

UNIVERSITÉ DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE III

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE SAINT JEROME

T H E S E

présentée à l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences
d'Aix-Marseille III pour obtenir le grade de Docteur-Ingénieur
en Ecologie, Mention Zooécologie.

ETUDE COMPAREE DE TROIS ESPECES DE TRICHOGRAMMES:
T. maidis PINTUREAU et VOEGELE, *T. buesi* VOEGELE et
T. embryophagum HARTIG (Hym., *Trichogrammatidae*).

par

João TAVARES

Soutenue le 2 Juillet 1985 devant la Commission d'examen:

Jury: M. J. GIUDICELLI, Président

M. L. BIGOT

M. V. GARCIA

M. B. PINTUREAU

M. J. VOEGELE

UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE III

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE SAINT JEROME

T H E S E

présentée à l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences
d'Aix-Marseille III pour obtenir le grade de Docteur-Ingénieur
en Ecologie, Mention Zooécologie.

ETUDE COMPAREE DE TROIS ESPECES DE TRICHOGRAMMES:
T. maidis PINTUREAU et VOEGELE, *T. buesi* VOEGELE et
T. embryophagum HARTIG (Hym., *Trichogrammatidae*).

par

João TAVARES

Soutenue le 2 Juillet 1985 devant la Commission d'examen:

Jury: M. J. GIUDICELLI, Président

M. L. BIGOT

M. V. GARCIA

M. B. PINTUREAU

M. J. VOEGELE

A mon épouse et a mes enfants.

AVANT - PROPOS

A l'issue de ce travail j'exprime ma respectueuse gratitude à Monsieur le Recteur de l'Université des Açores qui m'a autorisé à soutenir cette thèse en France.

Ma profonde reconnaissance va à Monsieur le Président de la Commission de l'I.N.V.O.T.A.N. de Lisbonne qui a accepté le financement de mon séjour.

C'est grâce à mon Directeur, Monsieur GARCIA, Professeur à l'Université des Açores, Directeur du Département de Biologie et du Laboratoire d'Ecologie que cette thèse a pu prendre forme. Qu'il trouve ici ma très profonde reconnaissance pour son soutien et sa présence à cette soutenance.

J'ai été accueilli chaleureusement à la Station de Zoologie et de Lutte Biologique de l'I.N.R.A. d'Antibes par son Directeur Monsieur JOURDHEUIL je l'en remercie vivement.

Monsieur GIUDICELLI, Professeur à l'Université d'Aix-Marseille III m'a fait l'honneur de bien vouloir accepter la Présidence de ce jury. Monsieur BIGOT, Maître de Recherches au C.N.R.S., a bien voulu faire partie de mon jury, je leur exprime ici mes respectueux remerciements.

Ma profonde gratitude va à Monsieur VOEGELE, Maître de Recherches à l'I.N.R.A. d'Antibes qui a entièrement dirigé ce travail, m'a accueilli dans son équipe de recherches, m'a aidé considérablement dans la rédaction de cette thèse, m'a soutenu et encouragé lors des nombreuses difficultés qui se sont présentées et que j'ai le plaisir de retrouver dans mon jury.

Monsieur PINTUREAU, Chargé de Recherches à l'I.N.R.A. d'Antibes à bien voulu participer au jury de cette soutenance, je l'en remercie vivement.

Je remercie particulièrement Madame PIZZOL pour l'assistance qu'elle m'a prodiguée tout au long de mon travail. L'efficacité de ses services m'a été d'une aide précieuse.

Je ne saurais oublier Mademoiselle DAUMAL toujours intéressée au bon déroulement de mon travail qui m'a prodigué conseils et encourage-

ments. Il m'est agréable de pouvoir lui exprimer ici toute l'expression de ma reconnaissance.

Que le personnel du Secrétariat trouve ici toute ma gratitude pour toutes les facilités qu'il m'a accordé, pour son accueil et pour l'organisation de mon séjour à la Station.

Qu'il me soit également permis de remercier Madame THUBERT et Monsieur MARCONI pour les nombreux services qu'ils m'ont rendus.

Je remercie Madame RIQUELME qui a assuré avec rapidité la dactylographie de ce travail. J'adresse à tout le personnel de la Station de Zoologie et de Lutte Biologique d'Antibes, qui m'a aidé tout au long de la réalisation de ce travail, mes remerciements les plus sincères.

TAVARES João ETUDE COMPAREE DE TROIS ESPECES DE TRICHOGRAMMES
T. maidis PINTUREAU et VOEGELE, *T. buesi* VOEGELE
et *T. embryophagum* HARTIG (Hym., *Trichogrammatidae*).

RESUME:

Ce travail porte sur l'étude comparée de trois espèces de Trichogrammes *T. buesi* VOEGELE, *T. maidis* PINTUREAU et VOEGELE et *T. embryophagum* HARTIG, originaires de trois strates végétales bien marquées, respectivement: basse, moyenne et haute.

Une première partie, consacrée à la systématique examine les différences et distances séparant les trois espèces, sur le plan morphologique, biométrique et enzymatique. Elle révèle l'importance de la soie du tornus au niveau taxonomique et des différences marquées au niveau des estérases.

La seconde partie met en évidence l'importance de l'hôte, de la température, du rythme nyctéméral et de la compétition sur la capacité parasitaire, la fertilité, le taux sexuel et l'émergence. *T. embryophagum* se distingue des deux autres espèces par une moindre fécondité et une ponte beaucoup plus étalée, par son caractère dominant dans les compétitions interspécifiques et par son émergence en phase éclairée au lieu d'obscur.

La troisième partie axée sur l'éthologie décrit l'influence de la température et de la lumière sur la mobilité. Elle examine également les différentes séquences du comportement de ponte en fonction de l'hôte et de l'âge des femelles et souligne l'importance de la position du support dans la recherche du site de ponte.

MOTS CLES:

<i>Trichogramma maidis</i>	Systématique	Rythme nyctéméral
<i>Trichogramma buesi</i>	Ethologie	Taux sexuel
<i>Trichogramma embryophagum</i>	Capacité parasitaire	Compétition
	Relation hôte-parasite	

TAVARES João COMPARATIVE STUDY OF THREE *Trichogramma* SPECIES:
T. maidis PINTUREAU and VOEGELE, *T. buesi* VOEGELE,
and *T. embryophagum* HARTIG (Hym., *Trichogrammatidae*).

SUMMARY:

This work relate on the comparative study of three *Trichogramma* species: *T. buesi* VOEGELE, *T. maidis* PINTUREAU and VOEGELE and *T. embryophagum* HARTIG from three well marked plant layer, respectively: low, middle and high.

A first part concerning the systematic examines differences and distances separating the three species on the morphological, biometrical and enzymatical nivel. It reveals the importance of the tornus bristle and the well marked esterasic differences.

The second part shows off the importance of the nycthemeral rythm and the competition on the parasitic capacity, the fertility, the sex ratio and emergence. *T. embryophagum* differs from the others species by its dominance in interspecific competition and also by its emergence during the photophase instead of the scotophase.

The third part, centred on behaviour, describes the temperature and light influence on the mobility. It also examines the different sequences on the egg laying postures in relation with the host and the female age. It underlines the importance of the support position in the investigation of the egg laying site.

KEY-WORDS:

<i>Trichogramma maidis</i>	Systematic	Nycthemeral rythm
<i>Trichogramma buesi</i>	Behaviour	Sex ratio
<i>Trichogramma embryophagum</i>	Parasitic capacity	Competition
	Host-parasite relation	

I

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE: MATERIEL ET METHODE	4
A - LES ESPECES DE TRICHOGRAMMES	4
B - LES ESPECES HOTES ET LEUR ELEVAGE	4
1°- <u>Ephestia kuehniella</u> ZELLER	4
2°- <u>Ostrinia nubilalis</u> HUBN.	4
3°- <u>Mamestra brassicae</u> L.	5
4°- <u>Grapholitha molesta</u> BUSCK	6
C - ELEVAGE DES TRICHOGRAMMES	6
D - METHODOLOGIE D'ETUDE DE LA CAPACITE PARASITAIRE	7
1°- Parasitisme journalier	8
2°- Influence du groupe	8
a) compétition intraspécifique	8
b) compétition interspécifique en présence de nombreux oeufs hôtes	8
c) compétition interspécifique en présence d'oeufs hôtes isolés	9
3°- Influence de la température sur l'activité parasitaire	9
4°- Influence du photopériodisme sur les rythmes de ponte et des émergences	10
5°- Taux sexuel	10
6°- Influence de l'hôte naturel sur la capacité parasitaire	10
E - ETHOLOGIE	11
DEUXIEME PARTIE: IDENTIFICATION DES ESPECES DE TRICHOGRAMMES	15
A - MORPHOLOGIE	16
1°- Couleur	16
2°- Description des antennes	17
3°- Description des genitalia	17
B - BIOMETRIE	17
C - CARACTERISATION ENZYMATIQUE DES ESPECES	23

TROISIEME PARTIE: CAPACITE PARASITAIRE	25
A - PARASITISME JOURNALIER	25
B - INFLUENCE DU GROUPE	27
1°- Compétition intraspécifique	27
2°- Compétition interspécifique	30
a) Compétition en présence de nombreux oeufs hôtes	30
b) Compétition en présence d'oeufs hôtes isolés ..	30
1) essai préliminaire	30
- Superparasitisme et monoparasitisme	30
2) Etapes de développement des 3 espèces de Trichogrammes	32
3) Compétition	32
- Situation ou la 1ère occupante élimine la seconde	36
- Situation ou la 2ème occupante élimine la première	37
C - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE	39
1°- Action de la température sur l'activité parasitaire	40
a) Première semaine de ponte	41
b) Deuxième semaine de ponte	43
2°- Action de la température sur la longévité et l'activité de ponte	44
a) Groupes de femelles selon leur activité de ponte	45
b) Parasitisme et mortalité	45
3°- Emergence des adultes	48
a) Différence entre capacité parasitaire et nombre d'adultes émergés	48
b) Cas de <u>T. maidis</u>	49
c) Cas de <u>T. embryophagum</u>	49
d) Cas de <u>T. buesi</u>	49
e) Emergences comparées des deux premières semaines de ponte	49
f) Variabilité de l'émergence	49
1) Chez <u>T. maidis</u>	52
2) Chez <u>T. buesi</u>	52
3) Chez <u>T. embryophagum</u>	54

g) Monoparasitisme et superparasitisme	57
h) Influence de la température de ponte sur le pourcentage d'émergence	57
4°- Le développement	58
D - INFLUENCE DU PHOTOPERIODISME SUR LES RYTHMES DE PONTE ET D'EMERGENCE.....	60
1°- Action de la période de ponte sur le nombre d'adultes obtenus	60
2°- Action différée de l'heure de ponte sur l'heure et l'étalement de l'émergence	61
a) Cas de <u>T. maidis</u>	61
b) Cas de <u>T. embryophagum</u>	63
c) Cas de <u>T. buesi</u>	63
E - TAUX SEXUEL	64
1°- Pourcentage de filles en fonction de l'âge de la mère	64
2°- Milieu alimentaire pré-imaginal	65
3°- Influence de la température et de l'âge des femel- les accouplées sur le taux sexuel de la descendance	65
F - HOTE NATUREL ET HOTE DE SUBSTITUTION	67
1°- Effet de l'hôte sur la capacité parasitaire en fonc- tion des générations passées sur l'hôte naturel .	68
a) Cas de <u>T. buesi</u>	68
1) Hétérogénéité de la capacité parasitaire selon les individus	73
b) Cas de <u>T. embryophagum</u>	73
1) Hétérogénéité de la capacité parasitaire selon les individus	79
c) Cas de <u>T. maidis</u>	80

QUATRIEME PARTIE: ETHOLOGIE

A - PHOTOTROPISME ET MOBILITE	83
1°- L'activité motrice chez les Trichogrammes	83
2°- Variation de la mobilité en fonction de la température	84
a) Individus type 1	86
b) Individus typr 2	86
3°- Variabilité de la mobilité en fonction de l'intensité lumineuse	89

IV

a) Examen de l'intervalle de confiance de nos échantillons	89
b) Distribution des types 1 et 2 en fonction de l'âge des Trichogrammes	91
c) Distribution des types 1 et 2 en fonction de l'intensité lumineuse	92
d) Différences de réponse entre espèces	92
1) Intensités lumineuses	92
2) Age des Trichogrammes	94
4°- Choix entre photophase et scotophase	95
a) Réponse de chaque espèce à la lumière selon l'âge	95
b) Différence de réponse entre espèces selon leur âge par rapport à la lumière	96
5°- Distribution de la progéniture par rapport à la lumière et à l'obscurité, la hauteur et la position du support de ponte	96
a) Réponse aux niveaux	97
b) Réponse à la position sur ou sous le support des oeufs hôtes	100
B - COMPORTEMENT DE PONTE	102
1°- Délai "inter-postural"	103
2°- Durée d'enfoncement de la tarière	107
a) Cas de l'hôte de substitution	107
b) Cas de l'hôte naturel	107
3°- Durée de dépôt de l'oeuf et de la sortie de la tarière	109
a) Cas de l'hôte de substitution	109
b) Cas de l'hôte naturel	109
4°- Durée du repas pris à l'orifice de ponte	109
CONCLUSION GENERALE	110
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	113

INTRODUCTION

Atteignant à peine le millimètre, les Trichogrammes sont des parasites oophages qui présentent de nombreux avantages en agronomie: ils sont non polluants, ils ne provoquent pas de phénomènes de résistance chez l'hôte, respectent l'entomofaune utile et tuent leurs hôtes avant qu'ils n'aient commis des dégâts. Ils peuvent être produits industriellement sur un hôte de substitution d'élevage facile et accessible. L'exploitation de leurs arrêts de développement permet de les stocker au froid pendant de longues périodes. Ils disposent, enfin, d'une capacité de recherche et de distribution dans le milieu, remarquable. C'est pourquoi l'homme a songé à les utiliser sous forme de lâchers inondatifs et l'on peut estimer à plus de 20 millions d'hectares dans le monde les cultures ainsi traitées biologiquement.

Le grand problème dans ce domaine de lutte est de cerner la population de l'entomophage utilisé. Généralement on se contente de mettre un nom d'espèce sur celui ci sans s'être muni, au préalable, de toutes les précautions de contrôle souhaitables au niveau taxonomique. Parfois, l'identification est réalisée mais sur quelques individus et sur un nombre de caractères peu discriminants ou insuffisants. Les caractères d'ordre biologique, et surtout éthologiques, font le plus souvent défaut. Ils sont, de toute manière, rarement associés à des travaux d'ordre systématique. Les études comparées entre plusieurs espèces de Trichogrammes, au niveau de l'ensemble des caractères, sont pratiquement inexistantes.

Il était donc intéressant d'entreprendre une étude où puisse être réalisée une analyse globale comparée de plusieurs espèces. Par prudence, de manière à favoriser au maximum les chances de différence au niveau adaptatif, nous avons choisi trois espèces de Trichogrammes apparemment inféodées à trois strates cultivées très distinctes : arboricole (Trichogramma embryophagum HARTIG), maïzicole (T. maïdis PINTUREAU, VOEGELE) et légumière (T. buesi VOEGELE). Certes ces espèces peuvent,

occasionnellement ou accidentellement, être trouvées sur l'un ou l'autre de ces milieux. La polyphagie des Trichogrammes a souvent été soulignée. Ainsi KOT (1969) signale pour les Trichogrammes 300 hôtes différents appartenant à plusieurs ordres d'insectes: Lépidoptères principalement mais parfois Coléoptères, Hyménoptères, Hémiptères, Dermaptères et Névroptères. Cependant il est fort probable que les diverses populations prises sur chacun de ces hôtes n'aient pas fait l'objet d'une identification suffisamment rigoureuse.

Nous savons que du point de vue évolutif le facteur de l'habitat joue un grand rôle. Celui ci est défini par les aspects climatiques et microclimatiques mais également par le milieu trophique disponible ainsi que par les interactions qui existent entre le sol, la plante, le ravageur et les parasites. Cet ensemble de caractères marque suffisamment le territoire pour que l'espèce de Trichogramme qui y vit ait été amenée à s'y adapter.

Il n'était pas possible dans le cadre de notre étude d'accéder directement au niveau de l'habitat lui même. Nous n'avons fait qu'aborder un certain nombre de composantes de cet habitat, relativement analysables au laboratoire.

Nous souhaitions savoir si les trois espèces de Trichogrammes répondaient de manière égale ou différente à chacun des facteurs analysés. Notre hypothèse, en fait, était de savoir si, opposé à l'absence de spécificité parasitaire en tube ou aucune possibilité de choix n'est donnée au Trichogramme, n'existait pas au niveau des divers caractères de l'habitat, une spécificité adaptative marquée pour un ravageur donné. Evidemment comme tout individu, le Trichogramme possède une amplitude homéostatique, c'est-à-dire la possibilité d'ajuster ses fonctions physiologiques aux changements des conditions écologiques. Il n'y a donc pas, il ne peut donc pas y avoir d'individus sans plasticité. Ces possibilités de réagir efficacement aux modifications ambiantes sont liées, à la fois à son patrimoine génétique et aux conditions subies pendant son ontogénèse (LABEYRIE, 1977).

