOS VIVANTS		MORTS AVANT ÉCLOSION	
	♀	♂	♀	♂
1. <i>Trissolcus grandis</i>	—	2	—	—
2. —	2	—	—	—
3. —	2	—	—	—
4. —	—	1	—	1
5. —	—	1	—	1
6. —	1	1	—	—
7. <i>T. simoni</i>	2	—	—	—
8. <i>T. reticulatus</i>	—	1	—	1
9. —	—	1	—	1
10. <i>T. vassilievi</i>	2	—	—	—

Nous remarquons que, dans 9 cas sur 10, les deux individus contenus dans le même œuf sont du même sexe.

Ces 10 cas ont été constatés dans les élevages de souches où le nombre des parasites était généralement grand par rapport au nombre des œufs-hôtes qui leur étaient périodiquement distribués. L'émergence de deux *Trissolcus* à partir d'un seul œuf-hôte doit être considérée comme un phénomène exceptionnel dont la probabilité de manifestation dans les œufs qui ont reçu plusieurs œufs parasites est infime. Le processus normal que nous avons vérifié sur plus de 500 œufs suivis individuellement est l'élimination de tous les parasites sauf un.

Dans toutes les expériences exposées dans le présent chapitre, nous ne considérons que la compétition entre parasites qui ont coexisté un certain temps à l'état d'œuf dans le même hôte.

1. Conditions expérimentales

La technique employée pour obtenir deux œufs parasites dans un même œuf-hôte est décrite page 454. La difficulté de son application résultait seulement de l'obligation absolue d'une surveillance permanente de la femelle pondeuse de *Trissolcus*. Le lavage à l'acétone de la trace laissée par la femelle pondeuse sur l'œuf-hôte provoque parfois l'éclatement de celui-ci. En pratique pour obtenir des œufs hébergeant un premier œuf parasite, nous placions dans un tube 3 ou 4 œufs d'*Eurygaster* en présence d'une femelle de *Trissolcus* et sur un schéma nous notions au fur et à mesure le numéro de l'œuf qui venait d'être parasité et l'heure exacte de la fin de l'oviposition (caractérisée par la danse de marquage). Trois tubes pouvaient être surveillés en même temps. Dès que tous les œufs étaient parasités ils étaient lavés à l'acétone. Il faut compter une heure pour obtenir une vingtaine d'œufs ainsi parasités.

Les œufs-hôtes pouvaient être exposés à un nouveau parasite dans les mêmes conditions après un délai connu.

2. Observations sur les modalités de l'élimination des larves surnuméraires

La dissection d'une centaine d'hôtes ayant reçu deux œufs parasites 20 à 40 heures plus tôt nous a permis de suivre les conditions de l'élimination de l'un des parasites.

La plupart des œufs disséqués contenaient soit deux œufs non encore éclos, soit une jeune larve et un œuf non éclos ni altéré, soit une jeune larve et un œuf dilacéré, soit deux jeunes larves vivantes, soit encore une larve vivante et une larve morte. C'est seulement dans un seul cas que nous avons surpris le combat de deux larves de taille inégale, la plus grande maintenait la plus petite entre son

processus caudal et son céphalothorax. Dans un autre cas, nous avons vu un œuf non éclos retenu de la même façon par le processus caudal d'une larve du premier stade.

Il apparaît ainsi que le stade éliminé est, selon les circonstances, l'œuf ou la larve du premier stade tandis que le stade éliminateur est toujours la larve du premier stade. Ces observations directes montrent en outre qu'au début du premier stade, deux larves parasites peuvent aussi coexister dans le même œuf; ceci n'est pas surprenant en raison de l'importance du volume de vitellus disponible par rapport à celui des jeunes larves. La rencontre de deux larves ou d'une larve et d'un œuf ne peut être que le résultat du hasard. Les chances de rencontre s'accroissent au fur et à mesure de la croissance des larves et de la diminution du volume de vitellus disponible; elles s'accroissent aussi avec la mobilité de la larve.

Il apparaît aussi que la première larve de *Trissolcus* éclore a des chances plus grandes de survie par la destruction du deuxième œuf ou par son avantage de taille dans le combat qui l'opposera un peu plus tard à une larve plus petite. Si le décalage entre l'éclosion des deux larves est grand, on peut penser que l'avantage revient à la larve la plus jeune; en effet la mobilité de la larve décroît avec son âge, de plus une grosse larve dans un volume déjà réduit de vitellus semble vulnérable. Aucune observation directe ne nous a permis jusqu'à présent de confirmer cette hypothèse, toutefois l'analyse de la compétition *grandis* \longleftrightarrow *tumidus* plaide fortement en sa faveur (cf p. 476).

Les modalités de l'élimination des larves surnuméraires paraissent indépendantes de l'espèce parasite : l'élimination se fait de la même façon lorsque les deux œufs appartiennent à la même espèce ou non.

La différence entre les durées d'incubation des œufs des espèces de *Trissolcus* doit jouer un rôle important pour déterminer leurs chances de survie respectives.

3. Analyse des résultats de la compétition entre 6 espèces de *Trissolcus* prises deux à deux

Nous avons recensé le nombre d'individus de chaque espèce issus de la compétition des espèces suivantes prises 2 à 2 : *T. vassilievi*, *T. simoni*, *T. semistriatus*, *T. grandis*, *T. tumidus* et *T. reticulatus*. Quatre à douze œufs ont été parasités successivement à moins d'une heure d'intervalle par chaque couple d'espèce; afin de voir l'influence éventuelle du premier œuf pondu, nous avons testé pour chaque couple, tel que *vassilievi-simoni*, le couple inverse c'est-à-dire *simoni-vassilievi*.

Les résultats sont donnés dans la fig. 25.

Les conclusions provisoires suivantes peuvent être tirées des résultats obtenus :

1. Quelle que soit l'espèce du couple qui a été pondue la première dans l'œuf-hôte :

vassilievi élimine *grandis* (9 œufs sur 9);
 — — — *semistriatus* (17 œufs sur 17);
reticulatus élimine *simoni* (13 œufs sur 13);
simoni a tendance à éliminer *grandis* (8 œufs sur 10);
 — — — *tumidus* (12 œufs sur 14).

2. La première espèce pondue dans l'hôte est éliminée par *vassilievi* (à l'exception de *simoni*), et par *reticulatus* (à l'exception de *tumidus*).

		PREMIERE ESPECE PONDUE					
		<i>vassilievi</i>	<i>simoni</i>	<i>semistriatus</i>	<i>grandis</i>	<i>tumidus</i>	<i>reticulatus</i>
D E U X I E M E S P E C E P O N D U E	<i>vassil.</i>		3 sim.	0 sem.	0 gr.	0 tum.	1 ret.
		1 vass.		12 vass.	4 vass.	6 vass.	7 vass.
	<i>simoni</i>	7 vass.		0 sem.	1 gr.	0 tum.	1 ret.
		1 sim.		5 sim.	3 sim.	7 sim.	0 sim.
	<i>semistr.</i>	5 vass.	1 sim.		4 gr.	0 tum.	3 ret.
		0 sem.	6 sem.		0 sem.	6 sem.	1 sem.
P R E M I E R E E S P E C E P O N D U E	<i>grandis</i>	5 vass.	5 sim.	5 sem.		2 tum.	0 ret.
		0 gr.	1 gr.	1 gr.		3 gr.	5 gr.
	<i>tumidus</i>	0 vass.	5 sim.	3 sem.	0 gr.		3 ret.
		7 tum.	2 tum.	4 tum.	5 tum.		3 tum.
	<i>reticul.</i>	0 vass.	0 sim.	0 sem.	0 gr.	2 tum.	
		0 ret.	7 ret.	3 ret.	6 ret.	5 ret.	

FIG. 25, résultats de la compétition entre 6 espèces de *Trissolcus* prises 2 à 2. Dans chaque case sont indiqués en haut à droite le nombre d'œufs hôtes d'où est sortie l'espèce qui a pondue la première et en bas à gauche le nombre d'œufs hôtes qui ont assuré l'évolution de la 2^e espèce à laquelle ils ont été exposés.

3. La première espèce pondue dans l'hôte a tendance à éliminer la seconde pour les couples suivants :

vassilievi-simoni (10 fois sur 12);

grandis-semistriatus (9 fois sur 10).

4. La deuxième espèce pondue dans l'hôte élimine la première dans les couples suivants :

grandis-reticulatus (11 fois sur 11);

semistriatus-simoni (11 fois sur 12);

vassilievi-tumidus (13 fois sur 13);

vassilievi-reticulatus (13 fois sur 13);

La figure 26 récapitule les cas d'élimination les plus nets entre les espèces prises deux à deux. Si l'on affecte du signe + les cas où l'espèce se comporte en éliminatrice et du signe — ceux où l'espèce est éliminée, on obtient pour chacune des 6 espèces un indice qui reflète son aptitude à dominer les autres espèces (indice positif) ou sa tendance à être éliminée (indice négatif). On pourrait ainsi établir le classement suivant :

T. vassilievi + 4

T. reticulatus + 3

T. simoni 0

T. tumidus — 2

T. semistriatus — 2

T. grandis — 5

Un classement sans doute très différent aurait été obtenu si un délai de plusieurs heures s'était écoulé entre l'introduction de l'œuf du premier parasite et celle du second.

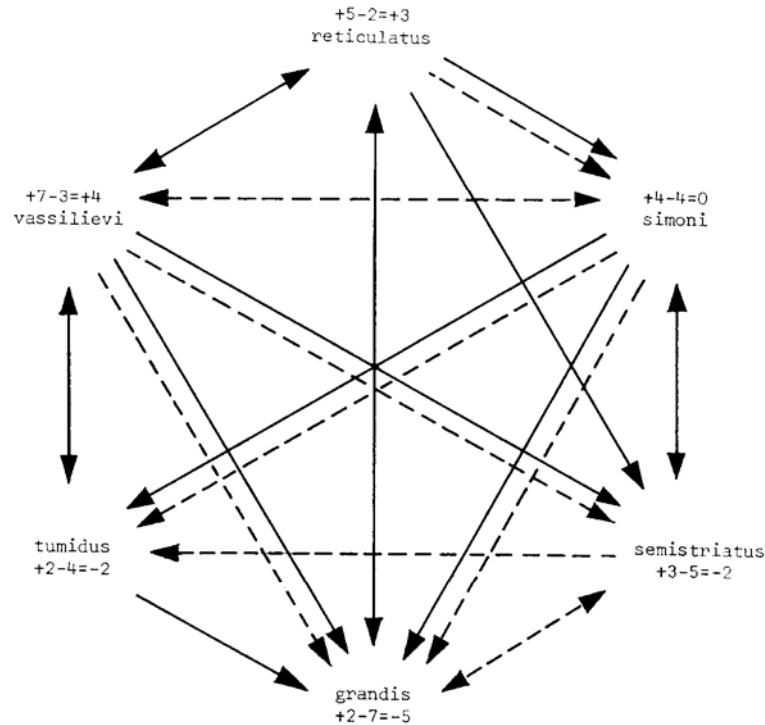
Un fait inattendu est la position extrême de *T. grandis* dans ce classement. *T. grandis* est en effet l'espèce dont le développement embryonnaire est le plus rapide (20 heures à 25 °C). Comme la deuxième espèce de chaque couple pond dans l'hôte peu de temps après la première, le décalage entre l'éclosion des deux œufs est légèrement accru lorsqu'on a fait pondre *grandis* en premier et légèrement réduit dans le cas contraire.