La variabilité de réponse des individus est donc à prendre en considération, règle que nous avons essayé de respecter tout au long de ce travail, tant au niveau de la biométrie, de la biologie que de l'éthologie.

PREMIERE PARTIE: MATERIEL ET METHODE.

MATERIEL ET METHODE

A - LES ESPECES DE TRICHOGRAMMES

Nous avons fait appel à trois espèces de Trichogrammes, T. maidis PINTUREAU et VOEGELE (1980), T. buesi VOEGELE (1985) (= T. brassicae VOEGELE 1982) et T. embryophagum HARTIG (1838). La première est issue de populations collectées à Attaki en Moldavie (U.R.S.S.), en 1973, à partir d'ooplaques d'Ostrinia nubilalis HUBN. (Lep., Pyralidae), la seconde provient d'ooplaques de Mamestra brassicae L. (Lep., Noctuidae) trouvées sur choux en 1975 au lycée agricole d'Hyères et la troisième est originaire d'oeufs de Grapholitha molesta BUSCK (Lep., Tortricidae) découverts dans un verger de pêcher à Balma en 1977 dans la Haute Garonne. Ces trois Lépidoptères sont des ravageurs importants en agriculture.

Les populations de ces trois espèces sont maintenues sur l'hôte de substitution Ephestia kuehniella ZELLER (Lep., Pyralidae) en élevage permanent à la Station de Zoologie et de Lutte Biologique de l'I.N.R.A d'Antibes où elles portent les numéros de référence respectifs: 16, 81 et 114.

B - LES ESPECES HOTES ET LEUR ELEVAGE

Les trois hôtes naturels que nous venons de signaler ont été utilisés dans nos essais pour comparer la capacité parasitaire et le comportement de ponte par rapport à l'hôte de substitution.

1°- Ephestia kuehniella ZELLER

Cet hôte de substitution provient d'un lot de 150 mâles et femelles récoltés à Antibes en 1962 et qui a fait, depuis, l'objet d'un élevage intensif sans aucun nouvel apport (DAUMAL, communication personnelle). L'élevage de cet hôte a été conduit selon les instructions fournies par cet auteur (DAUMAL et al. 1975) et que nous avons déjà signalées (TAVARES, 1982).

2°- Ostrinia nubilalis HUBN.

La production des ooplaques de cet hôte a été réalisée à partir de chrysalides obtenues du domaine de Magneraud (1). A leur arrivée les

(1) Domaine de l'INRA du Magneraud. Nous remercions vivement M. DE CONINCK Directeur de ce domaine pour ses envois répétés.

chrysalides sont placées à 14°C et mises ensuite, au fur et à mesure des besoins, à 20°C pour l'obtention des adultes. Les imagos sont introduits dans un cylindre grillagé de 25 centimètres de diamètre et 15 cm de haut, dont la paroi interne est tapissée d'une feuille de papier blanc. La feuille est renouvelée journellement, l'hygrométrie relative est de 70%.

L'alimentation des papillons est fournie sous la forme d'un tampon de coton imbibé d'une solution de sucre à 33%.

3° - Mamestra brassicae L.

Cet hôte nous a été fourni par la Station de Zoologie de Montfavet, I.N.R.A. (1) et a été élevé selon la méthode de M. BUES, chercheur dans cette Station.

Les pontes utilisées pour l'élevage sont passées avant éclosion dans un bain de formol à 10% pendant 45 minutes, puis rincées à l'eau courante (10 minutes). Tous les matériaux d'élevage doivent d'ailleurs être également désinfectés aux vapeurs de formol avant usage afin d'éviter les maladies (virus et nosema principalement) qui peuvent décimer les élevages du fait des températures élevées et de la promiscuité des chenilles (MONIER, 1983).

Les chenilles du 1er stade sont mises en groupe dans des boîtes en plastique contenant le milieu artificiel coupé en petits morceaux (POITOUT et BUES, 1969). Au 3ème stade larvaire, comme pour la plupart des espèces de Noctelles, il est nécessaire de transférer les chenilles dans des cellules individuelles pour éviter les sources de contamination et le cannibalisme. Au dernier stade les éléments cellulaires sont disposés sur un récipient contenant de la tourbe où les chenilles iront se nymphoser. On glisse entre ces éléments et le récipient une feuille de plastique perforée (1 trou par cellule) afin de permettre aux larves de passer du milieu alimentaire au milieu de nymphose. Lorsque toutes les chrysalides sont formées, elles sont prélevées puis placées dans un récipient clos, sur un tapis de tourbe, jusqu'à l'émergence des adultes.

Le développement jusqu'au stade nymphal se fait à 20°C, 50% H.R. et 15 heures et 1/2 d'éclairage par jour. Lors de l'émergence des adultes, l'humidité doit être portée à 100% pour l'obtention de la ponte.

(1) Que M. BUES et M. POITOUT reçoivent ici toute ma reconnaissance pour le matériel d'élevage ainsi que pour les différents stades de Noctuelle qu'ils nous ont envoyés.

Les adultes sont isolés par couples que l'on place dans des cylindres en plastique fermés par un couvercle grillagé (\emptyset 80 mm sur 50 mm de hauteur). L'intérieur de la paroi est couverte de papier filtre pour recevoir la ponte. Un abreuvoir contenant une solution d'eau sucrée à 10% est placé dans chaque boîte. Cette alimentation assure aux adultes une bonne longévité.

4° - Grapholitha molesta BUSCK.

L'élevage de G. molesta est conduit comme celui de M. brassicae mais sans structure alvéolaire dans un milieu dont l'épaisseur est de 2cm et sans changement alimentaire d'après la méthode de Mme IVALDI (communication personnelle de M. AUDEMARD (1)). Une feuille de papier contenant les oeufs de G. molesta est placée sous le couvercle de la boîte contenant le milieu alimentaire préalablement perforé à l'aide d'aiguilles pour faciliter la pénétration des larves du 1er stade dans le milieu.

Le développement se fait à 22°C, 50% H.R. et à 16 heures de photophase.

A l'émergence les adultes sont prélevés journalièrement par narcose au CO₂ et introduits dans une boîte grillagée parallélépipédique éclairée d'un seul côté, devant lequel défile, à l'intérieur de la boîte, un film de papier sur lequel les femelles déposent les oeufs.

C - ELEVAGE DES TRICHOGRAMMES

Nous rappelons que les Trichogrammes se multiplient aisément dans les oeufs des différents hôtes cités qui subissent un traitement aux ultraviolets et un stockage au froid de 1 à 30 jours à 3°C (VOEGELE et al. 1974, MONIER, 1983, FRANDON, 1984).

Les oeufs hôtes sont fournis aux Trichogrammes adultes sur des plaquettes en carton de couleur jaune de 0.9cm. de large et 6 cm. de long sur lesquelles ils sont collés, en couche uniforme, à l'aide d'une légère solution de gomme arabique à 33% (figure 1).

(1) Chercheur à la Station de Zoologie de Montfavet (INRA).

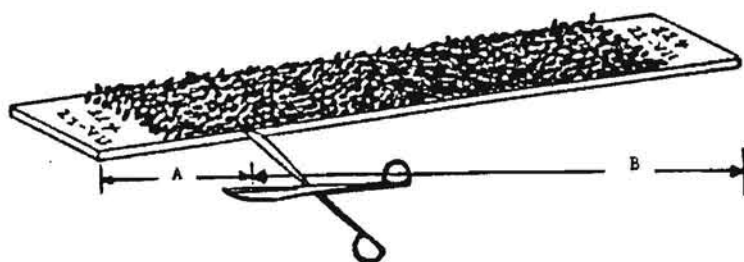


Figure 1: Plaquette de carton sur laquelle sont collés les oeufs hôtes;
A = inoculum, B = reliquat pour l'expérimentation.

Pour les hôtes naturels et pour les hôtes de substitution, l'unité d'élevage de base est constituée par des tubes en verre de 1 cm. de diamètre et 9 cm. de longueur contenant la plaquette d'oeufs hôtes et fermés par un tampon de coton. Les oeufs parasités sont facilement reconnaissables à leur aspect noirâtre. Cette couleur correspond à celle du cocon de nymphe qui est secrété au dernier stade larvaire et qui est visible par transparence au travers du chorion de l'hôte (VOEGELE, 1974). Ce cocon constituerait également, selon KLINK (1963), une protection aux rayons ultraviolets.

Quand les oeufs parasités deviennent noirs, on sépare l'inoculum (A) de la plaquette et on le place dans un nouveau tube avec une goutte de miel. Les oeufs parasités de cet inoculum donneront naissance aux adultes nécessaires pour le parasitisme des oeufs d'une nouvelle plaquette. Le reliquat (B) de la plaquette sert aux expérimentations.

Les diverses espèces de Trichogrammes sont maintenues chacune en six populations différentes que l'on réunit avant chaque essai afin de limiter les risques de dérive génétique.

L'élevage est maintenu à 23° ($\pm 1^\circ\text{C}$), 16 heures d'éclairément et 70% H.R., de manière à réaliser une génération tous les 10 à 12 jours, selon les espèces.

D - METHODOLOGIE D'ETUDE DE LA CAPACITE PARASITAIRE.

Sauf indication contraire, dans tous nos essais, il a été réalisé 30 répétitions. Pour chaque espèce, un essai élémentaire comprend 30 femelles prises au hasard dans une population de 1 000 individus environ, disposés

sur une surface blanche et bien éclairée. Les femelles sont isolées une par une à l'intérieur d'un tube de verre (1 x 10 cm.) où l'on dispose une petite goutte de miel. Il est donné à chaque femelle environ 250 oeufs hôtes, quantité largement excédentaire pour éviter le superparasitisme. Le développement des oeufs parasités a lieu, sauf indication contraire, à 25° (\pm 1°C), 70% H.R. et 16 heures d'éclairement par jour.

Dans nos calculs nous ne tiendrons pas compte des femelles stériles qui donneraient à nos populations une distribution s'éloignant trop de la normale (PINTUREAU et al. 1981).

1°- Parasitisme journalier.

Nous donnerons au terme fécondité, non pas son sens habituel, qui est le nombre d'oeufs émis par une femelle, mais celui du nombre d'hôtes parasités qui est en fait sa capacité parasitaire. Il est en effet nécessaire, pour mettre en évidence les oeufs du parasite de les tuer, de les colorer au bleu de toluidine, technique laborieuse, qui supprime la possibilité de connaître le devenir de la descendance des femelles testées.

Dans cet essai les plaquettes d'oeufs hôtes sont renouvelées toutes les 24 heures.

2°- Influence du groupe.

a) compétition intraspécifique

Pour chaque espèce quatre densités ont été retenues: 1, 2, 3 et 4 femelles par tube. Il est fourni 250 oeufs d'E.kuehniella à chacune de ces groupes de femelles. La durée du parasitisme a été limitée à 24 heures. Il a été compté le nombre de descendants par tube.

b) compétition interspécifique en présence de nombreux oeufs hôtes.

Il a été choisi pour cet essai deux espèces nettement distinctes par la couleur T. buesi, noire et T. embryophagum, jaune clair de manière à pouvoir discriminer rapidement la progéniture des deux antagonistes. Bien que, selon MARCHAL (1936), la coloration de T. embryophagum soit plus foncée lors des générations hivernales, elle est restée, dans le cadre de notre essai, suffisamment distincte de celle de T. buesi pour être reconnaissable, même aux températures les plus basses.

c) compétition interspécifique en présence d'oeufs hôtes isolés.

On a d'abord procédé à la recherche d'une technique qui permette de limiter le risque du superparasitisme. De manière à apprécier ce dernier, deux lots de femelles isolées ont été constitués. Pour le premier lot, un oeuf hôte a été donné par femelle pour la durée de la première séquence de ponte uniquement alors que pour le second lot cet oeuf a été laissé à la disposition de la femelle pendant 24 heures.

Les étapes du développement de T. embryophagum ont été suivies de 24 heures en 24 heures au binoculaire après dissection et sur une dizaine d'oeufs d'E. kuehniella parasités. Toutes les séquences du comportement de ponte ainsi que les émergences ont été également observées au binoculaire.

3°- Influence de la température sur l'activité parasitaire.

Il a été fait appel, d'une part à des conditions de températures variables, celles fournies dans la nature sous abri et, d'autre part, à des températures constantes comprises entre le seuil létal supérieur et inférieur d'activité soit: 12, 14, 16, 20, 22, 25 et 27°C. Une répétition élémentaire comporte, pour une température donnée et chacune des deux semaines de ponte, deux plaquettes d'oeufs hôtes. A la fin de chaque semaine de ponte une plaquette est maintenue à la température de ponte, l'autre est soumise à la température de 25°C. Il a été relevé, pour chacune des plaquettes: la capacité parasitaire, la durée de développement, le pourcentage d'émergence, la fertilité, le taux sexuel et les cas de superparasitisme.

Nous exprimerons la fertilité non pas par le nombre d'oeufs de Trichogrammes éclos, difficilement vérifiable, mais par le nombre d'oeufs qui donneront naissance à des adultes libres. En ce qui concerne la durée de développement nous avons pris arbitrairement comme moyennes celles des durées de développement calculées journalièrement à partir des individus émergés entre le 1er jour d'émergence et le jour où 95% des oeufs parasités donnent naissance à des imagos. Le taux sexuel n'a été calculé que lorsque les développements se sont effectués à 25°C.

Pour l'essai réalisé sous abri nous avons retenu comme température moyenne celle établie à partir des moyennes journalières $\left(\frac{T.\max + T.\min}{2}\right)$ et qui a été de 15.5°C.

4°- Influence du photopériodisme sur les rythmes de ponte et des émergences.

Nous disposions d'une photopériode de 16 heures d'éclairement (430 Lumens) (photophase) et de 8 heures d'obscurité "scotophase" par jour. Il était intéressant de tester l'influence de ces phases sur l'activité parasitaire. Nous avons choisi quatre périodes de ponte dont deux dans chaque phase d'éclairement: 11-12 heures et 17-18 heures en photophase; 23-24 heures et 5-6 heures en scotophase. Les femelles utilisées ont moins de 24 heures d'âge et sont primipares. Dans cet essai l'influence des diverses phases sur l'étalement des émergences a également été recherchée.

5°- Taux sexuel.

Le taux sexuel est estimé par le rapport du nombre de femelles émergées sur le nombre total d'adultes émergés. Il constitue donc la proportion de femelles dans la descendance de n femelles et nous l'avons exprimé en pourcentages. Les femelles sont restées en présence de mâles seulement durant 24 heures.

6°- Influence de l'hôte naturel sur la capacité parasitaire.

Nous souhaitions savoir quel était l'impact que pouvait présenter l'élevage continu des trois espèces de *Trichogrammes* étudiées sur l'hôte de substitution et ce que devenait leur activité parasitaire après retour sur l'hôte naturel. Pour l'étudier, chaque espèce est élevée durant 5 générations successives sur son hôte naturel. A chaque génération un retour est effectué sur l'hôte de substitution durant également 5 générations successives.

L'étude de la capacité parasitaire a été calculée à chaque génération. Du fait des difficultés d'approvisionnement en chrysalides d'*O. nubilalis* nous n'avons pu suivre *T. maidis* sur cet hôte que durant 3 générations. Pour cette même raison nous n'avons pas pu suivre la capacité parasitaire des femelles de la 2ème génération qui s'est déroulée sur l'hôte naturel, ni celle des femelles de la 1ère génération de retour sur l'hôte de substitution.

E - ETHOLOGIE

Nous verrons par la suite qu'il est important d'analyser les facteurs de l'environnement pour comprendre comment le Trichogramme se déplace, se dirige et s'oriente vers un microclimat donné, une plante et un site de ponte de l'hôte, et enfin, comment il exploite l'hôte lui-même. Pour cette étude l'éthologie est particulièrement importante. Nous avons examiné le comportement dans plusieurs situations.

La variabilité de la mobilité en fonction de cinq températures différentes (10, 15, 20, 25 et 30°C) a été testée pour des femelles de 48 à 72 heures, éclairées à un mètre de distance par une lampe de 430 Lumens. Le dispositif de mesure des observations comporte 5 tubes en plastique de 1,5 cm. de diamètre et de 50 cm de long dans lesquels on introduit durant 10 minutes, à l'extrémité opposée à la lumière, un tube de verre contenant un imago d'une espèce donnée (figure 2). Celui-ci peut présenter 3 types de réponses: rester immobile (type 0), se diriger vers le tube en plastique mais sans en sortir (type 1), parcourir tout le tube de plastique et le quitter (type 2). Pour le type 1, il est calculé le nombre de centimètres parcourus et pour le type 2, le temps mis en minutes pour abandonner le tube.

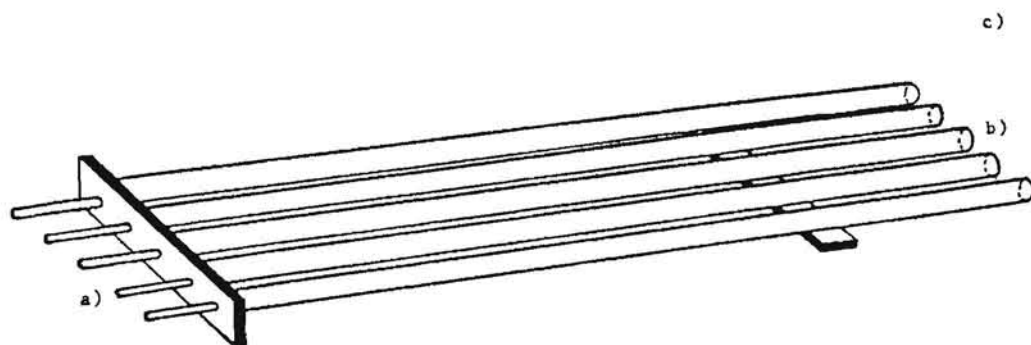


Figure 2: Dispositif expérimental pour l'étude de la variabilité de la mobilité en fonction de la température. a) tube de verre avec le Trichogramme, b) sortie du Trichogramme et c) source de lumière.