Il devenait donc nécessaire d'étudier, pour un couple, les résultats de la compétition en faisant varier l'intervalle de temps qui sépare l'introduction du 1^{er} et celle du 2^e œuf dans l'hôte.

4. Analyse de la compétition dans le couple *tumidus-grandis*

Nous avons choisi le couple *tumidus-grandis* et nous avons fait parasiter 139 œufs-hôtes par les deux espèces. L'échelle des temps de décalage entre la ponte de l'œuf de *tumidus* et celle de l'œuf de

grandis est comptée positivement lorsque *T. tumidus* a pondue le premier et négativement lorsque l'hôte a été d'abord parasité par *T. grandis*.



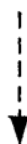
LEGENDE

L'espèce A est éliminatrice
si elle est pondue:

après



avant



La 2ème espèce pondue
élimine la 1ère



La 1ère espèce pondue
élimine la 2ème

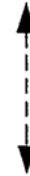


FIG. 26, récapitulation des cas d'élimination les plus marqués entre 6 espèces de *Trissolcus* prises 2 à 2.

Pour cette expérience, nous avons utilisé des femelles non fécondées des deux espèces; de cette façon les parasites pondaient des œufs mâles et nous évitions les complications qui auraient pu résulter d'une éventuelle différence dans les durées d'incubation du mâle et de la femelle de chaque espèce. Des dissections préliminaires nous

ont permis de reconnaître qu'à 25 °C, l'œuf mâle de *T. grandis* éclot au bout de 20 heures et celui de *T. tumidus* après 25 heures. Le décalage entre les deux est donc d'environ 5 heures. Parallèlement à l'échelle de temps de décalage à la ponte, nous pouvons donc noter l'échelle de décalage à l'éclosion des deux parasites. Nous avons groupé les résultats en classes d'heures successives d'amplitude inégale, de façon à mieux faire ressortir les périodes pendant lesquelles une espèce élimine toujours l'autre. La figure 27 exprime la variation du pourcentage de *Trissolcus grandis* parmi les *n* individus de chaque classe considérée.

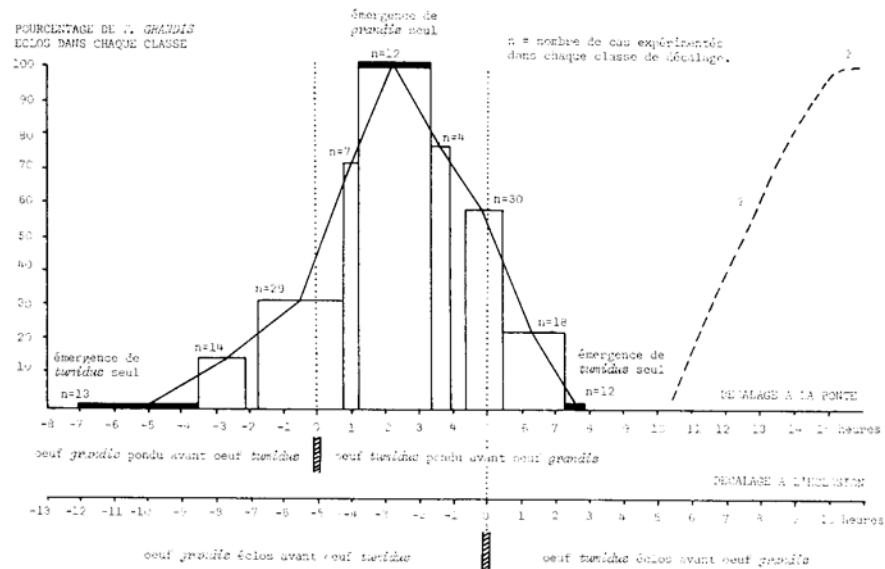


FIG. 27, variation du pourcentage d'éclosion de *Trissolcus grandis* dans la compétition *T. grandis* - *T. tumidus* en fonction du nombre d'heures de décalage entre la ponte de l'œuf de chacune des 2 espèces dans un même œuf-hôte. L'échelle inférieure des abscisses donne le nombre d'heures de décalage entre l'éclosion de l'œuf de *grandis* et celui de *tumidus* dans le même hôte, compte tenu du décalage à la ponte et sachant que le temps d'incubation de *tumidus* excède de 5 heures celui de *grandis* à 25 °C.

Les résultats essentiels sont les suivants :

- *tumidus* est la seule espèce émergeant des hôtes qui ont reçu l'œuf de *grandis* plus de 4 heures avant celui de *tumidus* et de ceux qui ont reçu l'œuf de *tumidus* 7 à 8 heures avant celui de *grandis* ;
- *grandis* est la seule espèce émergeant des hôtes qui ont reçu l'œuf de *tumidus* une à 4 heures avant celui de *grandis* ;

- quand le décalage de temps à la ponte est voisin de zéro, on note l'éclosion de 9 *grandis* pour 20 *tumidus*, soit 31 % de *grandis*. Cette valeur confirme celle que l'on peut déduire de la figure 25 en totalisant les deux résultats donnés pour ce couple de compétiteurs ($2 + 5 = 7$ *tumidus* contre $3 + 0 = 3$ *grandis*, soit 30 % de *grandis*);
- 17 œufs sur 30 donnent *grandis* à l'émergence soit 57 % lorsque l'œuf hôte a reçu *tumidus* 5 heures avant *grandis*. Or ce délai correspond précisément au cas où les deux œufs parasites éclosent à peu près en même temps dans leur hôte : cette circonstance donne aux deux espèces des chances égales de survie; ceci est confirmé par la valeur obtenue : 57 % ne différant pas sensiblement de 50 % pour une classe dont l'effectif est $n = 30$.

Si on prend en considération l'échelle inférieure du graphique (décalages à l'éclosion) on note que *tumidus* élimine *grandis* dans le cas où *grandis* éclos plus de 8 h 30 avant *tumidus* et dans celui où *tumidus* éclos 2 à 3 heures avant *grandis*; inversement *grandis* élimine *tumidus* lorsque son œuf éclos 1 h 40 à 4 heures avant celui de *tumidus*. Ceci confirme pleinement les conclusions tirées du comportement des larves (p. 471), selon lesquelles la première larve éclos a des chances de survie élevées tant qu'elle est très mobile; les chances de survie sont inverses lorsque le décalage à l'éclosion devient important et que la première larve éclos a perdu sa mobilité du fait de sa dilatation.

Nous n'avons pas encore eu l'opportunité de prolonger l'expérience au-delà d'un décalage à l'éclosion de plus de 3 heures en faveur de *tumidus*; les conséquences de la démonstration précédente font prévoir, pour un décalage à l'éclosion supérieur à + 9 ou + 10 heures en faveur de *tumidus*, une nouvelle phase caractérisée par la dominance de *grandis* qui tuerait la larve de *tumidus* devenue peu mobile (courbe pointillée).

5. Conclusion

En conclusion, lorsqu'on met en compétition une espèce dont le développement embryonnaire est lent avec une espèce à développement embryonnaire rapide, le pourcentage d'émergence en fonction du décalage à la ponte doit comporter, pour chaque espèce, deux sommets. L'espèce devenant éliminatrice lorsque sa larve est soit un peu plus âgée, soit beaucoup plus jeune que l'autre.

*Remarques sur la taille des parasites jumeaux
sortis d'un même œuf d'Eurygaster.*

La différence de taille entre parasites solitaires et parasites jumeaux est faible. Ainsi les femelles jumelles de *T. grandis* mesurent

0,90 mm et les femelles solitaires 1,20 mm; les mâles jumeaux 0,85 et les mâles solitaires 1,10 mm; le rapport des tailles est donc de 0,75 à 0,77.

Si l'on suppose que 2 individus au lieu d'un se sont partagés l'espace vital offert par l'œuf, le rapport théorique entre le volume du parasite jumeau et celui du parasite solitaire est de 0,5. Il s'en suit que le rapport théorique des tailles aurait dû être :

$$\sqrt[3]{0,5} = 0,794$$

La valeur réelle est tout à fait en accord avec la valeur théorique.

CHAPITRE 8

UTILISATION DU POTENTIEL BIOLOGIQUE REPRÉSENTÉ PAR LES AUXILIAIRES OOPHAGES

I. Historique

Depuis près d'un siècle, les chercheurs ont reconnu le rôle des parasites des œufs dans la réduction des populations de punaises des céréales (MOKRJETSKIJ, 1894; SOKOLOV, 1901; SAAKOV, 1903; VASSILIEV; 1904, 1906, 1913) et, sans attendre l'approfondissement des connaissances de base, ils ont tenté de les utiliser dans la pratique phytosanitaire.

A notre connaissance, la première tentative de lutte biologique au moyen des parasites oophages a été faite contre *Eurygaster integriceps* en 1903, lorsque VASSILIEV a essayé d'implanter en Ukraine l'espèce *Trissolcus vassilievi* qu'il avait importée d'Asie centrale.

C'est surtout à partir des années 1938-1943, lors d'une grave période d'infestation des cultures de céréales de l'U.R.S.S., que les chercheurs soviétiques ont intensifié leurs études sur les Hyménoptères parasites et pris conscience des avantages qui pourraient résulter de l'utilisation des espèces locales. Les premiers efforts ont été dirigés vers l'utilisation directe des parasites dont l'élevage à contre saison était recommandé de façon à appliquer de véritables traitements biologiques lorsque les punaises arrivent dans les cultures (SMOLYANNIKOV, 1940; MATROVSKY, 1940; TALITSKY, 1940; KOULAKOV, 1940 *a*, *b*). D'autres auteurs comme CHICHEPETILNIKOVA (1958, 1963) préconisent à côté de ces méthodes directes, la création d'abris naturels susceptibles d'assurer le maintien des oophages et leur multiplication sur des hôtes secondaires.

En Iran, la méthode des traitements biologiques a été adaptée par ALEXANDROV de 1947 à 1949; la technique des élevages de punaises et de parasites a été ensuite améliorée par REMAUDIÈRE (1961).

2. Principes d'utilisation des oophages

a) FACTEURS D'EFFICACITÉ DES *Trissolcus*.

Nous avons montré dans le chapitre 4 (p. 437) l'importance des fluctuations de population au cours du cycle annuel et la succession des générations de *Trissolcus grandis* durant la période où ceux-ci disposent d'œufs d'*Eurygaster integriceps* à un stade réceptif.

L'efficacité des *Trissolcus* est liée à l'effectif de la population de l'Hyménoptère à la fin de l'hiver et à la distribution de leurs stations d'hivernation. Dans les plaines de céréales, ces deux facteurs ne sont d'ailleurs pas vraiment indépendants car les effectifs qui s'établissent dans les stations refuges lors de la maturation du blé sont d'autant plus grands que ces stations sont plus nombreuses et mieux distribuées.

Contrairement aux faits observés en U.R.S.S. par plusieurs auteurs (VIKTOROV, 1967), il semble bien qu'en Iran les stations d'estivation n'offrent pas aux parasites des œufs de punaises les hôtes secondaires aux dépens desquels ils seraient susceptibles de se multiplier. Dans les conditions iraniennes, les effectifs disponibles au printemps sont étroitement dépendants de l'importance de la mortalité durant l'estivation et l'hivernation. Nous avons en outre montré précédemment le rôle joué par les miellats rejetés par les Aphides dans la survie des *Trissolcus*.