La variabilité de la mobilité, en fonction, cette fois, de l'intensité lumineuse, a été suivie à 23°C selon le dispositif expérimental

suivant (figure 3): 5 tubes sont disposés verticalement sur une cloison transversale carrée de 30 cm de côté perforée de 5 trous situés à 15 cm de hauteur dans une boîte en bois de 65 cm de haut. Chaque tube contient un Trichogramme qui est laissé dans la boîte durant 10 minutes. La partie inférieure de la boîte est noire et la partie supérieure est blanche. A la partie supérieure de la boîte on dispose une ampoule dépolie de 220/230 volts et dont les intensités lumineuses sont de: 430, 730, 960 et 1 380 Lumens. (Le dépoli diminue l'éblouissement et améliore la diffusion de la lumière). Deux types de réponses sont observés, le type 1 où l'individu reste dans le tube et le type 2 où l'individu attiré par la lumière, abandonne le tube. L'essai se déroule à 22° (\pm 1°C).

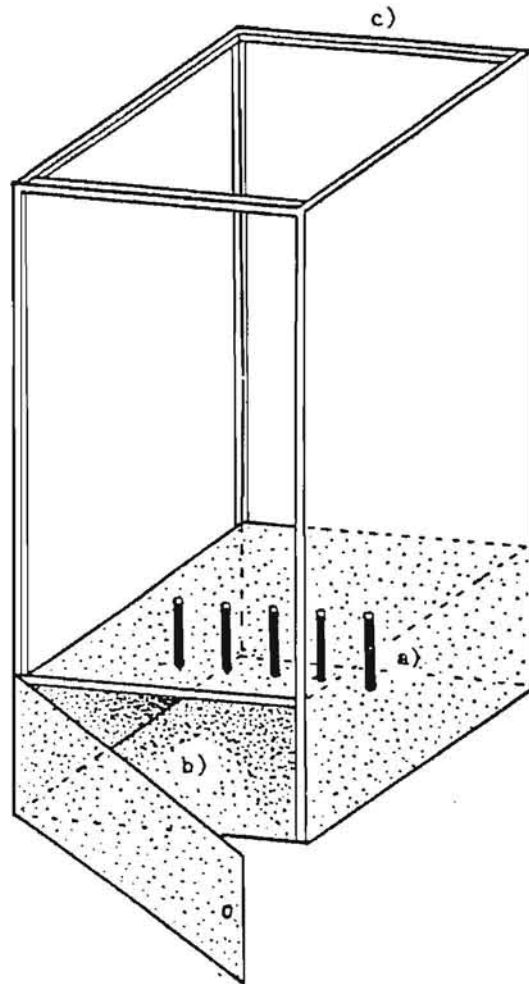


Figure 3: Dispositif expérimental pour l'étude de la variabilité de la mobilité en fonction de l'intensité lumineuse. a) tube de verre avec le Trichogramme, b) partie noire du dispositif et c) source de lumière.

Il y avait lieu également de savoir si le Trichogramme choisissait entre la zone éclairée et la zone obscure. Nous avons conçu le dispositif suivant (figure 4). Une cloison médiane en plastique opaque sépare longitudinalement une cage en plastique de 70 x 40 x 20 cm en deux moitiés; l'une est transparente, l'autre opaque. Au milieu de la cage un trou reçoit un tube opaque contenant une population de 100 femelles d'un âge donné. L'extrémité de ce tube débouche sur la cloison médiane permettant ainsi aux femelles d'aller, soit dans la partie obscure, soit dans la partie éclairée de la cage. Sur les parties latérales internes de cette cage, des plateaux horizontaux sont disposés à 5 niveaux distants de 14 cm. On fixe sur et sous chacun d'eux, une plaquette d'oeufs d'E. kuehniella ce qui permet d'apprécier la préférence des Trichogrammes pour la zone inférieure ou supérieure d'un des supports de ponte. La partie transparente de la cage est éclairée de manière uniforme par une source lumineuse de 430 Lumens.

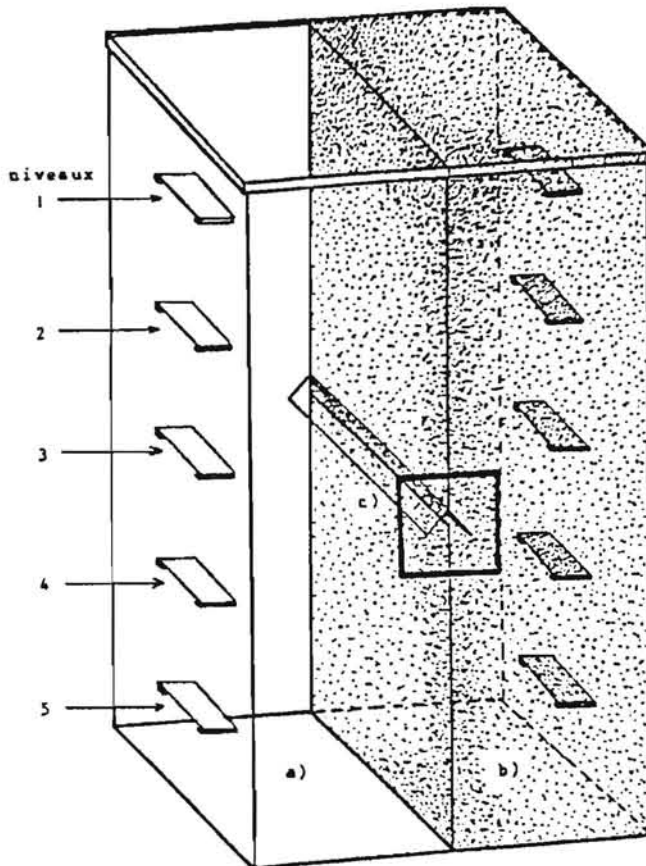


Figure 4: Dispositif expérimental pour l'étude de la population des Trichogrammes en fonction de leur choix: lumière ou obscurité, dessus ou dessous du support, du niveau. a) partie éclairée b) partie obscure, c) point de départ de la population.

Les deux cages dont nous disposions sont elles mêmes à l'intérieur d'une enceinte à 25° ($\pm 1^{\circ}\text{C}$). L'examen des oeufs offerts puis, celui de la progéniture, nous ont permis de savoir, pour les femelles des trois espèces, à quel niveau et dans quel compartiment elles se sont situées peu avant la ponte. Nous avons pu obtenir un autre renseignement sur le comportement en introduisant des femelles plus ou moins âgées de chacune des espèces.

Par ailleurs, nous avons suivi sous le binoculaire les différentes séquences du comportement de ponte, soit sur hôte naturel, soit sur l'hôte de substitution et aussi mesuré, en secondes, la durée de chacune des séquences de ponte. Les observations ont été faites durant 2 heures le matin et 2 heures l'après midi de façon continue pour les 7 premiers jours de ponte des femelles de chacune des trois espèces. A chaque observation les femelles recevaient une plaquette de 50 oeufs. La température de la salle climatisée était de 21°C l'H.R. de 70%.

Quand les comparaisons par les tests "t" et "F" ne sont pas significatives nous laissons un blanc.

DEUXIEME PARTIE: IDENTIFICATION DES ESPECES
DE TRICHOGRAMMES.

IDENTIFICATION DES ESPECES DE TRICHOGRAMMES

Le genre *Trichogramma* a été créé par WESTWOOD en 1833. On ne lui connaissait jusqu'en 1973 que 17 espèces. A partir de cette date, en une douzaine d'années, il s'est enrichi de 83 espèces nouvelles (figure 5). Ce fait, à lui seul, illustre l'intense activité de recherche qui existe actuellement dans l'étude taxonomique de ce groupe d'insectes. Au départ peu de caractères étaient disponibles pour différencier les espèces. La pigmentation, la taille, la ciliation des ailes et des antennes ont été les premiers caractères utilisés (GIRAUD, 1911; FLANDERS, 1937), mais ces caractères sont influencés par l'hôte (SALT, 1941) ou par la température (QUEDNAU, 1956). HINTZELMAN (1925), ISHII (1941), TSENG (1965) et VIGGIANI (1971) ont été les premiers à montrer la valeur des genitalia mâles sur le plan taxonomique mais c'est aux travaux de NAGARKATTI et al. 1968; NAGARKATTI et al. 1973 que l'on doit une remise en ordre de la taxonomie des *Trichogrammes* basée principalement sur ce caractère.

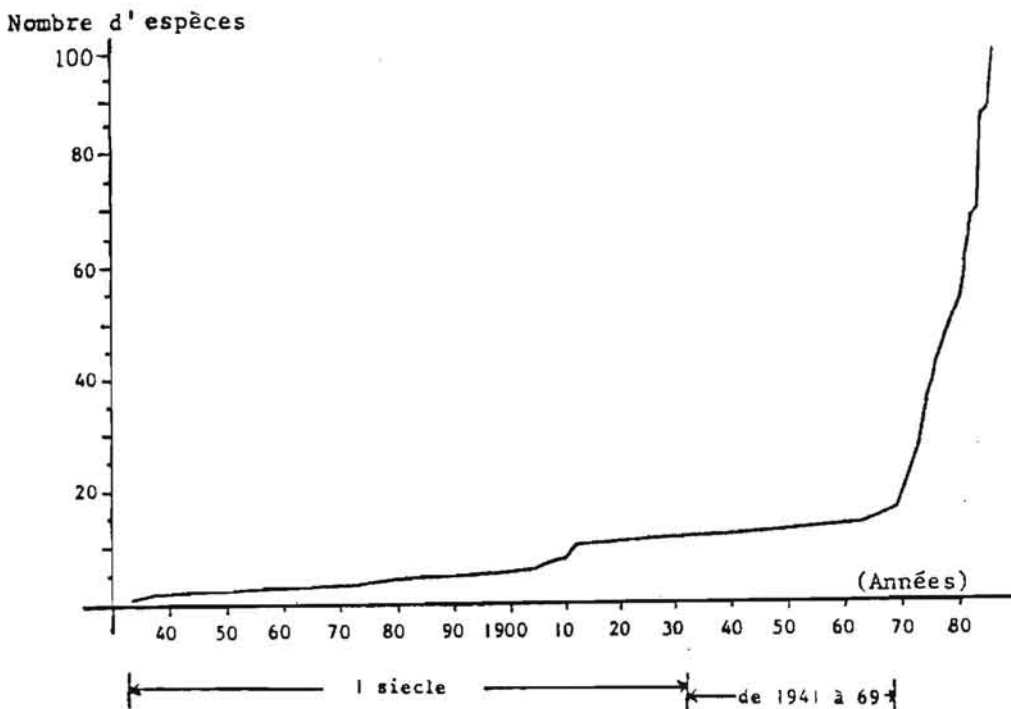


Figure 5: Accroissement dans le temps du nombre d'espèces de *Trichogrammes* dont le statut taxonomique est reconnu.

Ce n'est que très récemment que l'on s'est aperçu que le genre réunissait, en fait, d'une part, des espèces souvent très proches morphologiquement et, d'autre part, à l'intérieur d'une même espèce, des formes très variables. Ces ressemblances et diversités expliquent les difficultés

que l'on a eu à établir une clé fiable d'identification de ces oophages. Ces dernières années un nouveau pas a été franchi dans la compréhension de l'identité des espèces grâce à la mise en évidence de certains caractères génétiques par voie enzymatique (VOEGELE et al. 1976; PINTUREAU et al. 1980; PINTUREAU et al. 1980; PINTUREAU et al. 1981). Associées à la mixologie, ces nouvelles techniques faisant appel à l'électrophorèse permettent de confronter certains caractères morphologiques ou, au contraire, d'en montrer la trop grande variabilité, et elles sont à même de séparer les espèces pratiquement jumelles PINTUREAU et al. 1980; VOEGELE et al. 1982 ou des sous-espèces BABI, 1984; BABI et al. 1984.

Nous avons donc tenu, pour les trois espèces étudiées dans ce travail, à vérifier leur identité, ce que nous avons fait aux niveaux morphologique, biométrique et enzymatique. L'objet même de notre recherche, étant par ailleurs l'étude comparée de ces espèces, nous avons jugé bon de mesurer les distances géométriques qui les séparent. Ces distances expriment, compte tenu de la variabilité morphologique, l'éloignement qui existe entre espèces comme l'avaient déjà signalé, avant nous, RUSSO et al. 1981 pour T. maidis, T. nubilale, T. semblidis et T. rhenana ainsi que DUGAST et al. 1985 pour T. daumalae, T. evanescens, T. agrotidis, T. principium, T. embryophagum et T. maidis.

A - MORPHOLOGIE

1° - Couleur

T. embryophagum: couleur jaune très clair. Ne sont légèrement enfumés que la massue et le pédicelle de l'antenne, les deux premiers segments abdominaux et les fémurs postérieurs. Cette description est valable pour les femelles; T. embryophagum étant une espèce thélytoque, les rares mâles qui apparaissent parfois sont nettement plus foncés.

T. buesi: nous avons retrouvé en tous points les caractères décrits par VOEGELE, 1982: mâles et femelles sont noirs sauf la face, les antennes, une partie variable des pattes, l'extrémité des tarses, tibias et fémurs notamment, ainsi que la portion des 2 tergites abdominaux correspondant à l'emplacement de l'extrémité du phragma, qui sont jaune sale.

T. maidis: la couleur des deux sexes a déjà été donnée par PINTUREAU et al. 1980. Le mâle a la tête, les antennes, le scutellum et

les hanches ocracés. La face est jaune hyalin, non enfumée dans la région occipitale et sur les joues, contrairement à T. evanescens qui lui est très proche. Tibias postérieurs jaune ocracé. Abdomen brunâtre. Chez la femelle la face est moins claire et les tibias sont brunâtres.

2°- Description des antennes

Il est généralement fait appel en systématique aux rapports de la plus grande soie antennaire sur la largeur de l'antenne et à celui de la longueur de l'antenne sur sa largeur. Ces caractères, en fait, peuvent varier dans une même espèce d'une population à l'autre. Dans notre cas, au moins pour T. maidis et T. buesi, bien que nous ayons trouvé des individus dont ces rapports sont proches du type, l'étude biométrique, que nous verrons plus loin étendue à 30 individus, nous montre que ces rapports moyens sont en fait très éloignés de ceux du type (figure 6).

3°- Description des genitalia.

La forme générale des genitalia chez le mâle représente un excellent caractère pour distinguer des groupes d'espèces chez les Trichogrammes (figure 6). Ainsi T. buesi appartient au groupe euproctidis caractérisé par des genitalia très arqués, en forme de bulbe au niveau de la base des paramères et comportant une lame dorsale pointue et effilée. La carène médioventrale est également réduite à minuscule.

Les deux autres espèces comportent des genitalia avec une lame dorsale arrondie à son extrémité et échancrée à la base. L'une, T. embryophagum représente, par ses volselles dépassant nettement la moitié des paramères, le groupe minutum, alors que T. maidis, dont les volselles sont égales ou inférieures à la moitié des paramères, fait partie du groupe evanescens.

B - BIOMETRIE.