L'estivation et l'hivernation des *Trissolcus* se produisant près des points d'eau permanents, on devait s'attendre aux effets secondaires résultant des actions humaines. En pays aride, ces points d'eau sont en effet le lieu d'activités agricoles intenses, de cultures maraîchères et fruitières. Ces cultures de rentabilité satisfaisante peuvent supporter le coût de traitements chimiques répétés. Il est intéressant de noter la gravité des perturbations qui sont survenues au cours des années récentes, c'est-à-dire lorsque furent introduits puis intensifiés les traitements insecticides dans ce milieu.

Les premiers traitements ont été conduits contre *Lepidosaphes ulmi* L., en hiver, dans les vergers de pommier de la région d'Esfahan, soit au moyen d'insecticides phosphorés et d'huiles minérales, soit à base de D.N.O.C. L'action de ces produits entraîne la destruction massive de nombreuses espèces utiles hivernant dans les fissures des arbres : après un traitement de ce type nous avons ainsi pu recueillir de nombreux cadavres de *Trissolcus* à Esfahan.

À côté des facteurs qui limitent directement l'effectif des populations de *Trissolcus*, il en existe d'autres qui affaiblissent leur potentiel d'action. Parmi ceux-ci, il faut considérer en premier lieu les facteurs climatiques qui sont à l'origine d'un manque de synchronisation entre l'installation des parasites et celle de leurs hôtes dans les cultures au printemps. En Iran, les parasites hivernent en plaine et sortent bien plus tôt que les punaises dont les lieux d'hivernation

sont situés dans les montagnes à près de 2 000 m d'altitude et dans lesquels la température reste basse plus longtemps. Selon TALISTSKY (1940), l'absence d'œufs de punaises provoque une réduction de la fécondité du parasite (40 % après 3 semaines, 70 % après un mois).

b) MOYENS D'ACCROISSEMENT DE L'EFFICACITÉ DES PARASITES.

Le renforcement des effectifs de *Trissolcus* au début de la ponte des *Eurygaster* est donc de nature à accroître l'efficacité de ces parasites en assurant l'émergence d'une première génération très nombreuse au moment du maximum de la ponte des *Eurygaster*.

Ce renforcement peut être obtenu, soit d'une manière directe par la libération d'insectes produits dans des élevages en masse, soit d'une manière indirecte par l'implantation, dans les plaines dénudées emblavées en céréales, de stations refuges propices à la survie des parasites.

Le premier moyen a été expérimenté et utilisé à grande échelle de 1950 à 1963 en Iran, dans la région d'Esfahan : 50 à 200 millions de *Trissolcus grandis* ont ainsi été libérés chaque année dans les cultures et ont réduit les infestations de punaises sur des surfaces variant de 5 000 à 15 000 hectares.

L'application des méthodes indirectes n'était pas réalisable dans la pratique jusqu'à ces dernières années, en raison de l'insuffisance des disponibilités en eau durant l'été; le récent forage de puits profonds ouvre aujourd'hui des perspectives nouvelles qui nous permettent de préparer l'installation de sites favorables au maintien d'importants effectifs de parasites dans les plaines où ils ne pouvaient survivre auparavant.

3. La lutte biologique au moyen des *Trissolcus* en Iran

a) PRODUCTION DES ŒUFS HÔTES.

La méthode décrite par ALEXANDROV (1947-1949), VAEZI (1950), CHITCHEPETILNIKOVA (1958), ZOMORRODI (1959) consistait à élever de janvier à mars les punaises récoltées dans les montagnes où elles hivernent. Les *Eurygaster* étaient alimentés sur blé germé (plantules ayant 8 à 12 cm); les œufs étaient pondus en partie sur les feuilles, en partie sur des bandes de papier qui étaient suspendues au-dessus des plantes.

Les rendements en œufs de tels élevages étaient très faibles puisqu'il fallait 20 à 40 kg de punaises (200 000 à 400 000 individus) pour produire 1 million d'œufs. En Iran, il a fallu 4 200 kg de punaises pour produire 207 millions d'œufs en 1955 (ZOMORRODI, 1959). Dans la nouvelle méthode mise au point par REMAUDIÈRE (1961 a) les punaises sont alimentées directement sur grains de blé, les cages

de $50 \times 40 \times 30$ cm permettent d'élever jusqu'à 5 000 punaises et de produire une moyenne de 3 300 à 5 500 œufs par jour et par cage. Dans ces conditions, 1 million d'œufs sont produits avec seulement 5 à 8 kg de punaises; une unité de production fonctionnant avec 200 cages pendant 100 jours permet ainsi d'obtenir de 60 à 110 millions d'œufs avec 530 à 800 kg de punaises (fig. 28).

b) PRODUCTION DES *Trissolcus*.

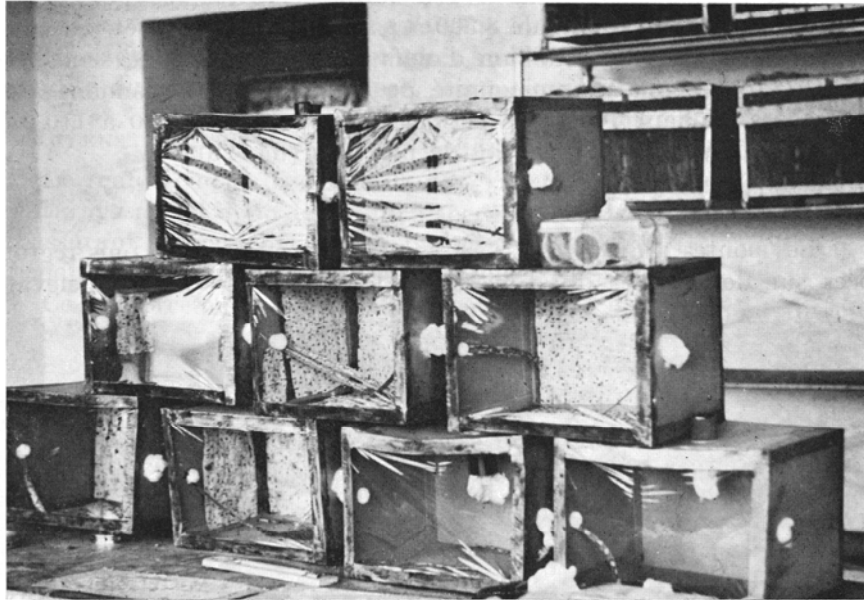
Les pontes d'*Eurygaster* sont recueillies chaque jour, puis regroupées sur des feuilles qui tapisseront les parois des cages d'élevage



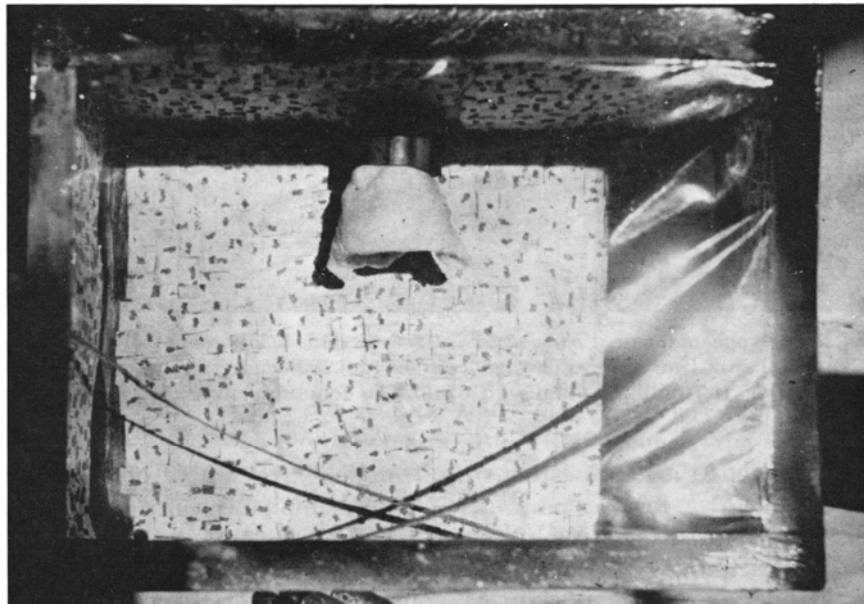
FIG. 28, élevage en masse d'*Eurygaster integriceps* dans le laboratoire de Maubaraké (Esfahan). Une salle d'élevage équipée de 200 cages permet de produire près de 100 millions d'œufs en 3 mois de fonctionnement.

du parasite. Ces dernières sont d'un modèle très simple et très léger (boîtes en carton fermées par une feuille de cellophane), elles comportent sur le toit un dispositif abreuvoir qui est constamment réhumidifié de l'extérieur, et sur les côtés 2 trous par lesquels sont introduites des bandes de carton portant la nourriture des *Trissolcus* (cf. p. 407 et fig. 29-30). Dans chaque cage on installe environ 20 000 œufs d'*Eurygaster* puis on introduit 500 à 800 jeunes imagos de *T. grandis*.

L'élevage de la dernière génération avant la libération dans les cultures est conduit à une température relativement basse (20-22 °C) de façon à obtenir des insectes bien adaptés aux conditions encore sévères du milieu extérieur.



29



30

FIG. 29, phase préliminaire de l'élevage en masse des *Trissolcus grandis* à partir de quelques milliers d'individus de 1^{re} génération issus d'une centaine de femelles hivernantes recueillies dans les lieux d'hivernation.

FIG. 30, modèle de cage en carton utilisée pour la production de 20 000 *Trissolcus grandis*. La cheminée centrale sert d'abreuvoir. Les bandes qui se croisent portent la nourriture des imagos à base de miel et de sucre candi.

c) LÂCHERS ET CONTRÔLES D'EFFICACITÉ.

Le nombre de parasites libérés par hectare est fonction de l'époque et de la densité des punaises. Pour contenir une pullulation, on estime qu'il faut libérer 10 000 parasites à l'hectare pour la densité moyenne d'une punaise par mètre carré et 40 000 parasites à l'hectare lorsque cette densité atteint 4 ou 5 punaises par mètre carré. Des densités plus élevées du ravageur ne sont plus compatibles avec les traitements biologiques dont le coût est étroitement dépendant du nombre de parasites utilisés.

Les *Trissolcus* sont libérés en 2 ou 3 fois de façon à couvrir toute la période comprise entre le début de la ponte des punaises et le moment de l'émergence de la première génération du parasite.

Les contrôles d'efficacité sont rendus très difficiles du fait du chevauchement des générations de *Trissolcus* et de la longue période de ponte des punaises. Le taux de parasitisme à un instant donné n'a aucune signification; pour avoir une représentation de l'action des parasites (naturels ou lâchés) des contrôles périodiques sont réalisés sur des échantillons de 100 pontes et la variation du taux de parasitisme est considérée parallèlement à la courbe cumulative des pontes déposées dans les céréales sur une surface donnée.

4. Aménagements du milieu favorables aux auxiliaires oophages

CHICHEPETILNIKOVA (1958-1963) recommandait la création d'abris artificiels destinés à permettre la reproduction des parasites en été aux dépens d'hôtes secondaires et à faciliter la survie des parasites en hiver. Les récentes connaissances acquises sur les conditions de survie des *Trissolcus* en été ouvrent la voie de réalisations applicables en Iran. Il est en effet devenu possible d'aménager dans les vastes plaines céréalières des enclaves favorables aux parasites de punaises. Il s'agirait par exemple de parcelles d'une centaine de mètres carrés dans lesquelles du riz (et d'autres graminées à croissance tardive) serait cultivé avec une irrigation subpermanente jusqu'aux premiers froids de l'automne. Les parcelles seraient bordées d'espèces d'arbres dont le feuillage dense est habituellement colonisé par des Aphides producteurs de miellats (cf. p. 434).

De telles stations refuges pourraient en outre être enrichies artificiellement par des libérations de quantités limitées de parasites locaux ou importés.

D'autres aménagements pourraient également être conçus comme la création et l'entretien de bandes de végétation spontanée en bordure des canaux d'irrigation. Celles-ci devraient évidemment être protégées par des moyens convenables contre les déprédations du bétail.

5. Conclusion

L'avenir de la protection des céréales contre les punaises

Dans sa deuxième session tenue à Téhéran en avril 1966, le Comité F.A.O. de lutte contre les punaises des céréales a attiré l'attention des pays intéressés par ce problème sur le fait suivant :

les traitements chimiques protègent momentanément les cultures de l'année mais n'ont pas la moindre action préventive vis-à-vis des infestations de l'année suivante ; aucune raison ne permet de supposer que ces traitements empêcheront la réapparition, dans un proche avenir, des graves invasions connues dans le passé.

Du Maroc à l'U.R.S.S. et à l'Iran, tous les chercheurs qui ont tenté d'appliquer et de généraliser la lutte biologique contre les punaises des céréales se sont heurtés à des difficultés de même ordre et ont été amenés à renoncer à leurs tentatives.

Ces difficultés résultent en premier lieu de la nécessité d'un approvisionnement périodique en hôtes récoltés dans la nature. Cette obligation n'est pas un obstacle majeur en Iran : en raison du relief, du climat et de la végétation, les punaises se rassemblent en été en groupes très denses et très localisés dès que les populations atteignent un niveau critique dans les céréales. On peut estimer que dans ces conditions, les réserves d'hôtes accessibles atteignent 4 à 5 tonnes (et même bien davantage lors des années de grosse pullulation). Cette masse d'hôtes pourrait être employée à produire 600 à 700 millions de parasites. Ce nombre constitue cependant une limite qui pourrait difficilement être dépassée. Or la production d'entomophages ne doit pas être limitée par des facteurs extérieurs non prévisibles à long terme.

Toutes les tentatives qui ont été faites dans les différents pays jusqu'à maintenant pour rendre la production des *Trissolcus* indépendante d'un approvisionnement en insectes vivants ont échoué pour des raisons économiques d'une part (les hôtes de remplacement sont des *Aelia* ou des *Graphosoma*, leur élevage de l'œuf à l'œuf est possible et relativement facile mais coûteux) pour des raisons biologiques d'autre part (nous avons déjà noté : la baisse de fertilité chez *Aelia melanota* après quelques générations, la brièveté de la période durant laquelle les œufs d'*Aelia* demeurent acceptables pour les parasites et l'impossibilité de stocker des grandes quantités de *Trissolcus* pendant une longue période).

La dernière difficulté est apparue avec l'introduction et la rapide généralisation des traitements chimiques des céréales infestées de punaises. Ces applications d'insecticides sont souvent effectuées gratuitement par les gouvernements et souvent abusivement dirigées contre des populations de ravageur très inférieures au seuil économi-

quement supportable. Il ne subsiste plus de régions qui ne soient pas soumises à ces actions phytosanitaires; celles-ci sont très vite apparues comme incompatibles avec des traitements biologiques; la réalisation de ces derniers demeure délicate, elle n'offrira jamais le caractère spectaculaire des traitements par avion ni celui des cadavres de punaises et autres insectes qui jonchent le sol.

Ainsi, en Iran, la production des Hyménoptères parasites des œufs de punaises a été suspendue depuis 1963, à un moment où les techniques d'élevage venaient de bénéficier de grandes améliorations tandis que les méthodes de surveillance des populations de punaises et de parasites venaient d'être normalisées. La première expérimentation écologique à grande échelle sur l'effet de la libération des parasites — pour laquelle tous les éléments se trouvaient enfin réunis — aurait permis de dégager la méthode de toutes les incertitudes liées au caractère empirique des applications antérieures.

Les progrès accomplis depuis 1963 dans la connaissance écologique du problème *Eurygaster* en Iran ont montré que la conception traditionnelle d'une lutte chimique ou d'une lutte biologique doit être intégrée dans un cadre beaucoup plus large.

Comme l'écrit REMAUDIÈRE (1966), il s'agit pour l'homme d'« *intervenir sur le trinôme blé-punaise-ennemi des punaises de façon à établir ou à rétablir un équilibre plus favorable à la plante* ». Nous avons déjà donné (p. 402) les grandes lignes des actions directes et indirectes qui pourraient être entreprises pour limiter la nuisibilité des punaises, et (p. 483) nous avons montré qu'il est possible d'envisager des actions susceptibles de favoriser le rôle des ennemis naturels des punaises, sans recourir à des traitements biologiques périodiques.

Ces diverses dispositions prendront pleinement leur effet dans la mesure où l'on pourra rationaliser l'agriculture de la région où elles seront appliquées.

La diversification des cultures, la distribution plus équitable et la meilleure utilisation des eaux, la modernisation des techniques culturales sont autant de réformes qui doivent, en prolongement de la réforme agraire, contribuer à atténuer l'acuité du problème des punaises des céréales tout en assurant la promotion sociale de l'agriculteur.

SUMMARY

This work is mainly dealing with oophagous parasites of cereal bugs (*Eurygaster* and *Aelia* species) in Iran. The most important features of the environment, as orography, hydrography, climate, vegetation, including the influence of man, are firstly considered in chapter 1. The life cycle of the Sunn pest species is then briefly recalled. The natural conditions which favour the development of Sunn pest populations, as for example the coincidence between the ripe grain stage of the cereals and the aggressive newly emerged adults, are analyzed. The whole Sunn pest problem might be explained on the basis of the aridity of the environment. It is shown how water may directly influence three fundamental, interrelated aspects of the problem, i.e. the development of the cereal plant, the development of the bugs and the impact of the parasites.

Mass rearing techniques, trapping techniques and working methods are confined to chapter 2. In the following chapter the systematics of the parasites are considered and an identification key for 19 species of *Trissolcus* (*Hym.*, *Proctotrupoidea*, *Scelionidae*) is presented, based on material from Iran, USSR, Near East Countries, Southern Europe, North Africa, Japan and New Caledonia.

On the basis of a careful analysis of the parasitized host eggs after parasite emergence it is possible to recognize the genus, and in exceptional cases the species, to which the parasite belongs, as the emergence hole, the pigmentation of the chorion, type of larval excrements, etc., are characteristic. Examination of thousands of adult specimens of *Trissolcus* has shown the existence of some cases of antennal abnormalities and one case of gynandromorphism.

The first part of chapter 4 deals with the development of *Trissolcus* species. The number of the already known larval stages is discussed. Special consideration is given to the origin and role of the perinymphal membrane. The study of the fecundity of *Trissolcus* species has indicated great individual variations, which make impossible a comparison at species level. Females having overwintered under natural conditions show a higher fecundity as compared with those of the proceeding generations. The second part of chapter 4 deals with the development of *Trissolcus* species in their natural environment. Three generations could be detected in spite of the fact that they overlap; the second generation is numerically the most important, but adults emerge when the host egg population is already reduced. Under Iranian natural conditions the survival of the parasites is more dependant on the existence of honeydew produced by aphid colonies rather than on the presence of alternate hosts.

In chapter 5 consideration is given to sexual and ovipositional behaviour. The role of the antennae during the mating process is underlined and the various types of ovipositional behaviour are described in detail. Tests have proved that (1) the distribution of parasitized eggs within egg clusters is not due to chance, (2) light does not play an important role in the detection of parasitized host eggs by ovipositing females, and (3) the location of already parasitized host eggs is perceived by the olfactory sense, demonstrated by dipping parasitized eggs in acetone for 30 seconds in order to delete traces of previous ovipositing females. It has also been demonstrated that the first egg deposited by a female always produces a male, thus confirming the hypothesis put forward in recent publications on this subject. The host-parasite relationships have been summarized in chapter 6.

The receptivity of the host egg for that of the parasite and the effect on the latter of the embryonic development of the host egg have received particular attention. The host range of each *Trissolcus* species generally extends to several species of the families *Scutelleridae* and *Pentatomidae*. In certain cases (*T. eurydemae*), however, specificity is very high.

Chapter 7 deals with competition of *Trissolcus* developing in the same host egg. Although two *Trissolcus* adults may emerge from the same host egg, usually only a single parasite emerges as a result of competition. The mechanism of competition has been observed.

Sometimes the newly hatched larva destroys the other individual while still in the egg stage. As a general rule, however, the less developed individual is eliminated during its first larval stage and there is evidence of active competition (fight). Up to a certain stage of development, the younger larva is always destroyed by the older one; later, however, when the mobility of the oldest larva in the host egg diminishes, competition favours the younger one. Competition has been studied for six species of *Trissolcus*. It appears that certain species, e.g. *T. vassilievi* or *T. reticulatus*, have a marked tendency to act as eliminators while certain others, e.g. *T. grandis* and *T. semistriatus*, are more or less always eliminated. Competition between *T. grandis* and *T. tumidus* has received particular attention and the effect of one species on the other has been investigated by varying the delay between oviposition times of the competing species in the same host egg. Results show that the mechanism of competition follows certain rules.