La biométrie présente l'avantage de mesurer la variabilité des caractères morphologiques. Elle permet, en outre, de comparer la valeur des caractères choisis pour la distinction des espèces. Comme RUSSO et al., 1981 et DUGAST et al., 1985, nous avons choisi 19 caractères (figure 7) et

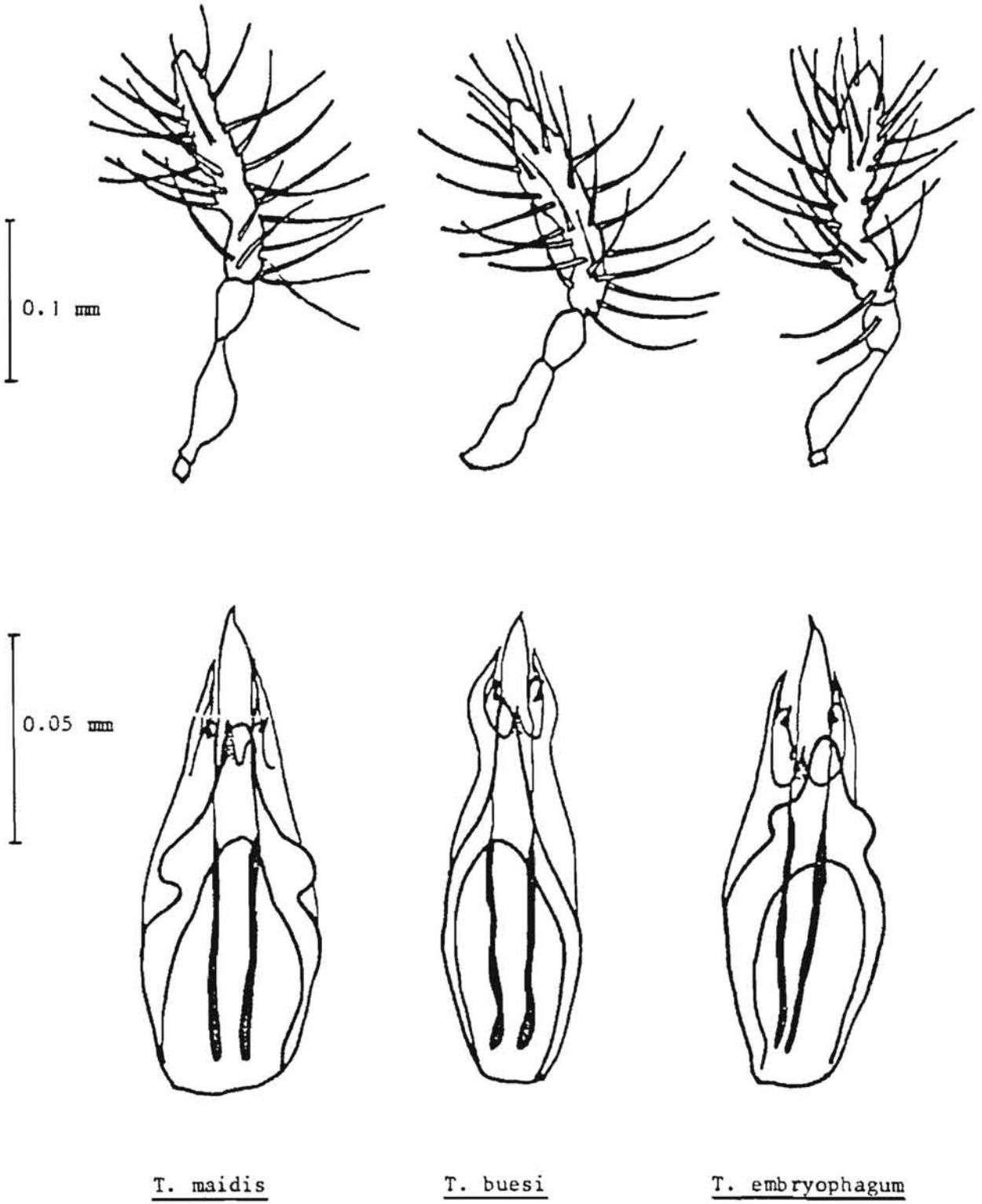


Figure 6: Antennes des mâles et genitalia des trois espèces de Trichogrammes.

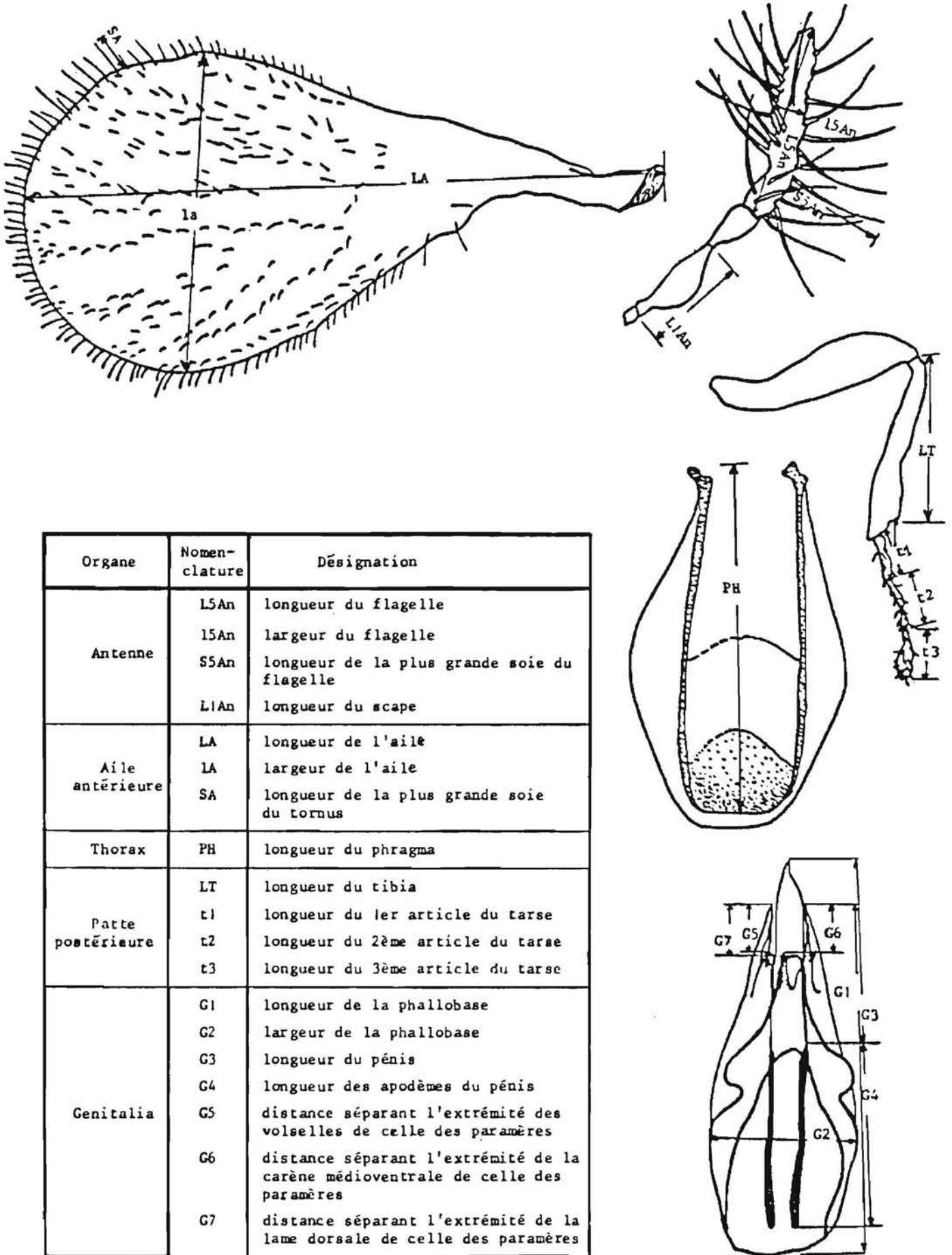


Figure 7: Nomenclature et désignation des caractères mesurés en biométrie.

avons essayé de les classer du point de vue de leur valeur taxonomique. Nous les avons ensuite intégrés dans une analyse multidimensionnelle de manière à montrer les divergences ou similitudes existantes entre les trois espèces.

Le tableau 1 donne les moyennes et l'écart type des 19 caractères morphologiques mesurés.

Variables mesurés	<i>T. buesi</i>		<i>T. maidis</i>		<i>T. embryophagum</i>	
	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
LA	507.63	29.54	508.20	19.52	497.06	21.24
1a	244.0	17.92	253.86	9.34	262.36	12.93
SA	37.76	3.45	37.23	2.56	12.0	1.36
L5An	157.13	13.25	171.06	8.89	169.1	7.11
15An	35.6	2.64	28.86	2.07	32.96	1.72
S5A	70.13	4.76	99.93	4.17	75.86	7.57
L1An	80.5	7.07	81.16	4.30	78.8	6.25
PH	167.96	11.23	172.86	12.57	173.66	7.58
LT	145.53	11.75	138.06	5.54	135.0	6.72
t1	45.53	3.41	43.6	3.26	40.46	3.20
t2	44.36	3.99	44.43	2.30	44.36	3.85
t3	30.2	1.59	28.33	2.71	37.26	3.16
G1	122.5	5.14	119.93	4.09	118.03	5.00
G2	36.53	2.61	47.63	3.02	44.16	1.67
G3	68.1	3.23	67.43	2.44	64.3	4.24
G4	55.73	6.19	60.8	3.45	56.43	3.85
G5	5.26	1.54	15.96	1.25	21.16	3.25
G6	12.9	1.16	21.3	0.86	21.93	1.86
G7	10.63	1.44	17.83	1.48	18.63	1.53

Tableau 1: Valeur en μ des 19 caractères mesurés pour les trois espèces de Trichogrammes étudiés. (\bar{x} = moyenne, σ = écart-type).

Nous constatons que six caractères seulement présentent des moyennes qui se classent selon un ordre décroissant commun aux trois espèces. Ce sont la longueur de l'aile, la largeur de l'aile, la longueur du phragma, la longueur du flagelle, la longueur du tibia et la longueur de la phallobase. On voit également que la longueur de la plus grande soie du tornus est un caractère important qui permet de distinguer les trois espèces. La plus élevée se trouve chez T. maidis, la plus courte chez T. embryophagum. Par ailleurs la distance séparant l'extrémité des volselles de celle des

paramètres est également un bon caractère. La plus élevée caractérise T. embryophagum et la plus courte T. maidis.

Dans l'espace complexe défini par l'analyse multidimensionnelle, la valeur propre de la variable totale des 2 premiers axes Z_1 et Z_2 est respectivement de 0.976 et 0.960. La part prise en pourcentage par chacun de ces axes est de 50.4% pour Z_1 et de 49.6% pour Z_2 .

La projection des trois espèces effectuée dans ces 2 axes (figure 8) montre trois "nuages" très homogènes sans aucun chevauchement ce qui indique un bon regroupement des individus par espèce et une nette séparation des populations. T. buesi et T. embryophagum sont plus proches de l'axe Z_1 et T. maidis de l'axe Z_2 .

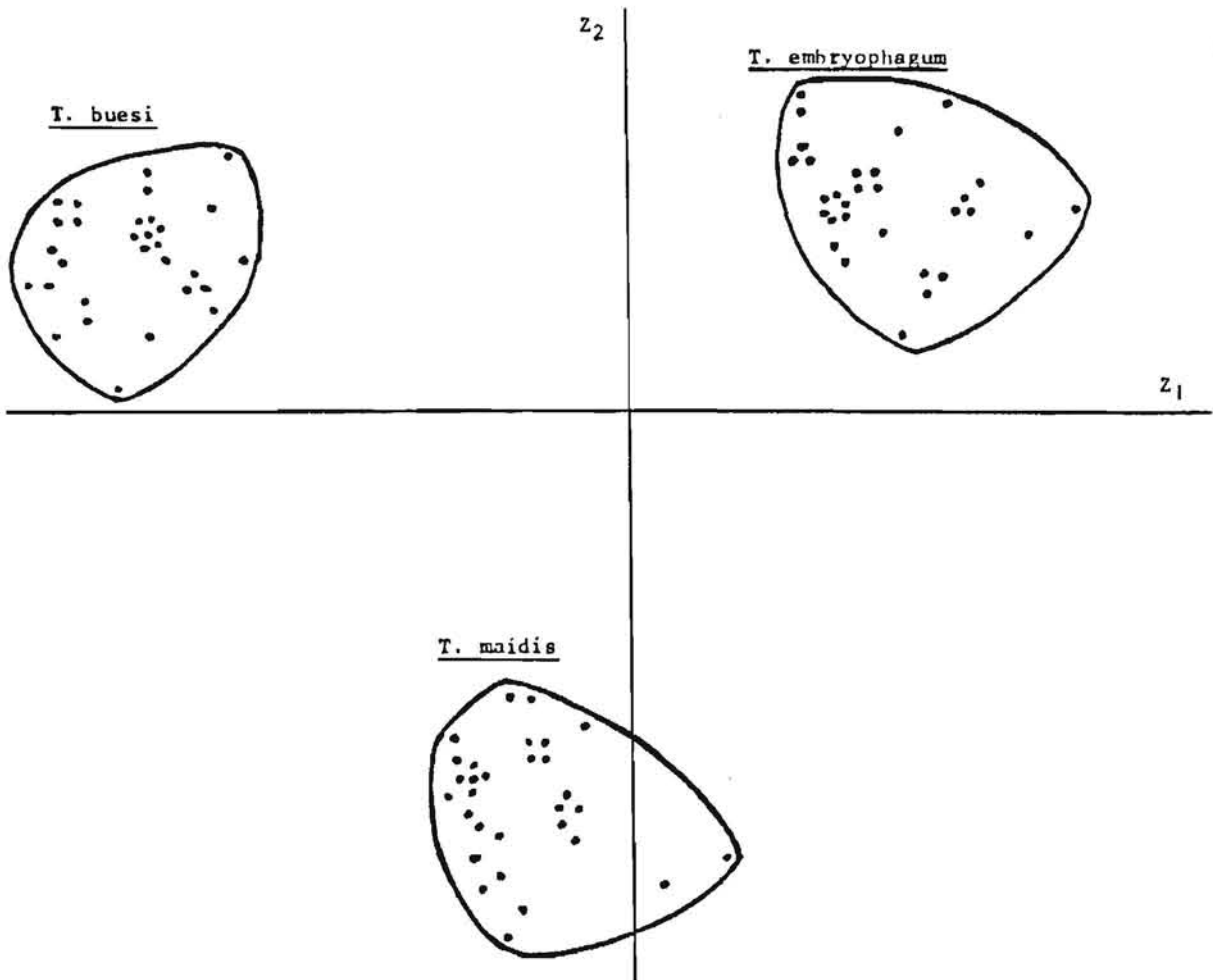


Figure 8: Dispersion des individus des trois espèces de Trichogrammes dans le plan Z_1 et Z_2 de l'analyse multidimensionnelle.

L'examen des vecteurs propres de projection directe (tableau 2) nous renseigne sur la signification des deux axes et donc des caractères, qui ont le plus contribué à séparer les 3 espèces étudiées. Si l'on considère les valeurs absolues de ces vecteurs (valeurs choisies supérieures à 0.1) on constate que l'axe Z_1 , discrimine essentiellement les caractères suivants : la plus grande soie du tornus (SA), la carène médioventrale (G6) et les volselles (G5), tandis que l'axe Z_2 discrimine par ordre d'importance: la plus grande soie du tornus, la longueur de la plus grande soie du flagelle (S5An), la largeur de la phallobase (G2), la carène médioventrale (G6), la lame dorsale (G7), la longueur de la phallobase (G1) et la longueur du 3ème article du tarse (t3). Cette analyse confirme l'importance de la longueur de la plus grande soie du tornus, comme caractère distinctif de ces 3 espèces. Ce fait avait été également signalé par RUSSO et al. 1981 et DUGAST, 1982.

Z_1		Z_2	
Variables	Vecteurs	Variables	Vecteurs
G6	0.233	G1	0.128
G5	0.129	t3	0.111
G2	0.098	L5An	0.063
t3	0.0093	L1An	0.0081
G7	0.0085	LA	0.0027
la	0.0076	G5	0.0022
S5A	0.0055	L5An	0.0015
G4	0.0045	t1	0.00091
L5An	0.0041	PH	0.00082
L1An	0.0014	la	0.000037
G3	-0.0003	LT	-0.00029
LT	-0.0020	G3	-0.0018
t2	-0.0028	t2	-0.0033
t1	-0.0030	G4	-0.0093
L5An	-0.0035	G7	-0.148
PH	-0.0038	G6	-0.159
La	-0.0087	G2	-0.217
G1	-0.056	S5An	-0.311
SA	-0.39	SA	-0.588

Tableau 2: Vecteurs propres. Classification des variables par ordre de grandeur décroissante selon les deux premiers axes.

L'évaluation de la "distance géométrique" (1) dans l'espace (Z_1 et Z_2) entre les points moyens des nuages correspondant à chaque espèce étudiée permet de se faire une idée de la séparation effective de ces espèces (tableau 3). T. buesi et T. embryophagum sont les plus éloignées (244.13) et T. maidis et T. embryophagum les moins éloignées (163.37).

<u>T. maidis</u>	177.44	
<u>T. embryophagum</u>	244.13	163.37
	<u>T. buesi</u>	<u>T. maidis</u>

Tableau 3: Distances géométriques entre les trois espèces de Trichogrammes calculées à partir de l'analyse multidimensionnelle faite sur 19 caractères morphologiques.

La grande distance qui sépare chacune de ces espèces l'une de l'autre, malgré l'apparente ressemblance morphologique de T. maidis et T. embryophagum qui ont, toutes deux des genitalia très proches, souligne le bien fondé de leur classement dans 3 groupes distincts.

C - CARACTERISATION ENZYMATIQUE DES ESPECES.

Nous présentons ci- dessous (figure 9) la migration des estérases de ces trois espèces de Trichogrammes relevée par PINTUREAU et al. 1980 et PINTUREAU et al. 1982. Nous rappelons que les analyses sont effectuées à partir du broyat total de 20 fils ou filles (selon le type de parthénogénèse) d'une femelle vierge, ce qui permet d'étudier le génotype des femelles par l'intermédiaire de leur descendance. Le nombre d'individus analysés par espèce de Trichogramme a été respectivement pour T. maidis, T. buesi et T. embryophagum de 46, 30 et 37. Les caractéristiques des bandes obtenues pour T. buesi diffèrent essentiellement des deux autres espèces par les loci Est 1' et Est 8, T. embryophagum se distinguant de T. maidis par des bandes estérasiques supplémentaires (8 au lieu de 5) et surtout par le locus Est 4.