The last chapter of this paper considers the potentialities of biological control by utilization of the oophagous parasites. Techniques of *Trissolcus* mass production and release under Iranian conditions, as well as the factors influencing the efficacy of the parasites, are discussed. In addition to the mass release of the oophagous parasites, the environment should be manipulated in such a way as to augment their action. The establishment of refuge areas within the cereal plains, where parasites can find survival conditions during both summer and winter, is a very important aspect in environmental manipulation. A satisfactory protection of cereals against Sunn pest species can only be envisaged in the future through an ecological prevention of population increase. The problem is to create in the complex « wheat, bug, natural enemies » an equilibrium which is more favourable to the plant. Chemical treatments and the application of a conventional biological control method are palliatives and do not solve the problem on a long-term basis. The manipulation of the environment so as to increase the parasites efficiency is, on the contrary, a long-term measure. This is more conveniently applied as part of an integrated program for the rational development of agriculture including modern cultural practices, crop diversification and a better use of the water resources.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDROV, N. — 1947-1949. *Eurygaster integriceps* PUT. à Varamine et ses parasites. — *Ent. Phytopath. appl.*, **5**, 29-41; **6-7**, 28-47; **8**, 46-52.
- ALEXEEV, Y. A. — 1940. The biological control of the noxious corn bug *Eurygaster integriceps* PUT. by means of egg parasites. — *Vest. Zashch. Rast.*, 81-88 (en russe) (*R.A.E.*, **30**, 299).
- ARNOLDI, K. V. — 1955. L'hivernation d'*Eurygaster integriceps* PUT. dans les montagnes du Kouban à la suite des recherches de 1949-1953. — In : FEDOTOV, D.M. : La punaise des céréales, **3**, 171-237. — *Akad. Nauk SSR* (en russe).
- AUBERT, J.-F. — 1959. Biologie de quelques *Ichneumonidae* *Pimplinae* et examen critique de la théorie de Dzierzcon. — *Entomophaga*, **4** (2), 75-188.
- BAKKENDORF, O. — 1933. Biological investigations on some danish hymenopterous egg parasites especially in homopterous eggs with taxonomic remarks and description of new species. — *Ent. Meddel.*, **19**, 1-135.
- BALDUF, W. V. — 1926. *Telenomus cosmopeplae* GAHAN, an egg parasite of *Cosmopepla bimaculata* THOMAS. — *J. econ. Ent.*, **19**, 829-841.
- BEHBOODI, E. — 1961. Weeds and weed control. — *Min. Agr. Div. Prot. Plantes*, Téhéran, **2**, 227 pp.
- BOISSIER, E. — 1880. *Flora orientalis*. — Genève.
- BOLDARCEV, V. O. — 1956. The development of *Telenomus gracilis* MAYR [*Hymenoptera*, *Scelionidae*] and *Ooencyrtus pinicola* MATS. [*Hymenoptera*, *Encyrtidae*] parasites of eggs of *Dendrolimus sibiricus* TSCHERV. — *Ent. Obozr.*, **35**, 101-108 (en russe).
- BROWN, E. S. — 1962 a. Notes on the systematics and distribution of some species of *Aelia* FABR. [*Hemiptera*, *Pentatomidae*] in the Middle East, with special reference to the *rostrata* group. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 13, **5**, 129-145.
- 1962 b. Notes on parasites of *Pentatomidae* and *Scutelleridae* [*Hemiptera*] in the Middle East countries, with observations on biological control. — *Bull. ent. Res.*, **53** (2), 241-256.
- 1962 c. Research on the ecology and biology of *Eurygaster integriceps* PUT. [*Hemiptera*, *Scutelleridae*] in the Middle East countries, with special reference to the overwintering period. — *Bull. ent. Res.*, **53** (3), 545-544.
- BROWN, E. S. & ERAEP, M. — 1962. The distribution of species of *Eurygaster* LAP. [*Hemiptera*, *Scutelleridae*] in the Middle East countries. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 13, **5**, 65-81.
- CHATTERJI, S. & RAHALKAR, G. W. — 1958. Biological notes on *Microphanurus* sp., a Scelionid parasites of *Eurydema* sp. [*Pentatomidae*, *Heteroptera*]. — *Indian J. Ent.*, **20**, 162-163.
- CUTCHEPETILNIKOVA, V. A. — 1958. L'efficacité des oophages d'*Eurygaster integriceps* et les facteurs qui la conditionnent. — *Trudy Vses. Inst. Zashch. Rast.*, **9**, 243-284 (en russe).
- 1963. Grundlagen der biologischen Bekämpfung. — *Beitr. Ent.*, **13**, 855-872.
- CLAUSEN, C. P. — 1940. Entomophagous insects. — *McGraw Hill Book Cie*, New York and London, 688 pp.
- CUMBER, R. A. — 1951. The introduction into New Zealand of *Microphanurus basalis* WOLL. [*Scelionidae*, *Hym.*], egg-parasite of the green vegetable bug, *Nezara viridula* (L.) [*Pentatomidae*]. — *N.Z. Jl. Sci. Technol. B*, **32** (5), 30-37.
- 1953. The establishment in New Zealand of *Microphanurus basalis* WOLL. [*Scelionidae*, *Hym.*], egg-parasite of the green vegetable bug, *Nezara viridula* L. [*Pentatomidae*]. — *N.Z. Jl. Sci. Technol. B*, **34** (4), 267-269.
- 1964. The egg-parasite complex [*Scelionidae*, *Hymenoptera*] of shield bug [*Pent.*, *Acant.*, *Heteroptera*], in New Zealand. — *N.Z. Jl. Sci.*, **7** (4), 536-554.

- DA COSTA LIMA, A. — 1928. Note on the biology of *Telenomus fariai* LIMA, an egg parasite of *Triatoma*. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **21**, 210-218.
- DAVIS, C. J. — 1964. The introduction, propagation, liberation and establishment of parasites to control *Nezara viridula* variety *smaragdula* (FABRICIUS) in Hawaii [*Heteroptera*, *Pentatomidae*]. — *Proc. Hawaii. ent. Soc.*, **18** (3), 369-375.
— 1966. Progress in the biological control of the southern green stink bug, *Nezara viridula* variety *smaragdula* (FABRICIUS) in Hawaii [*Heteroptera*, *Pentatomidae*]. — *Mushi*, **39**, suppl. 9-16.
- DEBACH, P. — 1964. Biological control of insect Pests and Weeds. — *Chapman & Hall Ltd.*, London, 844 pp.
- DELUCCHI, V. L. — 1961. Le complexe des *Asolcus* NAKAGAWA (*Microphanurus* KIEFFER) [*Hymenoptera*, *Proctotrupoidea*] parasites oophages des punaises des céréales au Maroc et au Moyen-Orient. — *Cahiers Rech. agr.*, Rabat, **14**, 44-67.
— 1963. L'identité de l'espèce *Asolcus simoni* MAYR 1879 [*Hymenoptera*, *Proctotrupoidea*] parasite oophage des punaises des céréales. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **42**, 13-14. (*Sunn Pest Mém.* N° 2).
- DELUCCHI, V. L. & VOEGELÉ, J. — 1961. *Asolcus ghorfii* n. sp. [*Hymenoptera*, *Proctotrupoidea*] parasite oophage des punaises des céréales au Maroc. — *Cahiers Rech. agr.*, Rabat, **14**, 37-39.
- DUPUIS, C. — 1963. Essai monographique sur les *Phasiinae* (Diptères Tachinaires parasites d'Hétéroptères). — *Mém. Mus. nat. Hist. nat., série A, Zool.*, Paris **26**, 461 pp.
- DOBROVOLSKI, N. A. — 1913. Some information on the parasites of the eggs of *E. integriceps* PUT. in the Government of Charkov. — *Ent. Vest.*, **1**, 299-336 (en russe) (*R.A.E.*, **1**, 450).
— 1940. Biologie des parasites de la punaise des haies. — *Vest. sel'. khoz. Nauki Mosk., Tekhn., Kultur.*, **4**, 42-45 (en russe).
- EMBERGER, L., GAUSSEN, H., KASSAS, M. & DE PHILIPPIS, A. — 1962-1963. Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne (avec notice explicative). — *U.N.E.S.C.O.-F.A.O., Recherches sur la zone aride*, **23**, 6 cartes + 60 pp.
- ESFANDIARI, E. — 1967. Une première liste des plantes de l'Herbier du Ministère de l'Agriculture de l'Iran (Téhéran Evine). — *Minist. Agric.*, Téhéran, 4 + 337 pp.
- EVLAKHOVA, A. A. — 1958. Problèmes posés par la méthode de lutte microbiologique contre le ravageur dans ses lieux d'hibernation. — In : E. M. SHUMAKOV & al. : La punaise des céréales. — *Trudy Vses. Inst. Zashch. Rast.*, **9**, 323-341 (en russe).
- FEDOTOV, D. M. (ed.). — 1947-1960. La punaise des céréales *Eurygaster integriceps* PUT. — *Akad. Nauk SSSR*, Moskva, Leningrad, **1**, 1947, 272 pp.; **2**, 1947, 271 pp.; **3**, 1955, 278 pp.; **4**, 1960, 239 pp. (en russe).
- FÉRON, M. — 1962. Instinct de reproduction chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* WIED. [*Dipt. Trypetidae*]. Comportement sexuel. Comportement de ponte. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **41** (1-2), 1-129.
- FERRIÈRE, Ch. — 1933. Chalcidoid and Proctotrupoid parasites of pests of the Coconut palm. — *Stylops*, **2** (5), 108.
- FLANDERS, S. E. — 1935. Host influence on the prolificacy and size of *Trichogramma*. — *Pan Pacif. Ent.*, **11**, 175-177.
— 1938. Cocoon formation in endoparasitic chalcidoids. — *Ann. ent. Soc. Am.*, **31**, 167-180.
- HIDAKA, T. — 1958. Biological investigation on *Telenomus giftuensis* ASHMEAD [*Hym. Scelionidae*], an egg parasite of *Scotinophora lurida* BURMEISTER [*Hem. Pentatomidae*] in Japan. — *Acta Hymenopt.*, Tokyo, **1**, 75-93.
- HILLE RIS LAMBERS, D. — 1950. On mounting Aphids and other soft-skinned insects. — *Ent. Ber.*, **13**, 298, 55-58.
- HOKYO, N. & KIRITANI, K. — 1966. Oviposition behaviour of two egg parasites, *Asolcus mitsukurii* ASHMEAD and *Telenomus nakagawai* WATANABE [*Hym.*, *Proctotrupoidea*, *Scelionidae*]. — *Entomophaga*, **11**, 27-37. (*Sunn Pest Mém.* N° 10).
- HOKYO, N., KIRITANI, K., NAKASUJI, F. & SHIGA, M. — 1966. Comparative biology of the two scelionid egg parasites of *Nezara viridula* L. [*Hemiptera*, *Pentatomidae*]. — *Appl. Ent. Zool.*, **1** (2), 94-102.

- JACKSON, D. J. — 1958. Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* WALKER [Hymenoptera, Mymaridae], a parasitoid of the eggs of *Dytiscidae*. — I. Methods of rearing and numbers bred on different host eggs. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **110**, 533-554.
- 1961. Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* WALKER [Hymenoptera, Mymaridae], a parasitoid of the eggs of *Dytiscidae* [Coleoptera]. — II. Immature stages and seasonal history with a review of Mymarid larvae. — *Parasitology*, **51**, 269-294.
- 1964. Observations on the life-history of *Mestocharis bimaculatus* DALMAN [Hym., Eulophidae], a parasitoid of the eggs of *Dytiscidae*. — *Opusc. Ent.*, **29**, 81-97.
- 1966. Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* WALKER [Hymenoptera, Mymaridae], a parasitoid of the eggs of *Dytiscidae* [Coleoptera]. — III. The adults life and sex ratio. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **118** (2), 23-49.
- JAVAHERY, M. — 1967. The biology of some *Pentatomoidea* and their egg parasites. — Thèse, 475 pp.
- JONES, E. P. — 1937. The egg parasites of the cotton Boll worm, *Heliothis armigera* HÜBN. (*obsoleta* FABR.), in southern Rhodesia. — *Rep. Mazoe Citrus exp. Stn.*, 31-105.
- KAMAL, M. — (1937) 1938. The cotton green bug *Nezara viridula* L. and its important egg-parasite *Microphanurus megacephalus* ASHMEAD [Hym. Proctotrupidae]. — *Bull. Soc. R. Ent. Egypte*, **21**, 175-207.
- KOLOMIETZ, N. G. & KOVALENOK, A. V. — 1958. Biologie de l'oophage *Telenomus gracilis* MAYR [Hymenoptera, Scelionidae]. — *Izv. sib. Otdel Akad. Nauk SSSR.*, **7** (10), 96-106 (en russe).
- KOSLOV, M. A. — 1963. New synonyms for the species *Asolcus* NAK., *Gryon* HAL. and *Telenomus* HAL. [Hym. Scelionidae] egg parasites of *Eurygaster integriceps* PUT. — *Zool. Zh.*, **42** (2), 294-296 (en russe).
- 1963 b. New parasitic wasps of the family Scelionidae [Hym., Proctotrupoidea] in the fauna of the U.S.S.R. — *Ent. obozr.*, **42** (3), 660-668 (en russe).
- KOTCHETOVA, N. I. — 1966. Développement d'*Asolcus semistriatus* NEES [Hymenoptera, Scelionidae] parasite oophage d'*Eurygaster integriceps* PUT. et autres punaises *Pentatomidae* [Hemiptera, Pentatomidae]. — *Zool. Zhurn.*, **45** (4), 558-566 (en russe).
- KOULAKOV, M. F. — 1940 a. Au sujet des parasites des œufs de punaises dans la région de Novochervaska. — *Sb. nauchno-issled. Rab. azovochnomorsk. sel'.-khoz. Inst.*, **10**, 77-92 (en russe).
- 1940 b. Lutte contre la punaise des céréales à l'aide des oophages *Telenomus*. — *Sb. nauchno-issled. Rab. azovochnomorsk. sel'.-khoz. Inst.*, **11**, 103-105 (en russe).
- LABEYRIE, V. — 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes. I. Influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepis assectella* Z. sur la multiplication d'un Hyménoptère *Ichneumonidae* (*Diadromus* sp.). — *Entomophaga, Mém. H. S.*, **1**, 193 pp.
- LEVER, R. A. — 1933. Notes on the oviposition habits of two hymenopterous egg-parasites of *Axiagastus campbelli* DIST. [Pentatomidae]. — *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, **8**, 139-141.
- LODOS, N. — 1961. Türkiye, Irak, İran ve Suriye' de Süne (*Eurygaster integriceps* PUT.) problemi üzerinde incelemeler. — *Ege Univ. Ziraat Fak. Yayinlari*, **51**, 115 pp. (en turc).
- MARCHAL, P. — 1900. Sur un nouvel Hyménoptère aquatique, le *Limnodytes gerriphagus* n. gen. n. sp. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **69**, 171-176.
- 1909. La ponte des *Aphelinus* et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. — *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **148**, 1223-1225.
- MARTIN, CH. H. — 1927. Biological studies of two hymenopterous parasites of aquatic insect egg. — *Entomologica am.*, **8** (3), 137-144.

- MASNER, L. — 1958. Some problems of the taxonomy of the subfamily *Telenominae* [Hym., Scelionidae]. — *Trans. 1. Int. Conf. Insect Path. Biol. Control, Praha*, 375-381.
- 1961. The genera *Gryon* HAL., *Idris* FÖRST. and *Hemisius* WESTW. [Hym., Scelionidae]. — *Čas. čsl. Spol. ent.*, **58** (2), 157-168.
- 1965 a. The types of *Proctotrupoidea* [Hymenoptera] in the Charles T. Brues collection at the Museum of comparative zoologie. — *Psyche*, **72** (4), 205-304.
- 1965 b. The types of *Proctotrupoidea* [Hymenoptera] in the British Museum (Natural History) and in the Hope Department of Entomology Oxford. — *Bull. Br. Mus. (nat. Hist.) Entomology*, suppl. 1, 154 pp.
- MATKOVSKY, G. G. — 1940. Emploi de *Telenomus* pour la lutte contre la punaise dans les kolkhozes. — *Sov. Agron.*, N° 8-9 (en russe).
- MCCOLLOCH, J. W. & YUASA, H. — 1914. A parasite of the chinch bug egg. — *J. econ. Ent.*, **7**, 219-227.
- 1915. Further data on the life economy of the chinch bug egg parasite. — *J. econ. Ent.*, **8**, 248-261.
- MEIER, N. F. — 1940. Parasites hatched in U.S.S.R. in 1938-1939 of the eggs of the corn bug *Eurygaster integriceps*. — *Zashch. Rast. Vredit., Leningrad*, **3**, 79-82 (en russe).
- 1949. Contribution à l'étude des Hyménoptères oophages des punaises des céréales enregistrées ces dernières années en U.R.S.S. — *Trudy Vses. Inst. Zashch. Rast.*, **2**, 144-147 (en russe).
- MICHEL, M. F. — 1967. Importance écologique du comportement prédateur d'*Aphelinus asychis* WALKER [Hym. Aphelinidae], endoparasite de pucerons [Hom. Aphididae]. — *C.r. heb. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **264**, 936-939.
- MOKRJETSKY, S. A. — 1894. Punaise en Crimée (punaise *Eurygaster maurus* FABR.). — *Otch. Tav. goub. zeml. uprav.*, 64 pp. (en russe).
- 1895. Punaise ou Punaise Hottentot, sa répartition, les parasites et sa destruction artificielle par la maladie cryptogamique. — *Kavk. sel. Khoz.*, Tbilissi, Izvl. N° 76 (en russe).
- MORRILL, A. W. — 1907. Description of a new species of *Telenomus* with observations on its habits and life history. — *Am. Nat.*, **41** (487), 417-430.
- NARAYANAN, E. S., SUBBA RAO, B. R. & CHACKO, M. J. — 1959. *Asolcus euproctiscidis* MANI [Scelionidae, Hym.], an egg parasite of *Euproctis lunata* WALKER. — *Proc. Indian Acad. Sci. (B)*, **49**, 74-81.
- NORLE, N. S. — 1935. An egg parasite of the plague grasshopper. — *Agric. Gaz. N.S. Wales Misc. Publ.*, 3024, 511-518.
- 1937. An egg parasite of the green vegetable bug. — *Agric. Gaz. N.S. Wales Misc. Publ.*, 3094, 337-341.
- OKADA, J. & MAKI, T. — 1934. Studies on the control of rice borer. II. Biological studies on *Phanurus beneficiens* ZEHNTER a hymenopterous egg parasite of the rice borer *Chilo simplex* BUTLER. — *Bull. Jap. Ministr. Agric.*, **69** (2), 41-42 (en japonais, résumé anglais).
- OKADA, J., MAKI, T. & KURODA, H. — 1934. Studies on the control of rice borers. I. Observations on the liberation of some hymenopterous parasites living in the eggs of rice borer. — *Bull. Jap. Ministr. Agric.*, **69** (1), 77-78 (en japonais, résumé anglais).
- PABOT, H. — 1967. Report to the government of Iran. Pasture development and range improvement through botanical and ecological studies. — *F.A.O., U.N.D.P.*, N° TA 2311, 129 pp.
- PANTEL, J. — 1910. Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques au point de vue biologique, éthologique et histologique. — *La Cellule*, **26** (1), 27-216.
- PARMAN, D. C. — 1928. Experimental dissemination of the tabanid egg parasite *Phanurus emersoni* GIRAUD and biological notes on the species. — *Circ. U.S. Dep. Agric.*, **18**, 6 pp.
- PARSA, A. — 1948-1952. Flore de l'Iran. — *Publ. Minist. Educ., Mus. Hist. nat. Téhéran*, **1**, 1951, 1707 pp.; **2**, 1948 (1943), 905 + 61 pp.; **3**, 1948, 972 pp.; **4**, 1949, 1508 pp.; **5**, 1950, 1024 pp.; suppl., 1952, 613 pp.

- PEMBERTON, C. E. — 1933. Introduction to Hawaii of Malayan parasites [*Scelionidae*] of the chinese grasshopper *Oxya chinensis* (THUN.) with life history notes. — *Proc. Hawaii ent. Soc.*, **8** (2), 253-264.
 — 1933. Note on the biology of *Telenomus nawai* ASHM., an important parasite of the Armyworm *Spodoptera mauritia* BOISD. — *Hawaii plant. Rec.*, **37**, 168-174.
- PICARD, F. — 1922. Contribution à l'étude des parasites de *Pieris brassicae* L. — *Bull. biol. Fr. Belg.*, 54-128.
- PICKFORD, R. — 1964. Life history and behaviour of *Scelio calopteni* RILEY [*Hymenoptera, Scelionidae*], a parasite of grasshopper eggs. — *Can. Ent.*, **96**, 1157-1172.
- PUTSHKOVA, L. V. — 1959. The eggs of true bugs [*Hemiptera, Heteroptera*]. V. *Pentatomidea* L. — *Ent. Obozr.*, **38**, 634-647 (en russe).
 — 1961. The eggs of *Hemiptera*. VI. *Pentatomidea*, 2, *Pentatomidae* & *Plataspidae*. — *Ent. Obozr.*, **40**, 131-143 (en russe).
- RECHINGER, K. — 1963. Flora iranica. — *Akad. Verlag*, Wien (43 fascicules parus).
- REMAUDIÈRE, G. — 1954. Étude écologique de *Locusta migratoria migratorioides* RCH. & FRM. [*Orth. Acrididae*] dans la zone d'inondation du Niger en 1950. — *Locusta*, **2**, 248 pp.
 — 1959. Le Sunn Pest au Moyen Orient. Perspectives de la prévention des pullulations. Orientation des recherches. — *F.A.O. Report* n° 1225, 20 pp.
 — 1960. Le Sunn Pest au Moyen Orient. Évolution des recherches. Premières applications pratiques. — *F.A.O. Report* n° 1392, 18 pp.
 — 1961 a. Projet d'installation et de fonctionnement d'une unité de production d'œufs d'*Eurygaster integriceps*. — *Sunn Pest Circ.* n° 5, 38 pp. (français et anglais).
 — 1961 b. Rapport concernant le Sunn Pest en Iraq. — *F.A.O.*, 7 pp.
 — 1963. La technique de moisson des céréales, une des clefs du problème Sunn Pest. — *Sunn Pest Circ.* n° 9, 9 pp. (français et anglais).
 — 1966. La situation actuelle des punaises des céréales, les facteurs de régulation des populations et les moyens d'intervention de l'homme. — *Rapport de la 2^e session du Comité F.A.O. de lutte contre les punaises des céréales*, Téhéran, 18-25 avril 1966, n° PL-1966-M-4, 12-16.
- REMAUDIÈRE, G. & BAGGIOLINI, M. — 1966. Analyse comparative de l'évolution du blé et des punaises des céréales. — *Sunn Pest Circ.* n° 12, 8 pp. (français et anglais).
- REMAUDIÈRE, G. & DONSKOFF, M. — 1966. Report to the government of Iran on the control of the Sunn Pest. — *F.A.O. Report* n° TA-2189, 13 pp.
- REMAUDIÈRE, G. & SAFAVI, M. — 1963. Sur l'origine et le mode de formation de la membrane interne des œufs de *Pentatomidae* [*Hel.*] parasités par *Asolcus* spp. [*Hym. Scelionidae*]. — *Revue Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **42** (4), 227-231. (*Sunn Pest Mém.* n° 6).
- REMAUDIÈRE, G., SAFAVI, M. & ZOMORRODI, A. — 1963. La larve du premier stade d'*Asolcus tumidus* MAYR. [*Hym. Scelionidae*]. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **42** (4), 233-238. (*Sunn Pest Mém.* n° 7).
- REMAUDIÈRE, G. & SKAF, R. — 1963. Analyse du complexe des Hyménoptères parasites oophages d'*Eurygaster integriceps* PUT. [*Hel. Pentatomidae*] en Syrie. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **42** (1), 15-25. (*Sunn Pest Mém.* n° 3).
- RJACHOVSKIJ, V. V. — 1959. Les parasites oophages d'*Eurygaster integriceps* en U.R.S.S. — *Nauchni Trud. Ukr. nauchn. issl. Inst. Zashch. Rast.*, **8**, 76-88 (en russe).
- ROMANOVA, V. P. — 1953 a. Oophages de la punaise des céréales d'après des observations faites dans la région de Rostov. — *Zool. Zhurn.*, **32** (2), 238-248 (en russe).
 — 1953 b. Au sujet de l'Encyrté oophage de la Punaise des céréales. — *Trudy biol. pochv. Fak.*, **3**, 25-43 (en russe).
- RUBTZOVA, I. A. — 1944. Les parasites oophages d'*Eurygaster integriceps* PUT. au Tadjikistan. — *Akad. Nauk. SSR. Tadjik. filial., Nauchn. popul. Bibliot.*, Stalinabad, **4**, 56 pp. (en russe).
- SAAKOV, A. I. — 1902. *Eurygaster maura* et autres insectes nuisibles et mycoses dans le district de l'Achalkalakske. — *Izv. Kavk. o-va s. ch., Tifliss.*, 127 pp. (en russe).
- SABETI, H. — 1966. Native and exotic trees and shrubs of Iran. — *Publ. Univ. Téhéran*, 1037, 430 pp.