(1) Distance calculée: $D(G_1, G_2) = \sqrt{(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2 + (z_2 - z_1)^2}$
 $G_1(x_1, y_1, z_1)$; $G_2(x_2, y_2, z_2)$, coordonnées des points G_1 et G_2 dans l'espace (z_1, z_2, z_3) .

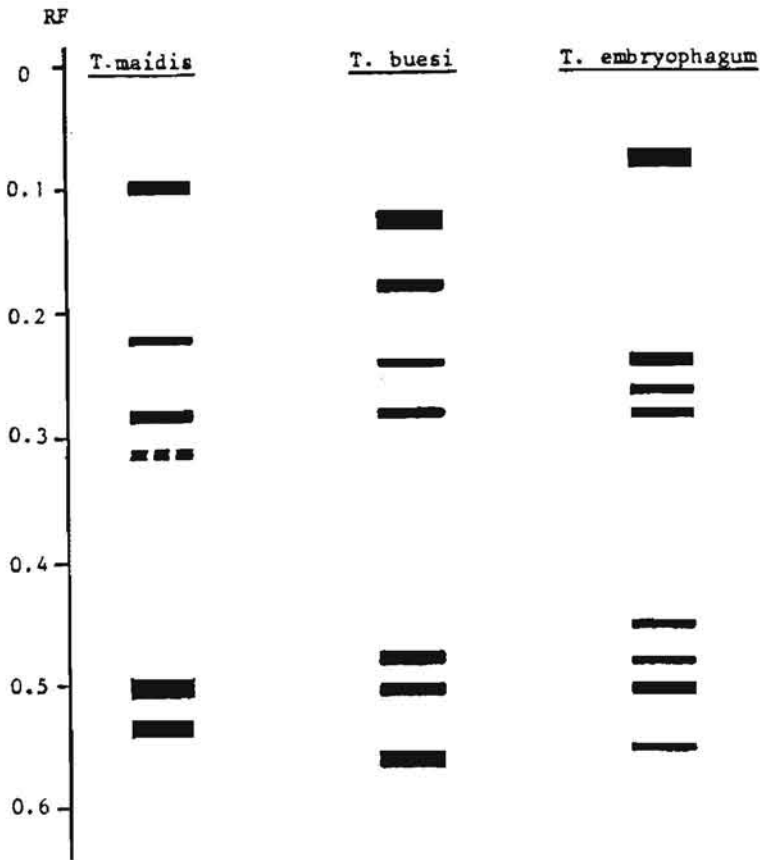


Figure 9: Bandes d'estérasas de trois espèces de Trichogrammes, (enzymes fonctionnant chez les mâles). La bande en tiretés n' est pas toujours présente (polymorphisme). D'après PINTUREAU & BABAULT (1982).

On voit finalement que les trois espèces citées sont nettement séparées au niveau taxonomique tant sur le plan morphologique, biométrique qu'enzymatique. Si l'originalité de T. buesi ne nous a guère surpris (le groupe auquel appartient cette espèce étant très bien démarqué, par rapport à tous les autres groupes de Trichogrammes) la divergence relevée entre T. embryophagum et T. maidis est intéressante; elle indique que ces deux dernières espèces sont fortement éloignées, bien qu'assez voisines morphologiquement.

TROISIEME PARTIE : CAPACITE PARASITAIRE.

CAPACITE PARASITAIRE

A - PARASITISME JOURNALIER.

Le tableau 4 et la figure 10 montrent que les trois espèces de Trichogrammes parasitent le premier jour de ponte plus de 25% de la totalité des oeufs parasités en 7 jours, T. maidis atteint même 36% .Les jours suivants, toutes les espèces parasitent un nombre d'oeufs à peu près constant qui va légèrement en décroissant jusqu'au 7ème jour et que l'on peut également exprimer en ponte cumulée. Cette relation est linéaire comme les droites de régression.

Espèces	Statistique	Jours						
		1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e
<i>T. maidis</i>	n	29	29	27	27	27	20	19
	\bar{x}	34.68	10.20	12.88	9.88	9.03	9.65	9.36
	σ	8.82	4.32	4.77	4.39	5.42	4.30	5.15
	V.E.	80.65	19.38	26.64	20.02	30.57	19.50	28.02
	Z	36.25	10.66	13.46	10.33	9.44	10.09	9.78
<i>T. buesi</i>	n	30	30	28	26	27	27	26
	\bar{x}	36.63	20.70	18.92	12.80	11.77	10.48	11.50
	σ	4.19	3.68	4.03	2.86	2.09	2.98	2.77
	V.E.	18.24	14.07	16.88	8.56	4.56	9.25	8.02
	Z	29.83	16.86	15.41	10.42	9.58	8.53	9.36
<i>T. embryophagum</i>	n	30	30	30	30	29	29	29
	\bar{x}	19.86	10.0	10.03	9.63	9.06	8.75	10.31
	σ	2.69	2.62	1.99	1.83	3.20	3.00	3.15
	V.E.	7.49	7.10	4.10	3.48	10.63	9.33	10.29
	Z	25.58	12.88	12.92	12.40	11.67	11.27	13.28

Tableau 4: Parasitisme journalier au cours des sept premiers jours de ponte de trois espèces de Trichogrammes. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart-type, V.E. = variance estimée de la population et % = pourcentage de parasitisme journalier par rapport au parasitisme total cumulé en 7 jours).

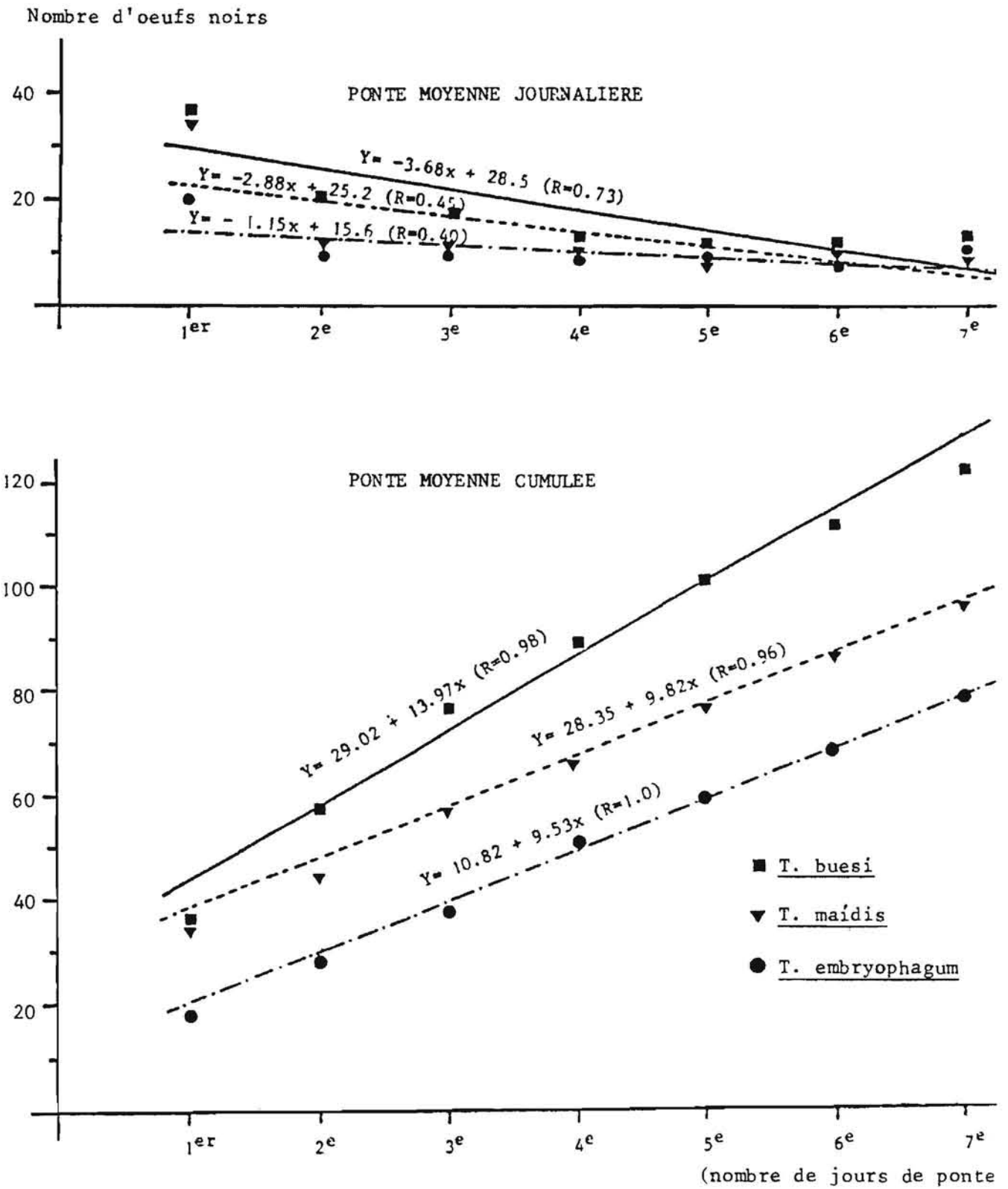


Figure 10: Ponte moyenne journalière et ponte moyenne cumulée de trois espèces de Trichogrammes avec les droites de régression du nombre d'oeufs parasités en fonction des journées de ponte respectives.

La comparaison des moyennes deux à deux par le test "t" (tableau 5) précise, par ailleurs, qu'au sein de chaque espèce, le premier jour de ponte se distingue de manière hautement significative de toutes les autres journées de ponte. Chez T. buesi ce même test indique également une différence hautement significative des 2^{ème} et 3^{ème} journées de ponte avec les jours suivants. Chez T. maidis le 3^{ème} jour de ponte se distingue également significativement des jours suivants.

T. buesi est l'espèce qui parasite le plus grand nombre d'oeufs d'E. kuehniella, T. embryophagum l'espèce au parasitisme le moins élevé.

Pour conclure, et comme l'avaient déjà vu, mais sans le souligner ANUNCIADA et al. 1981 pour T. maidis et T. nagarkattii et VOEGELE et al. 1974 pour T. evanescens et T. brasiliensis, les trois espèces étudiées sont toutes proovigéniques ce qui entraîne comme corollaire une pression ovarienne telle que les femelles déposent le 1^{er} jour de ponte près du quart de leur progéniture. T. maidis se distingue des 2 autres espèces par le fait qu'elle émet, au cours de cette journée, le tiers de ses descendants. Cette disponibilité en oeufs représente un avantage incontestable pour ces parasitoïdes car elle permet de lutter de vitesse avec le développement relativement très rapide de leurs hôtes, d'autant qu'il se maintient dans le temps, bien que légèrement décroissant journalièrement, un effectif d'oeufs non négligeables et que le 1/4 des hôtes est encore parasité par les femelles, au cours de la deuxième semaine de ponte.

Lors de la première semaine il s'agit d'une adaptation à une coïncidence numérique spatiale hôte parasite. Le Trichogramme doit, dans un délai très court exploiter le maximum d'oeufs dans un espace donné.

Lors de la seconde, il s'agit d'une adaptation à une coïncidence temporelle, le parasite pouvant prolonger son action sur plus de deux semaines. Ce sont là deux avantages non négligeables en lutte biologique pour un bon ajustement de la courbe de ponte du parasitoïde avec celle du ravageur.

B - INFLUENCE DU GROUPE

1° - Compétition intraspécifique.

Dans l'essai précédent nous avons étudié la ponte par femelle au sein d'une espèce. Chaque femelle avait simplement à reconnaître les oeufs qu'elle avait déjà parasités, des oeufs sains. Il s'agit dans ce cas

2 ^e	13.18 ***					
3 ^e	11.23 ***	2.08 *				
4 ^e	13.21 ***	0.26	2.28 **			
5 ^e	12.96 ***	0.87	2.64 **	0.62		
6 ^e	12.91 ***	0.42	2.30 *	0.17	0.42	
7 ^e	12.27 ***	0.57	2.24 *	0.34	0.20	0.18
	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e

T. maidis

2 ^e	15.34 ***					
3 ^e	16.09 ***	1.71				
4 ^e	24.61 ***	8.84 ***	6.33 ***			
5 ^e	28.20 ***	11.18 ***	8.13 ***	1.45		
6 ^e	26.82 ***	11.34 ***	8.68 ***	2.83 **	1.80	
7 ^e	26.25 ***	10.43 ***	7.77 ***	1.62	0.39	1.26
	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e

T. buesi

2 ^e	14.13 ***					
3 ^e	15.81 ***	0.49				
4 ^e	16.91 ***	0.62	0.79			
5 ^e	13.75 ***	1.21	1.36	0.82		
6 ^e	14.69 ***	1.67	1.89	1.33	0.37	
7 ^e	12.28 ***	0.40	0.39	0.99	1.47	1.89
	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e

T. embryophagum

Tableau 5: Comparaison par le test "t" des moyennes de parasitisme journalier de trois espèces de Trichogrammes. (***) = haut. significatif à 1/1000, ** = significatif à 1%, * = significatif à 5%).

du pouvoir de discrimination le plus simple, celui de SIMMONDS, 1956.

Lorsqu'une femelle de certains oophages Proctotrupides est en face d'oeufs parasités, non plus par elle même, mais par une autre femelle de la même espèce, cette restriction de ponte est nulle et l'activité parasitaire est au contraire stimulée (VOEGELE, 1970). Nous voulions vérifier si cette perte de discrimination se manifestait également chez les Trichogrammes.

Les résultats groupés dans le tableau 6 montrent que le nombre d'oeufs parasités par chacune des espèces est proportionnel au nombre de femelles en présence. Les droites de régression ajustées sur cette relation sont significatives:

- T. maidis $Y = 25.28 + 10.25x$ (R=1.0)
- T. buesi $Y = 27.08 + 1.35x$ (R=1.0)
- T. embryophagum $Y = 20.43 + 1.01x$ (R=1.0)

		Statistique	nombre de femelles par tube			
			1	2	3	4
<i>T. maidis</i>	n		30	30	30	30
	\bar{x}		34.13	61.40	89.06	109.16
	σ		8.58	15.16	22.29	25.85
	V.E.		76.32	237.83	514.06	691.52
<i>T. buesi</i>	n		30	30	30	30
	\bar{x}		26.6	57.43	84.26	107.93
	σ		5.21	11.29	14.31	12.33
	V.E.		28.17	132.04	212.06	157.37
<i>T. embryophagum</i>	n		30	30	30	30
	\bar{x}		21.33	41.66	63.0	82.31
	σ		5.67	9.01	11.65	11.33
	V.E.		33.26	84.16	140.55	132.67

Tableau 6: Activité parasitaire de trois espèces de Trichogrammes en compétition intraspécifique. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart type, V.E. = variance estimée de la population).

Tout se passe donc comme s'il y avait une excellente discrimination de la part des femelles à reconnaître les oeufs déjà parasités par 3 femelles étrangères mais de la même espèce, du moins chez T. buesi et T. embryophagum. T. maidis montre une diminution sensible de son parasi-

tisme en fonction de l'augmentation du nombre de femelles en compétition (20%) ce qui implique une grande variabilité de réponse des individus de la population utilisée, confirmée par l'écart type élevé observé.

2° - Compétition interspécifique.

En lutte biologique il arrive qu'une espèce introduite en lâcher inondatif, comme T. evanescens par exemple, puisse éliminer au moment du lâcher une espèce autochtone comme T. buesi (VOEGELE et al. 1979). De nombreux travaux ont été réalisés sur cette compétition interspécifique chez les Trichogrammes pour un même hôte (VINSON, 1972; FISHER, 1961; SASABA, 1964, 65 et 66; GODWIN et al. 1979; VINSON et al. 1980; PINTUREAU et al. 1980; PINTUREAU, 1981).

Nous avons comparé la compétition entre 3 espèces, d'une part en présence de nombreux oeufs hôtes disponibles, et, d'autre part, à partir d'oeufs hôtes isolés.

a) compétition en présence de nombreux oeufs hôtes.

Nous avons suivi cette compétition entre T. buesi et T. embryophagum car nous disposions de la possibilité de séparer simplement par voie visuelle les individus de chacune de ces deux espèces, distinctes chromatiquement. Nous avons profité de cette facilité pour opposer n femelles T. buesi à n femelles T. embryophagum ainsi que 2 n femelles de l'une à n femelles de l'autre et vice versa.

Les résultats rassemblés dans le tableau 7 montrent que dans l'ensemble des 4 essais les femelles ont fait preuve d'une capacité de discrimination très élevée des oeufs déjà parasités et qui, de ce fait, n'ont pas été reparasités. Nous trouvons là des résultats proches de ceux de SALT, 1940, mais contraires à ceux de VOEGELE, 1970 et de LARAICHI, 1976 sur la compétition entre des espèces oophages d'oeufs d'Aelia appartenant soit à un même genre soit à des genres éloignés.

b) compétition en présence d'oeufs hôtes isolés.

Dans cette compétition se confondent à la fois la compétition et la pression ovarienne.