- SALT, G. — 1934. Experimental studies in insect parasitism. II. Superparasitism. — *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **114**, 455-476.
 — 1936. Experimental studies in insect parasitism. IV. The effect the superparasit on population of *Trichogramma evanescens*. — *J. exp. Biol.*, **13** (3), 363-375.
 — 1937. Experimental studies in insect parasitism. V. The sens used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized host. — *Proc. R. Soc. Lond.*, **122**, 57-75.
 — 1938. Experimental studies in insect parasitism. VI. Host suitability. — *Bull. ent. Res.*, **29**, 223-246.
 — 1940. Experimental studies in insect parasitism. VII. The effects of different hosts on the parasite *Trichogramma evanescens* WESTW. [*Hym. Chalcidoidea*]. — *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, **15**, 81-95.
 — 1941. The effects of hosts upon their insect parasites. — *Biol. Rev.* **16**, 239-264.
 — 1961. Competition among insect parasitoids. — *Symp. Soc. exp. Biol.*, **15**, 96-119.
- SAFAVI, M. — 1959. Monographie des Hémiptères hétéroptères de l'Iran. — *Ent. Phytopath. appl.*, **18**, 31-39.
 — 1963. Le comportement sexuel chez les *Asolcus* NAKAGAWA [*Hym. Proctotrupoidea, Scelionidae*]. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **42** (2), 127-134. (*Sunn Pest Mém.* n° 5).
- SCHILL, S. C. — 1943. The biology of *Hadronotus ajax* GIRAULT [*Hymenoptera, Scelionidae*] a parasite in the eggs of squash-bug (*Anasa tristis* DEGEER). — *Ann. ent. Soc. Am.*, **36**, 625-635.
- SHUMAKOV, E. M. & al. — 1958. La Punaise des céréales. — *Trudy Vses. Inst. Zashch. Rast.*, **9**, 371 pp. (en russe).
- SIDOROVNINA, E. P. — 1940. On the hibernation of the egg-parasite of the bug *Eurygaster integriceps*, *A. semistriatus* NEES. — *Trudy Vses. Inst. Zashch. Rast.*, Leningrad, **1-2**, 183-184 (en russe).
- SIMMONDS, F. J. — 1943. The occurrence of superparasitism in *Nemeritis canescens* GRAY. — *Revue can. Biol.*, **2**, 15-58.
- SMOLYANSNIKOV, V. V. — 1939. La punaise des céréales et la lutte contre elle. — *Rostovsk. oblastn. izd. vo., Rostov/Don.*, 56 pp. (en russe).
 — 1955. Matériaux pour l'écologie de la punaise des céréales *Eurygaster integriceps* [*Hemiptera-Heteroptera, Pentatomidae*] dans le Pré-Caucase. — *Ent. Obozr.*, **34**, 88-92 (en russe).
- SOKOLOV, N. N. — 1897. *Telenomus sokolovi* MAYR., sa description, son mode de vie et son importance en agriculture. — *Trudy russk. ent. obshch.*, **30** (3-4), 444-456 (en russe). — 1901. *Eurygaster maurus* F. — *Izd. Dept. zemled.*, 82 pp. (en russe).
- SQUIRE, F. A. — 1932. Oviposition of *Telenomus nigrocoxalis* ASHM. [*Chalcididae*]. — *Nature*, **129**, 544-545.
- STEFFAN, J. R. — 1968. Observation sur *Chalcedectus sinaiticus* (M.S.) et descriptions de *C. balachowskyi* sp. n. [*Hym. Chalcedectidae*] et d'*Oopristus safaui* gen. n., sp. n. [*Hym. Torymidae*], deux parasites d'importance économique en Iran. — *Entomophaga*, **13** (3), 209-216.
- SUBBA RAO, B. R. & CHACKO, M. J. — 1961. Studies on *Allophanurus indicus* n. sp. an egg parasite of *Bagrada cruciferarum* KIRKALDY [*Hym. Scelionidae*]. — *Beitr. Ent.*, **11** (7.8), 812-824.
- TALHOUK, A. S. — 1961. Das Temperatur Luftfeuchtigkeits Optimum des Eiparasiten *Asolcus semistriatus* (NEES) [*Hym. Proct. Telen.*]. Ein experimenteller Beitrag zur biologischen Bekämpfung der Getreidewanze. — *Z. angew. Ent.*, **48**, 1-33.
 — 1961. Biological control of the Sunn Pest through its egg-parasite *Asolcus* (*Microphanurus*) *semistriatus* NEES. — *Publs Fac. agric. Sci. amer. Univ. Beirut*, **12**, 38 pp.
- TALITZKY, V. I. — 1940. Multiplication et élevage de *Telenomus* pour la lutte contre la punaise. — Kiev, Karkhov, 72 pp. (en ukrainien).
 — 1942. Fécondité et dynamique des oophages des punaises des céréales *Eurygaster integriceps*. — *Dokl. Vaskhnil*, **9-10**, 17-21 (en russe).

- ULLYETT, G. C. — 1936. Host selection by *Microplectron fuscipennis* ZETT. [*Hym., Chalcidoidea*]. — *Proc. R. Soc. (B)*, **120** (817), 253-291.
- VAEZI, M. — 1950. Rapport du laboratoire d'élevage des parasites d'*Eurygaster integriceps* PUT. — *Ent. Phytopath. appl.*, Téhéran, **11**, 27-41 (en persan, résumé en français 12-18).
- VAN VUUREN, J. — 1935. Waarnemingen omtrent *Phanurus beneficiens* (ZEHNST.) [*Hym., Scelionidae*] op *Schoenobius bipunctifer* Wlk. [*Lep., Pyralidae*]. — *Ent. Meded. Ned. Indie*, **1**, 29-33.
- VASSILIEV, I. V. — 1906. Punaise nuisible *Eurygaster integriceps* PUT. et les nouvelles mesures de lutte contre elle au moyen des parasites du monde des Insectes. — *Trudy bj. ent. Učen. Kom. Gl. Upr. Zeml. St Petersburg*, **4** (2), 78 pp. (en russe).
— 1913. *Eurygaster integriceps* PUT. and new methods of fighting it by the aid of parasites. — *Bur. Ent., St Petersburg*, 81 pp. (*R.A.E.*, **1**, 446) (en russe).
- VIKTOROV, G. A. — 1960. Développement individuel et écologie de la Phasie dorée, *Chytomyia helluo* F. [*Dipt., Larvaevoridae*]. — *Akad. Nauk. SSSR Inst. Morf. Zhivotn.*, **4**, 98-119 (en russe).
— 1964. Spécialisation alimentaire des oophages (*Eurygaster integriceps* PUT.) et son importance dans le diagnostic des espèces du genre *Asolcus* NAKAGAWA [*Microphanurus* KIEFFER] [*Hymenoptera, Scelionidae*]. — *Zool. Zh.*, **43** (7), 1011-1025 (en russe).
— 1966. *Telenomus sokolovi* MAYR. [*Hymenoptera, Scelionidae*] as a secondary parasite of the eggs of the noxious Pentatomid (*Eurygaster integriceps* PUT.). — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **169** (3), 741-744 (en russe).
— 1967. Problème de la dynamique des populations des punaises des céréales. — *Akad. Nauk. SSSR Inst. Morf. Zhivotn.*, Moscou, 272 pp. (en russe).
- VIKTOROV, G. A. & KOZARINA, N. F. — 1961. Alimentary relations of some *Phasiinae* species [*Dipt., Larvaevoridae*] with the little tortoise bug and other bugs in Krasnodar territory. — *Zool. Zh.*, **40** (4), 523-528 (en russe).
- VOEGELÉ, J. — 1961. Contribution à l'étude de la biologie des Hyménoptères oophages des punaises des céréales au Maroc. — *Cahiers Rech. agron.*, Rabat, **14**, 69-90.
— 1962 a. Reconnaissance des espèces *Asolcus tumidus* MAYR et *A. basalis* WOLLASTON [*Hym., Proctotrupoidea*] d'après les caractères externes de l'œuf hôte. — *Al Awamia*, Rabat, **4**, 147-153.
— 1962 b. Isolement d'une espèce jumelle d'*Asolcus basalis* WOLLASTON [*Hym., Proctotrupoidea*]. — *Al Awamia*, Rabat, **4**, 155-161.
— 1964 a. *Asolcus bennisi* n. sp. [*Hym. Proctotrupoidea*] parasite oophage de *Graphosoma lineata* L. [*Het. Pentatomidae*]. — *Entomophaga*, **9**, 119-122.
— 1964 b. Contribution à la connaissance des stades larvaires des espèces du genre *Asolcus* NAKAGAWA (*Microphanurus* KIEFFER) [*Hymenoptera, Proctotrupoidea*]. — *Al Awamia*, Rabat, **10**, 19 à 31.
— 1965 a. Nouvelle méthode d'étude systématique des espèces du genre *Asolcus*. Cas d'*Asolcus rungsi*. — *Al Awamia*, Rabat, **14**, 95-113.
— 1965 b. Contribution à l'étude des *Asolcus* du Maroc, espèces à sillons parapsidaux; description de *A. histani* n. sp. — *Al Awamia*, Rabat, **16**, 99-122.
- VOUKASSOVITCH, P. — 1925. Observations biologiques sur *Trissolcus simoni*, parasite de la Punaise du chou *Eurydema (Pentatoma) ornatum*. — *Feuille Nat.*, **46**, 97-100.
— 1927. Sur l'accouplement des Hyménoptères parasites. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, **96**, 263-269.
— 1930. Sur la lutte pour la possession de l'hôte chez les larves d'ectoparasites solitaires. — *C. r. Séanc. Soc. Biol. Belgrade*, **106**, 697.
- WALTER, H. & LIETH, H. — 1960-1965. Klimadiagramm Weltatlas. — *Gustav Fischer ed.*, Iena.
- WATANABE, Ch. — 1954. On five scelionid egg-parasites of some Pentatomid and Coreid Bugs from Shikoku, Japan [*Hym. Proctotrupoidea*]. — *Trans. Shikoku ent. Soc.*, **2** (2), 17-26.
- WILSON, F. — 1961. Adult reproductive behaviour in *Asolcus basalis* [*Hymenoptera, Scelionidae*]. — *Aust. J. Zool.*, **9** (5), 737-751.

- YASUMATSU, K. & WATANABE, Ch. — 1964-1965. A tentative catalogue of insect natural enemies of injurious insects in Japan. — Part. I. Parasite-predator host catalogue; Part. 2. Host parasite-predator catalogue. — Fukuoka.
- YÜKSEL, M. — 1963. Analyse qualitative et quantitative des différents types de dégâts causés par *Eurygaster integriceps* PUT. en Turquie. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **42** (1), 27-33 (*Sunn Pest Mém.* n° 4).
- ZAKHVATKINE, A. A. — 1954. Parasites of *Acrididae* near the river Angara. — *Trudy Vses. ent. obshch.*, **44**, 240-299 (en russe).
- ZOMORRODI, A. — 1959. La lutte biologique contre la Punaise du blé *Eurygaster integriceps* PUT. par *Microphanurus semistriatus* NEES en Iran. — *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **38** (3), 167-174. (*Sunn Pest Mém.* n° 1).

(Service de Parasitologie végétale, Institut Pasteur, Paris et
Institut de Recherches entomologiques et phytopathologiques,
Evine, Téhéran, Iran.)

ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

J. W. WRIGHT & R. PAL. — Genetics of insects vectors of disease. — Édité pour l'Organisation Mondiale de la Santé par Elsevier Publishing Company, Amsterdam-London-New York; 1 vol. XIX + 794 pp., 312 fig., 50 tabl. Prix : Dfl. 200. 00.

Avec la découverte puis l'application généralisée des insecticides organochlorés à la fin de la dernière guerre, on pouvait croire que la solution miracle et définitive était enfin à la portée de l'homme pour juguler le fléau économique et social que représentent les maladies transmises par vecteurs. La soudaine apparition des phénomènes de résistance des insectes aux nouveaux produits ne tarda pas à révéler combien était profonde notre ignorance sur la génétique des insectes.

Les importantes recherches concentrées sur les multiples aspects de la génétique des principaux insectes vecteurs ont permis depuis 10 ans :

- de reconnaître les systèmes génétiques qui étaient en cause à l'échelle de l'individu et à celle des populations;
- de déterminer la capacité vectrice de différentes souches;
- d'isoler des souches d'insectes génétiquement définies;
- de mettre à profit des méthodes purement génétiques pour lutter contre les vecteurs telles que la technique des mâles stériles et celle des hybrides stériles en raison d'incompatibilités cytoplasmiques.

C'est sous l'impulsion de l'O.M.S. que les éditeurs de ce volume ont fait appel à une trentaine de collaborateurs pour rédiger la première monographie qui regroupe les connaissances acquises sur l'ensemble de ces questions et qui indique les voies nouvelles dans lesquelles les recherches futures s'annoncent prometteuses.

L'ouvrage comporte 23 chapitres distribués dans 5 sections consacrées successivement à la génétique des moustiques (A), des mouches (B), de divers autres vecteurs (blattes, tiques, triatome...) (C), à la génétique appliquée (génétique des populations, génétique physiologique, génétique de la résistance aux insecticides, génétique du comportement...) (D), lutte génétique (E), techniques (élevages en masse, cytogénétique...). Si les insectes dont traite ce livre sont toujours d'importance médicale, cela ne réduit en rien l'immense intérêt que l'ouvrage présente pour tout chercheur avide de connaître les progrès insoupçonnés qui ont été accomplis ces 10 dernières années dans le domaine de la recherche fondamentale et appliquée sur la génétique de l'insecte.

A la lecture de ce livre, on mesure l'importance des efforts qu'il conviendra de développer dans le même sens vis-à-vis des insectes ayant un intérêt agronomique (qu'ils soient ravageurs phytophages, auxiliaires entomophages ou aussi vecteurs de maladies des plantes). Les pionniers de la génétique appliquée à l'insecte nous ont révélé les immenses espoirs que cette science apporte à l'homme dans ses besoins primordiaux tels que la santé et l'alimentation.

G. R.

INDEX LITTERATURAE ENTOMOLOGICAE. — Serie II : Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie von 1864 bis 1900; Band III M-R. - *Deutsch. Akad. der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin*, 1968, 528 pp.

Mis au point par Dr Walter DERKSEN et Dr Ursula SCHEIDING-GÖLLNER, ce nouveau volume de l'Index Litteraturae Entomologicae apporte la liste très complète des publications des auteurs de M à R. On est émerveillé devant la minutie avec laquelle le regroupement des travaux de chaque auteur a été réalisé. On est frappé aussi de voir la puissance de production et l'étendue des questions abordées par certains auteurs anciens tels que Charles Valentine RILEY dont la liste des publications occupe 48 pages du volume et totalise près de 1 500 références pour une période de 31 années (1864-1895).

L'œuvre entreprise approche maintenant de son terme. Il n'est pas douteux qu'elle rencontre auprès de tous les entomologistes la large diffusion qu'elle mérite.

G. R.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME 13 (1968)

Mémoires originaux	Pages
AHMAD, R. A new species of <i>Pseudoscygnus</i> CHAPIN [Col., Coccinellidae] predaceous on Scale Insects in West Pakistan....	377
ARGYRIOU, L. C. & DEBACH, P. The establishment of <i>Metaphycus helvolus</i> (COMPERE) [Hym. Encyrtidae] on <i>Saissetia oleae</i> (BERN.) [Hom. Coccidae] in olive groves in Greece.....	223
BASHIR, M. O. & VENKATRAMAN, T. V. Insect parasite complex of berseem armyworm <i>Spodoptera exigua</i> (HÜBN.) [Lepidoptera, Noctuidae].....	151
BAUD, L. Action comparée d'une oligo-infection à <i>Bacillus thuringiensis</i> BERL. et du jeûne absolu, chez un Lépidoptère, sur les teneurs en eau, lipides et azote.....	229
BÉNASSY, C. & PANIS, A. Observations sur le brachyptérisme chez <i>Encyrtus rufulus</i> MERCET [Hym., Chalcidoidea, Encyrtidae].....	135
BOULETREAU, M. Premiers résultats de l'élevage des larves d'un Hyménoptère chalcidien (<i>Pteromatus puparum</i> L.) sur hémolymphe de Lépidoptère.....	217
CAVALCASELLE, B. Un interessante caso di adattamento ad ospiti diversi da parte di un parassita oofago	319
CHANDLER, A. E. F. Height preferences for oviposition of aphidophagous <i>Syrphidae</i> [Diptera]	187
ELBADRY, E. A. Biological studies on <i>Amblyseius aleyrodis</i> , a predator of the cotton whitefly [<i>Acarina, Phytoseiidae</i>].....	323
ELBADRY, E. A. & ELBENHAWY, E. M. Studies on the mating behaviour of the predaceous mite <i>Amblyseius gossipi</i> [<i>Acarina, Phytoseiidae</i>].....	159
FISCHER, M. Redeskription von <i>Opius scaevolae</i> (CAMERON) [Hymenoptera, <i>Braconidae, Opiinae</i>]	237
Eine neue <i>Phanerotoma</i> -Art aus Syrien [Hymenoptera, <i>Braconidae</i>]	331

FÜHRER, E.	Parasitäre Veränderungen am Wirt und ihre ökologische Bedeutung für den Parasiten.....	241
GERSON, U.	The comparative biologies of two hymenopterous parasites of the chaff scale, <i>Parlatoria pergandii</i>	163
GIRAN, F.	Étude de la densonucléose des Lépidoptères par la méthode immunologique de la diffusion en gel.....	271
HASSANEIN, M. H., AFIFY, A. M. & FARGHALY, H. TH.	Dailay and seasonal density of four entomophagous predators on cotton in upper Egypt.....	143
HORSTMANN, K.	Revision einiger Arten der Gattungen <i>Mesostenus</i> GRAVENHORST, <i>Agrothereutes</i> FOERSTER und <i>Ischnus</i> GRAVENHORST [<i>Hymenoptera</i> , <i>Ichneumonidae</i>].....	121
IPERTI, G. & VAN WAEREBEKE, D.	Description ,biologie et importance d'une nouvelle espèce d' <i>Allantonematidae</i> [Nématode] parasite des Coccinelles aphidiphages : <i>Parasitylenchus coccinellinae</i> , n. sp.	107
KHARAZI-PAKDEL, A.	Recherches sur la pathogénie de <i>Nosema melolonthae</i> KRIEG	289
MACKAUER, M.	Insect parasites of the green peach Aphid, <i>Myzus persicae</i> SULZ., and their control potential.....	91
	Phenotypic polymorphism in <i>Aphidius smithi</i> SHARMA & SUBBA RAO [<i>Hymenoptera</i> , <i>Aphidiidae</i>].....	281
MAGNOLER, A.	Laboratory and field experiments on the effectiveness of purified and non-purified nuclear polyhedral virus of <i>Lymantria dispar</i> L.....	335
MATHYS, G., BAGGIOLINI, M. & STAHL, J.	Influence of pesticides and fertilizers on the behaviour of phytophagous mites in orchards and under laboratory conditions	357
MESNIL, L. P.	Quelques Tachinaires nouveaux de Mélanésie [<i>Dipt. Tachinidae</i>]	203
MONASTERO, S.	Nouvelle expérimentation à grande échelle de la lutte biologique contre la Mouche de l'olive (<i>Dacus oleae</i> GMEL.) au moyen d' <i>Opius concolor siculus</i> MON. en Sicile en 1967.....	251
SAFAVI, M.	Étude biologique et écologique des Hyménoptères parasites des œufs des punaises des céréales.....	381

SCHAERFFENBERG, B.

- Untersuchungen über die Wirkung der insektentötenden
Pilze *Beauveria bassiana* (BALS.) VUILL. und
Metarrhizium anisopliae (METSCH.) SOROK. auf
Warmblütler 175

STEFFAN, J. R.

- Observation sur *Chalcedectus sinaiticus* (Ms.) et descriptions
de *C. balachowskyi* sp. n. [Hym. *Chalcedectidae*]
et d'*Oopristus safavii* gen. n., sp. n. [Hym. *Tory-*
midæ], deux parasites d'importance économique
en Iran..... 209

SUNDBY, R. A.

- Some factors influencing the reproduction and longevity of
Coccinella septempunctata LINNAEUS [*Coleoptera*,
Coccinellidae] 197

TRABOULSI, R.

- Prédateurs et parasites d'*Aphytis* [Hym., *Aphelinidae*]... 345

ULRICH, H.

- Ein verbesserter Käfig für die Massenzucht des Eiparasiten
Trichogramma [Hymenoptera, *Chalcidoidea*] 233

VAGO, C., AMARGIER, A., HURPIN, B., MEYNADIER, G. & DUTHOIT, J. L.

- Virose à fuseaux d'un Scarabéide d'Amérique du Sud.... 373

Documentation

- Bibliographie über biologische Bekämpfung XII von J. M. FRANZ (unter
Mitarbeit von H. R. SIMON)..... 3
(Index p. 82.)

Analyses bibliographiques

- LIPA, J. J..... 183
KRIEG, A..... 183
NIKLAS, O. F..... 184
LAMOTTE, M. & BOURLIÈRE, F..... 262
KOEHLER, W..... 380
LEWIS, T. & TAYLOR, L. R..... 380
WRIGHT, J. W. & PAL, R..... 496
Index litteraturae Entomologicae III (M. - R.) 496

Informations concernant l'O.I.L.B.

- Symposium sur les principes d'application des préparations microbiologiques
dans la nature (Darmstadt, 7-8 mars 1968)..... 265

ACHÈVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE NOUVELLE
53, QUAI DE LA SEINE, PARIS
LE 23 janvier 1969
N° 2517
LE FRANÇOIS - PARIS
(C.O.L. 15-02-17)

Le gérant : G. HANNEBICQUE

Dépot légal : 1968/4^e, N° 186 P.