1) essai préliminaire

- Superparasitisme et monoparasitisme.

nombre de femelles de <i>T. embryophagum</i> / <i>T. buesi</i>		1 / 1	1 / 2	2 / 1	2 / 2
<i>T. embryophagum</i> + <i>T. buesi</i>	n	29	30	30	29
	\bar{x}_1	51.53	81.63	76.06	106.93
	σ	11.53	18.22	15.40	17.96
	V.E.	137.65	343.75	245.65	334.42

nombre de femelles		1	2
<i>T. embryophagum</i>	n	28	30
	\bar{x}_2	23.14	47.9
	σ	3.17	5.1
	V.E.	10.42	26.99

nombre de femelles		1	2
<i>T. buesi</i>	n	29	30
	\bar{x}_2	27.72	54.26
	σ	9.94	16.11
	V.E.	102.61	268.61

Tableau 7: Activité parasitaire de *T. embryophagum* et *T. buesi* en compétition interspécifique et nombre de descendantes par espèce. (n = nombre de répétitions, \bar{x}_1 = moyenne du nombre d'oeufs parasités, \bar{x}_2 = moyenne du nombre de descendants, V.E. = variance estimée de la population).

Nous voyons, tableau 8, qu'en présence de pénurie d'oeufs hôtes la capacité de discrimination des oeufs parasités disparaît presque complètement sous l'effet de la pression ovarienne et, d'autant plus fortement, que l'oosorption n'est pas ralentie par une alimentation en miel.

En considérant le devenir des oeufs parasités uniquement après la seule piqûre on voit que le développement s'effectue dans tous les cas, parfois en superparasitisme, dans ce cas deux oeufs sont émis au cours de la même piqûre, mais le plus souvent en monoparasitisme. C'est ce dernier mode de parasitisme que nous avons retenu pour l'étude de la compétition interspécifique: monoparasitisme par la 1^{ère} espèce en tenant compte du stade pré-imaginal atteint par celle-ci avant le parasitisme par la 2^{ème} espèce.

		Contact de la femelle avec l'hôte		
		24 heures		une seule piqure et sans miel
		avec miel	sans miel	
répétitions		30	30	66
oeufs parasités	avortés	11	27	0
	mono-parasitisme	9	2	45
	super-parasitisme	10	1	21

Tableau 8: Devenir des oeufs parasités d'E.kuehniella en fonction de la durée en présence des femelles de T. embryophagum avec leurs hôtes avec ou sans apport d'aliment.

2) Etapes de développement des 3 espèces de Trichogrammes.

On voit, tableau 9, que T. embryophagum présente une durée de développement nettement plus élevée que les deux autres espèces mais uniquement à partir du dernier stade larvaire.

Nous n'étudierons la compétition interspécifique qu'au niveau du stade embryonnaire (1er jour de parasitisme) et des trois stades larvaires (2ème, 3ème et 4ème jours de parasitisme).

D'après KLOMP et al. 1978 (figure 11) l'occupation de l'espace par la larve de T. embryophagum atteint 100% du volume intérieur de l'oeuf d'E. kuehniella avant le deuxième jour. Par ce fait, nous savons que le dépôt d'oeufs d'une 2ème espèce à partir de 48 heures est obligatoirement du type hyper-endoparasitaire.

Les résultats de la compétition interspécifique entre T. maidis, T. buesi et T. embryophagum, pris 2 à 2, sont groupés dans le tableau 10 et la figure 12.

3) Compétition.

Dans cette compétition, faite chaque fois sur au moins 30 couples,

Etapes du développement (en heures)	<i>T. meridus</i> d'après RUSSO 1980	<i>T. buesi</i> d'après FERREIRA 1980	<i>T. embryophagum</i>
Free living embryo	24	-	-
L ₁	28	24	24
L ₂	40	48	48
L ₃	68	72	96
Prénympe	92	120	144
Nympe blanche	112	144	168
Nympe à yeux roses	-	144	168
Nympe sclérifiée grise	-	168	192
Nympe achevée	-	192	216
Emergence	228	240	264

Tableau 9: Comparaison de quelques étapes du développement pour les trois espèces de Trichogrammes à 25°C.

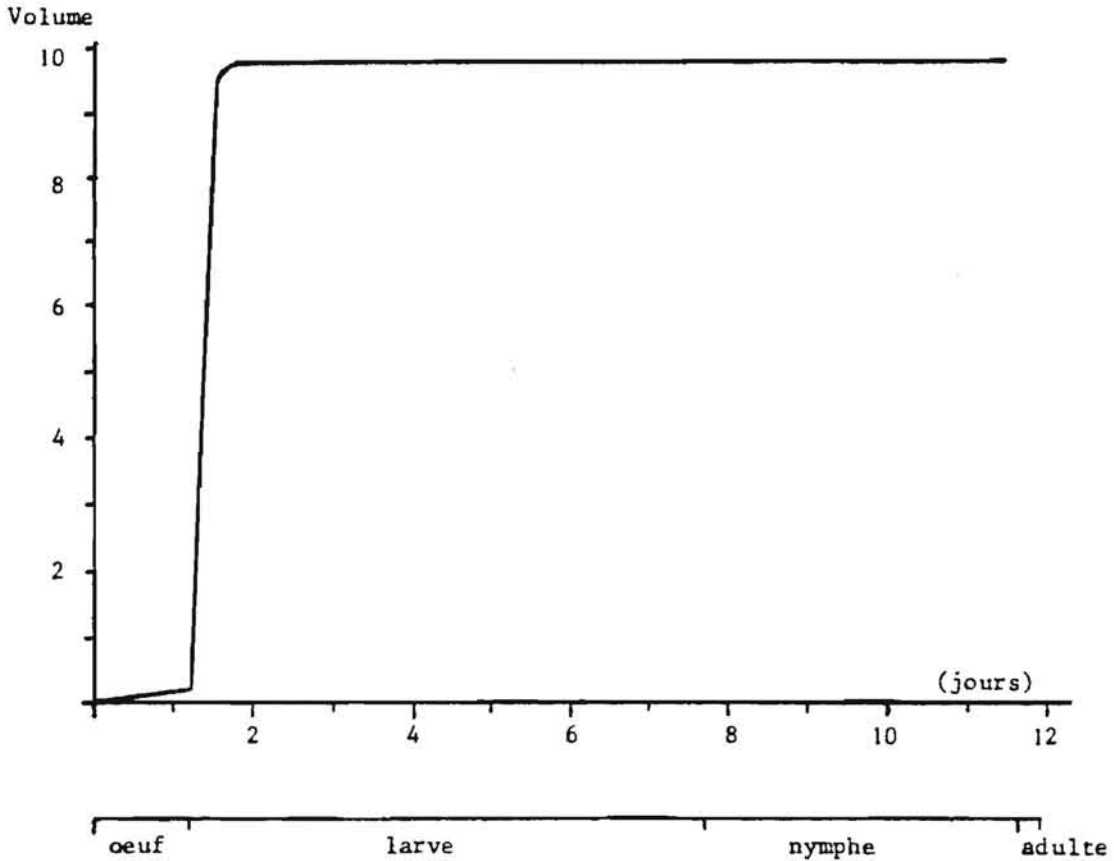


Figure 11: Durée du cycle biologique de *T. embryophagum* à 24°C et occupation de l'hôte, *E. kuehniella* d'après KLOMP & TEERINK (1978).

1 ^{ère} occup.	2 ^e occupante	Espèces obtenues	sexe	Heures séparant la 1 ^{ère} occupation de la seconde				
				0	24	48	72	96
<i>T. maidis</i>	<i>T. buesi</i>	<i>T. maidis</i>	♂	18	17	17	16	
			♀	18	24	22	23	
		<i>T. buesi</i>	♂	1	5			
			♀	3	5	1	2	
	<i>T. embryophagum</i>	<i>T. maidis</i>	♂	14	17	1	8	
			♀	7	27	5	5	
		<i>T. embryophagum</i>	♂	1				
			♀	26	5	21	16	
<i>T. buesi</i>	<i>T. maidis</i>	<i>T. buesi</i>	♂	9	11	8	2	
			♀	8	17	7	5	2
		<i>T. maidis</i>	♂	6	3	3	3	1
			♀	8	5	9	6	5
	<i>T. embryophagum</i>	<i>T. buesi</i>	♂	3	8		1	
			♀	1	14			
		<i>T. embryophagum</i>	♂					
			♀	35	10	27	33	2
<i>T. embryophagum</i>	<i>T. maidis</i>	<i>T. embryophagum</i>	♂	1				
			♀	33	35	17	14	
		<i>T. maidis</i>	♂	3	1		1	
			♀	1	11			
	<i>T. buesi</i>	<i>T. embryophagum</i>	♂				1	
			♀	49	41	38	37	21
		<i>T. buesi</i>	♂	11				
			♀	13	2			

Tableau 10: Compétition interspécifique entre trois espèces de Trichogrammes prises 2 à 2, aux divers intervalles de temps entre les deux parasitismes. (♂ et ♀ = nombre d'individus émergés de chaque espèce à chaque essai).

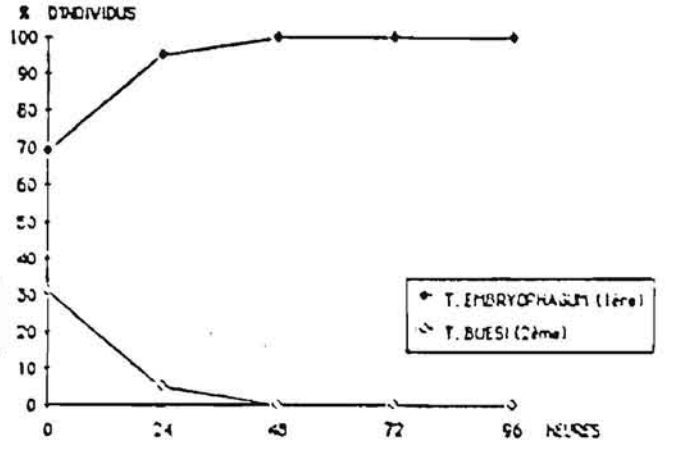
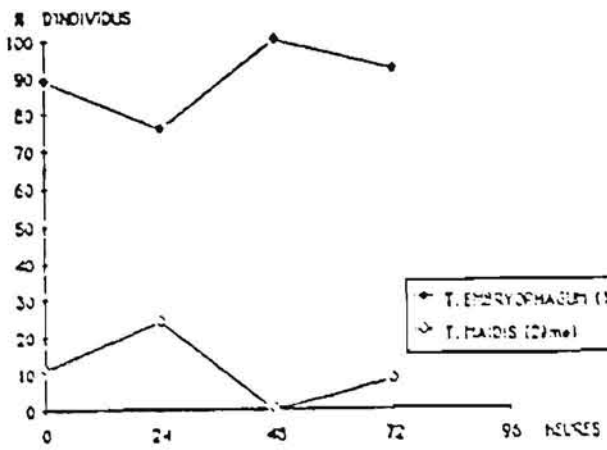
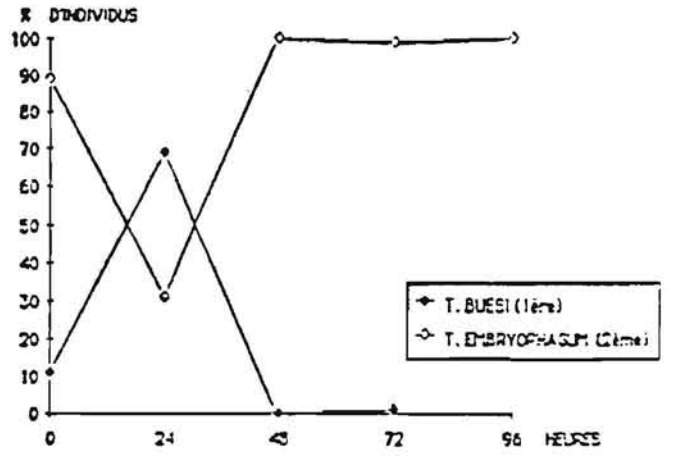
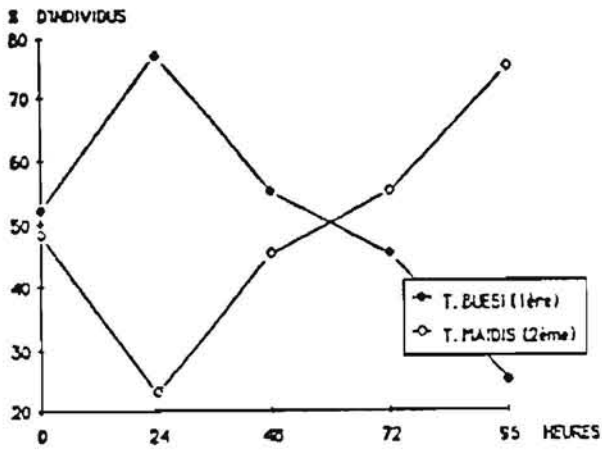
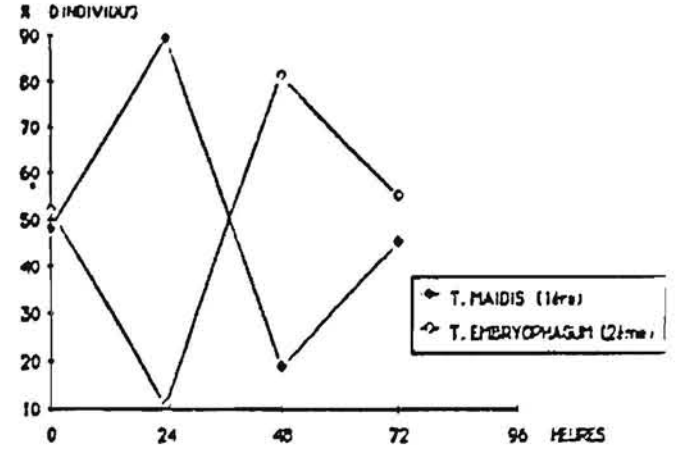
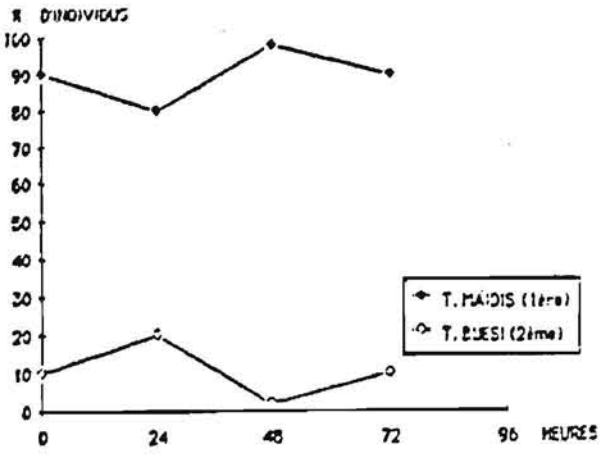


Figure 12: Compétition interspécifique entre trois espèces de Trichogrammes prises 2 à 2 en fonction du temps d'occupation de la 1ère espèce. Σ d'individus de chaque espèce.

nous n'avons jamais observé une espèce totalement exclusive qui puisse éliminer l'autre à 100%.

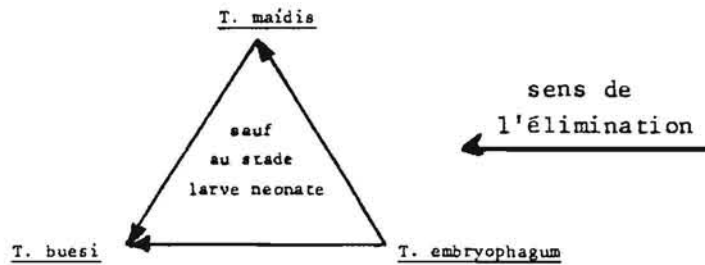
Si l'on considère, par contre, la dominance d'une espèce par rapport à l'autre dans le cadre d'une élimination à plus de 50%, deux cas de dominance sont possibles:

- celui où la 1ère occupante élimine la seconde,
- celui où la 2ème occupante élimine la première.

a) Situation où la 1ère occupante élimine la seconde.

On voit dans les figures 12 et 13 que dans tous les cas il y a dominance de T. embryophagum sur T. maidis et T. buesi, de T. maidis sur T. buesi, sauf lorsque ces espèces premières occupantes sont au tout début du 1er stade larvaire. Dans ce cas particulier, quelle que soit l'espèce, ce stade éliminera la 2ème occupante.

La 1ère occupante élimine la seconde



La 2ème occupante élimine la première

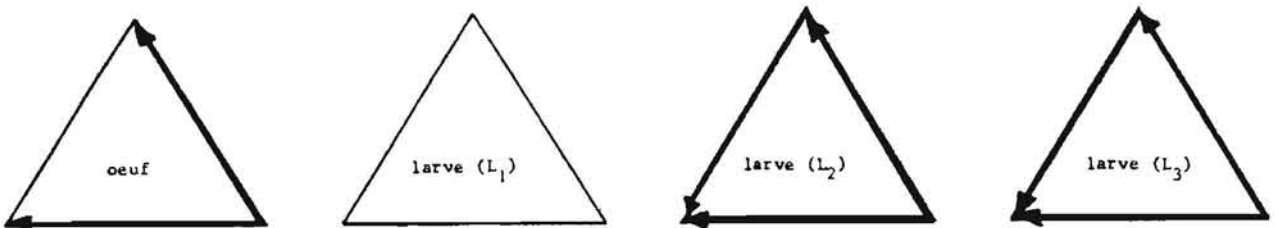


Figure 13: Schéma d'élimination d'après la compétition interspécifique de trois espèces de Trichogrammes: T. maidis, T. buesi et T. embryophagum.

T. buesi est toujours dominée, T. maidis ne dominera que T. buesi et T. embryophagum est toujours dominante.

b) Situation où la 2ème occupante élimine la première.

On retrouve la dominance signalée précédemment, mais uniquement lorsque la première occupante est au 3ème stade larvaire. Dans le cas où cette dernière est au stade oeuf ou au stade de larve en 2ème âge, seule T. embryophagum est l'espèce dominante de la 1ère espèce occupante. Comme nous venons de le signaler la seconde espèce ne peut devenir dominante.

Tout se passe comme si le premier stade larvaire est celui le plus apte à la compétition. Il est mobile, particulièrement bien pourvu en mandibules acérées et en glandes salivaires et il est caractérisé par un taux de croissance particulièrement élevé par unité de temps.

Le nombre de cas de commensalisme entre deux espèces dans le même oeuf hôte jusqu'au stade adulte est relativement élevé. Il est d'autant plus important que le parasitisme au départ par les 2 espèces est rapproché. Il reste encore important jusqu'à la fin du développement embryonnaire. C'est surtout l'espèce T. embryophagum qui est tolérante vis-à-vis des deux autres espèces dans ce créneau de la compétition (tableau 11).

Il est à noter que T. maidis et T. buesi refusent de parasiter en seconde position les oeufs parasités par une autre espèce ayant atteint le 3ème stade larvaire qui a déjà secrété, en partie au moins, son enveloppe nymphale.

Contrairement aux Proctotrupides les Trichogrammes montrent une capacité de discrimination très élevée des oeufs déjà parasités par une autre femelle de la même espèce. Cette capacité dans le cas de T. maidis, espèce parasite d'ooplaques à oeufs imbriqués les uns dans les autres, tend à restreindre son activité de ponte. Tout se passe comme si l'espèce évitait la superposition de son territoire de ponte sur celui de sa voisine.

Il en est de même au niveau de la compétition interspécifique. Cependant, sous la pression ovarienne, en cas de restriction d'hôtes, les Trichogrammes peuvent se conduire en hyperparasites: T. buesi très faiblement en tant qu'hyperparasite larvaire, T. maidis fortement surtout en hyper-endoparasite vis-à-vis de la précédente espèce, ainsi d'ailleurs que contre T. nubilale et T. lutea comme l'avait montré PINTUREAU, 1981. T. maidis est à son tour éliminée par T. embryophagum qui se comporte en hyperparasite larvaire ou nymphal.

1 ^{er} e occup.	2 ^e e occupante	Espèce obtenue en cas de commensalisme	Nombre d'heures separant la 1 ^{ère} occupation de la seconde									
			0		24		48		72		96	
			inter.	intra.	inter.	intra.	inter.	intra.	inter.	intra.	inter.	intra.
<i>T. maidis</i>	<i>T. buesi</i>	<i>T. maidis</i>	2	17	8	26		22		28		
		<i>T. buesi</i>	2		6							
	<i>T. embryophagum</i>	<i>T. maidis</i>	12	2	2	27				8		
		<i>T. embryophagum</i>	13	8	2			2				
<i>T. buesi</i>	<i>T. maidis</i>	<i>T. buesi</i>	6	2	2	6						
		<i>T. maidis</i>	6		2			2				
	<i>T. embryophagum</i>	<i>T. buesi</i>	4									
		<i>T. embryophagum</i>	4	10		8		8		8		
<i>T. embryophagum</i>	<i>T. maidis</i>	<i>T. embryophagum</i>	3	21	3	20				4		
		<i>T. maidis</i>	2		3	6						
	<i>T. buesi</i>	<i>T. embryophagum</i>	18	8		22		12		14		14
		<i>T. buesi</i>	19	6								

Tableau 11: Commensalisme intra et interspécifique entre trois espèces de Trichogrammes: *T. maidis*, *T. buesi* et *T. embryophagum*, prises 2 à 2, avec un intervalle de temps entre les deux parasitismes de: 0, 24, 48, 72 et 96 heures.

On retrouve d'ailleurs, également chez les Trichogrammes, ce caractère assez général des hyménoptères parasites qui est celui d'occuper un oeuf déjà parasité par une autre espèce, tant que celle-ci est au stade embryonnaire.

On peut rapprocher T. embryophagum de T. dendrolimi MATSUMURA qui est également une espèce arboricole éliminant T. maidis dans toutes les situations (PINTUREAU, 1981).

Il faut cependant souligner que de telles compétitions doivent être relativement rares dans la nature et n'exister que lorsqu'il y a un fort déséquilibre numérique entre, d'une part, les 2 espèces en compétition et, d'autre part, le nombre d'hôtes qui est à leur disposition ce que l'on provoque lors des lâchers inondatifs. On passe insensiblement de l'état monoparasitaire à celui de commensalisme intraspécifique, puis au superparasitisme avec absence de commensalisme accompagné de l'élimination, soit partielle, soit totale, des individus en compétition interspécifique, pour aboutir finalement à la situation d'hyperparasitisme.

C - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

Comme tous les insectes, les Trichogrammes sont des poïkilothermes (poïkilos = varié) c'est à dire qu'ils dépendent des fluctuations thermiques ambiantes desquelles ils ne peuvent se soustraire par régulation, contrairement aux homéothermes. Pour survivre à ces fluctuations, chaque espèce (et parfois à l'intérieur de l'espèce, une race) présente sa propre capacité d'adaptation.

De nombreux auteurs ont étudié l'action de la température sur les insectes et les Trichogrammes notamment, LUDWIG et al. 1933; SCHEPETILNIKOVA, 1939; LAPINA, 1939; DAVIDSON, 1944; HUFFAKER, 1944; PRADHAN, 1946; QUEDNAU, 1956 et 57; TELENGA, 1958; MATTESON et al. 1965; SAVESCU, 1965, 70, 72 et 73; DAVID et al. 1966 et 67; ORPHANIDES, 1971; STINNER et al. 1974; BOLDT, 1974; JARDAK, 1980; FERREIRA, 1980; PINTUREAU et al. 1981; PAK et al. 1982; ZAZLAVSKIY et al. 1982; MONIER, 1983; GOODENOUGH et al. 1983; CALVIN et al. 1984; ANUNCIADA, 1984.

Nous examinerons la capacité d'adaptation des trois espèces de Trichogrammes aux fluctuations thermiques au niveau à la fois de l'activité parasitaire, de la longévité, de la durée de développement, de l'émergence de la descendance, de la fertilité et du taux sexuel.

1°- Action de la température sur l'activité parasitaire.

Le tableau 12 montre pour les trois espèces un ensemble de points communs.

	°C	<i>T. maidis</i>			<i>T. buesi</i>			<i>T. embryophagum</i>		
		n	\bar{x}	σ	n	\bar{x}	σ	n	\bar{x}	σ
1 ^{ère} semaine	12	30	1.33	2.76	16	3.68	1.92	30	7.40	5.67
	14	30	9.30	11.66	21	25.66	7.62	28	15.21	8.15
	15,5	30	39.76	9.14	29	33.58	11.34	30	28.40	6.77
	16	30	44.86	10.41	28	45.71	13.45	30	35.46	8.36
	20	30	68.26	24.34	30	71.13	13.21	30	45.13	8.99
	22	30	73.0	23.15	30	73.83	18.61	30	47.83	16.82
	25	30	69.86	17.62	30	81.16	12.81	30	56.56	13.37
	27	30	67.96	18.46	28	74.53	21.45	29	52.72	11.64
2 ^{ème} semaine	12	30	1.13	2.67	9	3.44	1.89	30	4.46	4.78
	14	30	8.73	9.81	13	10.30	9.84	30	10.36	4.90
	15,5	30	10.60	5.97	29	11.96	6.52	30	12.0	4.47
	16	25	22.0	8.92	30	33.33	7.16	30	16.0	5.19
	20	30	22.43	8.36	30	25.50	6.39	30	22.83	8.10
	22	24	19.83	10.78	25	24.64	14.25	28	17.35	10.65
	25	18	22.88	8.06	23	15.43	13.58	29	24.72	13.23
	27	16	24.93	6.88	23	32.26	13.24	30	23.13	9.29

Tableau 12: Fécondité de trois espèces de Trichogrammes dans la 1^{ère} et 2^{ème} semaine de ponte à 8 températures. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart type).

Il existe tout d'abord une variation de l'activité parasitaire au cours du temps. Durant la première semaine de ponte les femelles des

trois espèces sont, comme nous le savons déjà, de type proovigénique. Leurs oeufs sont disponibles dans leurs ovaires et la vitesse d'émission de ces derniers est fonction de la température.

a) Première semaine de ponte.

Au cours de la première semaine de ponte, les femelles des trois espèces ont une vitesse de dépôt d'oeufs qui croit linéairement avec la température de 12 à 22°C chez T. maidis et de 12 à 25°C chez T. buesi et T. embryophagum. Les droites de régression représentées sur la figure 14 montrent un coefficient de détermination élevé .

Le tableau 13 d'analyse de variance à 1 facteur, de la capacité parasitaire indique, en outre, qu'il existe une différence significative supérieure à 1% entre les trois espèces à chacune des températures ce que confirme la comparaison des moyennes 2 à 2 par le test "t" (tableau 14) qui précise toutefois que T. buesi et T. maidis ne sont significativement différentes qu'aux températures de 12, 14, 15.5 et 25°C.

	T °C	F. Calculé	F. Tabulé	Signi- fication
1 ^{ère} semaine	12	16.27	4.92	1%
	14	175.50	4.92	1%
	15,5	10.95	4.88	1%
	16	7.80	4.88	1%
	20	20.84	4.88	1%
	22	16.30	4.88	1%
	25	20.16	4.88	1%
	27	11.22	4.88	1%
2 ^{ème} semaine	12	5.98	4.95	1%
	14	0.33	3.13	-
	15,5	0.56	3.11	-
	16	43.71	4.88	1%
	20	1.37	3.11	-
	22	2.40	3.11	-
	25	3.75	3.14	5%
	27	4.75	3.14	5%

Tableau 13: Analyse de variance à 1 facteur de la capacité parasitaire de T. maidis, T. buesi et T. embryophagum au cours des deux premières semaines de ponte, selon la température.

Nombre d'oeufs noirs

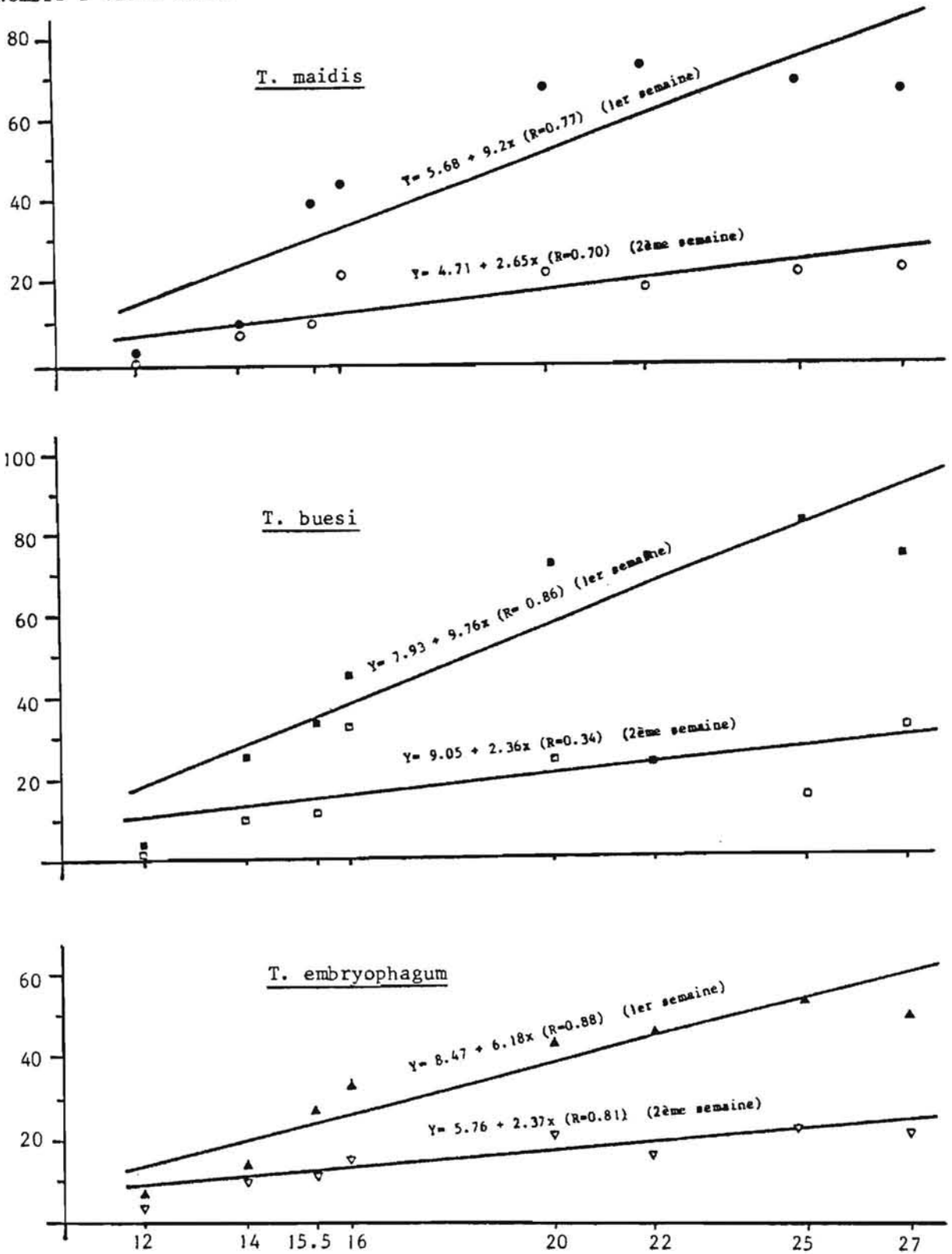


Figure 14: Droites de régression de l'influence de la température de ponte sur la capacité parasitaire des femelles de trois espèces de Trichogrammes durant la 1ère et la 2ème semaine de ponte. (R= coefficient de détermination).

	Espèces	Température en °C							
		12	14	15,5	16	20	22	25	27
1 ^{ère} semaine	<i>T. maidis</i>	xxx xxx	x xxx	xxx x	xxx	xxx	xxx	xx xx	xxx
	<i>T. buesi</i>	xx	xxx	x	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx
	<i>T. embryophagum</i>								
2 ^{ème} semaine	<i>T. maidis</i>	xx			xx xx			x	x
	<i>T. buesi</i>				xxx		x	x	xx
	<i>T. embryophagum</i>								

Tableau 14: Comparaison par le test "t" des différences entre moyennes, de l'activité parasitaire de trois espèces de Trichogrammes pendant les deux premières semaines de ponte, à 8 températures (xxx = Haut. signif. à 1/1000, xx = signif. à 1%, x = signif. 5%).

On retrouve à nouveau la situation très particulière de T. embryophagum qui se détache très nettement des 2 autres espèces.

L'activité parasitaire est très faible aux basses températures (une dizaine d'oeufs à 12°C, et moins d'une vingtaine à 14°C sauf pour T. buesi. C'est T. buesi qui présente l'activité parasitaire la plus élevée suivie de T. maidis et de T. embryophagum. La valeur très faible de l'optimum chez cette dernière espèce est à souligner. Il y a lieu également de noter que T. maidis présente son optimum à 22°C et non à 25°C comme chez les 2 autres espèces.

b) Deuxième semaine de ponte.

On retrouve au cours de la deuxième semaine de ponte une relation linéaire entre l'activité parasitaire et la température à l'exception de T. buesi (figure 14).

En ce qui concerne la différence d'activité parasitaire entre les espèces, le test "t" des différences entre les moyennes prises deux à deux, démontre une différence significative entre T. maidis et T. buesi à 12, 16, 25 et 27°C, entre T. maidis et T. embryophagum à 16°C et entre T. buesi et T. embryophagum à 16, 22, 25 et 27°C, (tableau 14). T. buesi reste l'espèce qui présente l'activité parasitaire la plus élevée notamment à la température de 16°C où elle est le double de celle de T. embryophagum et plus élevée d'un tiers que chez T. maidis.

En conclusion T. embryophagum se distingue essentiellement des deux autres espèces d'une part, par son activité parasitaire nettement moindre et, d'autre part, par sa capacité de parasiter, lors de la 2ème semaine de ponte, près de la moitié de l'effectif observé au cours de la première semaine, contrairement aux deux autres espèces qui ne parasitent que le tiers de cet effectif (excepté T. buesi à 16°C).

T. maidis à son tour se sépare des deux autres espèces par sa mauvaise adaptation aux températures basses. En effet, si l'on considère la zone des températures basses de 12 à 16°C, on s'aperçoit que le pourcentage de parasitisme observé dans cet intervalle par rapport à celui de l'ensemble des températures est respectivement chez T. buesi, T. embryophagum et T. maidis de 18, 17 et 13%. Ce gradient semble indiquer une adaptation décroissante d'activité aux conditions froides printanières et automnales en correspondance, d'ailleurs, avec l'activité de leurs hôtes. Ainsi, la courbe de ponte de la pyrale du maïs, que "doit" exploiter T. maidis, s'étale surtout de la fin Juin à la fin de Juillet. Les pontes de M. brassicae que "doit" parasiter T. buesi sont surtout importantes au printemps et en automne, alors que T. embryophagum a une activité parasitaire marquée vis-à-vis des tordeuses, du printemps à l'été.

2° - Action de la température sur la longévité et l'activité de ponte.

La longévité des Trichogrammes, d'après NARAYANAN et al., 1955; STINNER et al., 1974; ASHLEY et al., 1982; NAGARKATTI et al., 1978; ANUNCIADA et al., 1982, est corrélée avec la disponibilité en glucides, protéines et vitamines apportés aux adultes sous différentes formes. L'absence de nourriture entraîne la mort prématurée des adultes (BENOIT, 1977).

Il est difficile, comme le souligne BURSELL (1964), de séparer les influences combinées de la température, de l'aliment, sur l'activité de ponte et la longévité, surtout lorsqu'on travaille à des températures moyennes.

Chez les hyménoptères oophages (VOEGELE, 1970), la longévité croît en sens inverse de la température, diminue avec la présence d'hôtes et passe par un minimum lorsqu'une nourriture sucrée sans apport d'eau leur est fournie.

Dans le cas des trois espèces de *Trichogrammes* examinées l'action de la température sur l'activité des "pondeuses", la mortalité et le nombre d'oeufs parasités au cours des deux premières semaines de ponte est représentée par la figure 15.

a) Groupes de femelles selon leur activité de ponte.

Les femelles mises à pondre se répartissent finalement en quatre groupes:

- celles qui n'ont pas pondu,
- celles qui n'ont pondu que durant la première semaine,
- celles qui n'ont pondu que durant la deuxième semaine,
- celles qui ont pondu durant les deux semaines consécutives.

T. embryophagum se différencie nettement des deux autres espèces par un pourcentage élevé de femelles (90%) qui pondent durant les deux premières semaines quelle que soit la température de 14 à 27°C. Chez T. maidis et T. buesi ce pourcentage élevé de "pondeuses" ne se retrouve qu'entre 15.5, et 20°C (80 à 100%), alors que chez T. maidis l'activité de ponte chute rapidement, dès 22°C. Chez T. buesi, au contraire, plus de 65% des femelles sont encore en activité à 27°C (figure 16).

Le nombre de femelles non "pondeuses" est très réduit chez T. embryophagum et on ne l'observe qu'à 12°C. Il est plus important chez les deux autres espèces. On ne l'observe au delà de 14°C que chez T. buesi.

Les femelles qui ne pondent que la deuxième semaine ne s'observent qu'aux températures basses 12 à 14°C, tout se passe comme si les femelles étaient sous pression ovarienne et amenées par cette dernière, à émettre quelques oeufs. Enfin, T. embryophagum se distingue des deux autres espèces aux températures élevées de T. maidis et aux températures basses, de T. buesi.

b) Parasitisme et mortalité.

Ici encore T. embryophagum se démarque des deux autres espèces par un pourcentage de mortalité plus réduit (figure 15). Chez ces dernières la mortalité atteint tous les individus à 27°C à la fin de la deuxième semaine de ponte, alors que chez T. embryophagum l'activité de ponte reste encore élevée à cette température. C'est T. buesi qui présente le parasi-

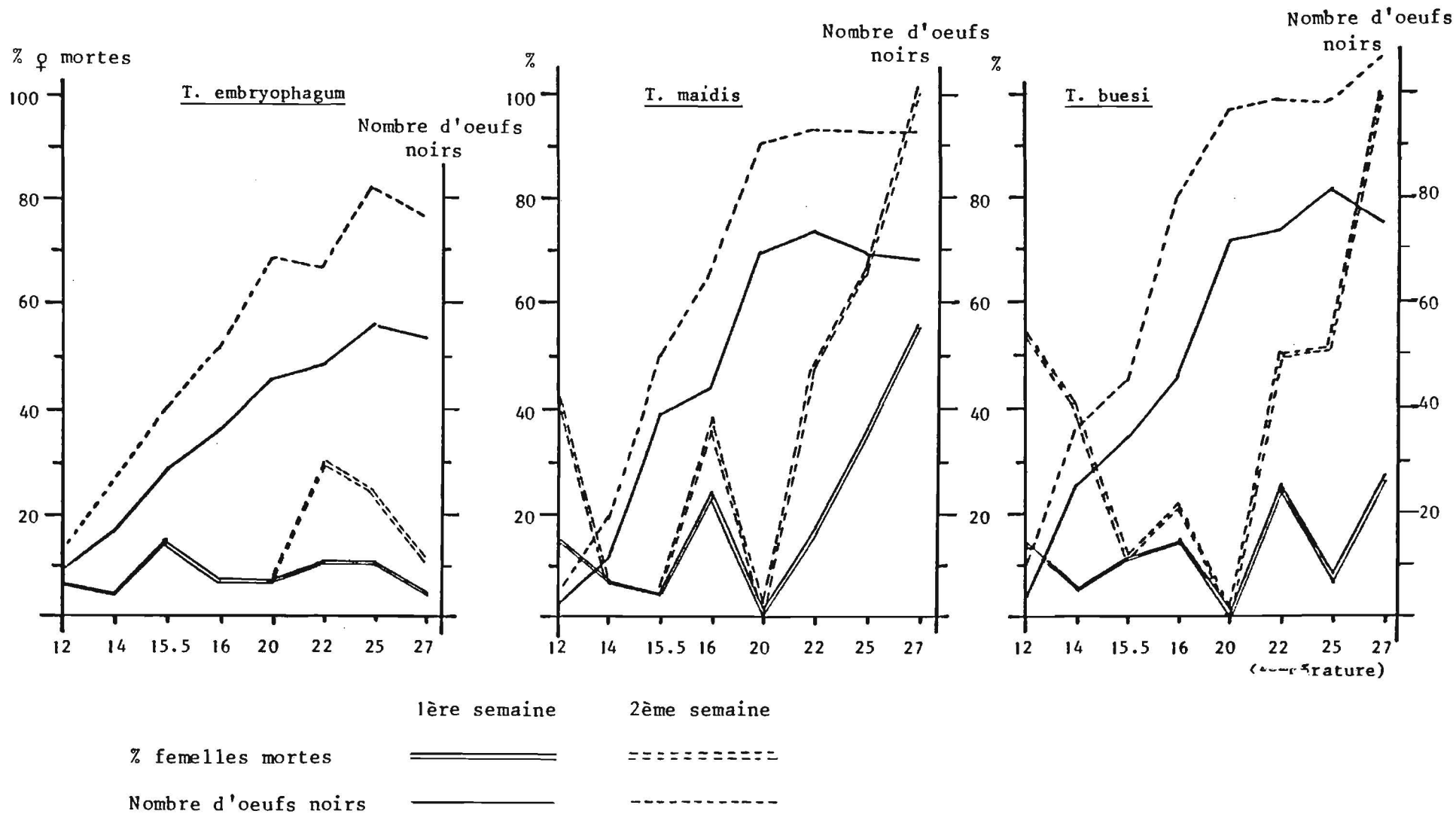


Figure 15: Activité parasitaire: nombre d'oeufs parasités et pourcentage de femelles mortes en fonction de la semaine de ponte, chez trois espèces de Trichogrammes.

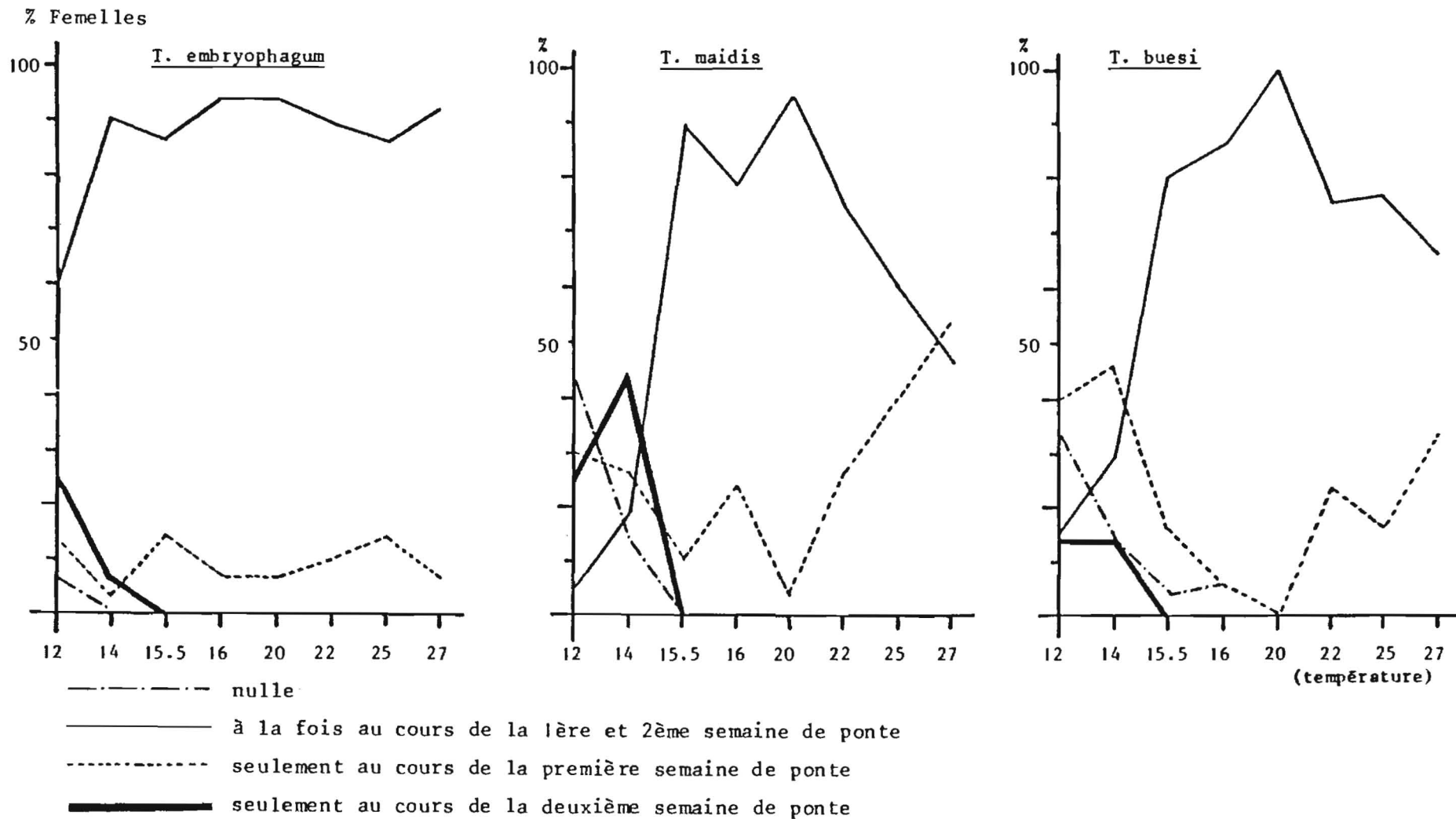


Figure 16: Activité de ponte des femelles de trois espèces de Trichogrammes exprimée en pourcentage à 8 températures.

tisme le plus élevé . Il est intéressant de noter que l'activité la plus importante ne coïncide pas avec le plus grand nombre de femelles en activité de ponte. On observe même l'inverse puisque c'est lorsque le nombre de femelles mortes est le plus important (aux températures de ponte les plus élevées) que l'activité parasitaire est la plus forte.

En conclusion si la différence d'effet de la température sur les espèces est peu sensible au cours de la première semaine de vie des femelles, celle-ci s'accroît fortement au cours de la seconde.

La longévité de T. embryophagum est particulièrement remarquable et présente une activité parasitaire encore importante au cours de l'analyse de cette deuxième période de sa vie. Elle se distingue également des deux autres espèces par un grand pourcentage de femelles susceptibles de pondre aux températures basses.

3° - Emergence des adultes.

Nous préférons au mot "fertilité" relativement ambigu de HOLLINGSWORTH & MAYNARD-SMITH, 1955; DAVID et al. 1975; PINTUREAU et al. 1981, utiliser, pour les parasitoïdes l'expression plus précise de "nombre d'adultes émergés". Selon PINTUREAU et al. 1981 celui-ci aurait une variabilité d'origine à la fois génétique et épigénétique. C'est la mesure de cette dernière qui permet d'évaluer en partie, l'efficacité des parasitoïdes en lutte biologique. C'est pourquoi de nombreux auteurs ont étudié les facteurs qui l'affectent.

Rappelons que les femelles de Trichogrammes se reproduisent aussi par parthénogénèse. Les oeufs non fécondés donnent naissance à des femelles (espèce thélytoque), c'est le cas de T. embryophagum, soit à des males (T. maidis et T. buesi sont arrhénotoques).

a) Différence entre capacité parasitaire et nombre d'adultes émergés.

Avec un hôte comme E. kuehniella où le monoparasitisme est la règle, la différence entre la capacité parasitaire et le nombre d'adultes émergés aux différentes températures, est dans tous les cas, non significative, que ce soit d'une température à l'autre, d'une espèce à l'autre et d'une semaine à l'autre. Les petites différences observées, sont apparemment liées à la mortalité embryonnaire accidentelle ou au superparasitisme.

On doit retrouver par conséquence les résultats déjà observés sur le parasitisme.

b) Cas de T. maidis.

Le tableau 15 et la figure 17 nous montrent que le nombre optimal de descendants obtenus est observé à 22°C ($\bar{x} = 92$ adultes) et qu'il décroît de 25 à 27°C ainsi que de 20 à 12°C où il n'est plus que de 2 adultes en moyenne.

c) Cas de T. embryophagum.

Chez cette espèce l'optimum d'adultes se situe à 25°C ($\bar{x} = 81$) (tableau 15 et la figure 17). Ce nombre décroît progressivement dans l'ordre des températures, 27, 20, 22, 16 et 15.5°C. A 14°C il est de l'ordre du tiers et à 12°C du sixième, par rapport à l'optimum.

d) Cas de T. buesi.

Pour T. buesi (tableau 15 et figure 17), l'optimum d'imagos est atteint à 27°C ($\bar{x} = 107$) puis leur nombre diminue dans un ordre décroissant aux températures de 22, 25, 20 et 16°C. A 15.5°C le nombre d'adultes n'est plus que de la moitié de celui observé à 27°C. A 14°C il est du tiers et du 1/15ème à 12°C.

e) Emergences comparées des deux premières semaines de ponte.

La figure 17, met bien en évidence la faible part de la descendance adulte pour la deuxième semaine de ponte par rapport à la première, quelle que soit la température et l'espèce considérée, sauf aux températures basses chez T. maidis et T. buesi comme le montre les résultats du test "t" (tableau 16).

f) Variabilité de l'émergence.

En établissant l'histogramme de fréquence des femelles pour chacune des classes d'émergence à chaque température, à chaque semaine de ponte et pour chacune des espèces, puis en calculant l'indice de dispersion de ces populations (x^2) on obtient les résultats suivants (tableau 17).

	Température °C	<i>T. maidis</i>				<i>T. buesi</i>				<i>T. embryophagum</i>			
		n	\bar{x}	σ	Var.	n	\bar{x}	σ	Var.	n	\bar{x}	σ	Var.
1 ^{ère} Semaine	12	30	1.26	2.59	6.72	16	3.56	1.86	3.49	30	7.40	5.67	32.24
	14	30	9.26	11.61	134.99	21	25.61	7.64	58.52	28	15.17	8.13	66.21
	15.5	30	39.83	9.26	85.80	29	33.68	10.97	120.48	30	28.36	6.70	44.96
	16	30	44.70	10.48	109.87	28	45.71	13.48	181.91	30	34.83	8.45	71.47
	20	30	68.43	17.02	289.77	30	70.60	13.08	171.30	30	45.13	8.99	80.84
	22	30	73.33	18.24	332.88	30	73.96	17.99	323.83	30	47.90	16.78	281.62
	25	30	69.60	17.45	304.57	30	81.03	12.78	163.36	30	56.33	13.25	175.68
	27	30	67.93	19.03	362.46	28	74.82	21.90	480.0	29	52.44	11.81	139.48
2 ^{ème} Semaine	12	30	1.13	2.67	7.18	9	3.44	1.89	3.58	30	4.43	4.80	23.04
	14	30	8.60	9.64	93.10	13	10.23	9.90	98.17	30	10.36	4.90	24.03
	15.5	30	10.46	5.85	34.24	29	11.89	6.47	41.95	30	11.93	4.44	19.72
	16	25	22.84	8.22	67.65	30	33.26	7.15	51.19	30	16.0	5.20	27.13
	20	30	22.26	7.48	56.06	30	25.53	6.51	42.38	30	22.80	8.11	65.89
	22	24	19.58	10.81	116.99	25	24.60	14.25	203.20	28	17.28	10.59	112.20
	25	18	23.27	7.85	61.75	23	15.47	13.61	185.57	29	24.51	13.51	177.62
	27	16	24.68	6.88	47.46	23	32.34	13.20	174.40	30	23.03	9.30	86.56

Tableau 15: Nombre d'adultes émergés en fonction des deux premières semaines de ponte à 8 températures chez trois espèces de Trichogrammes. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart type, Var. = variance).

Nombre d'adultes émergés

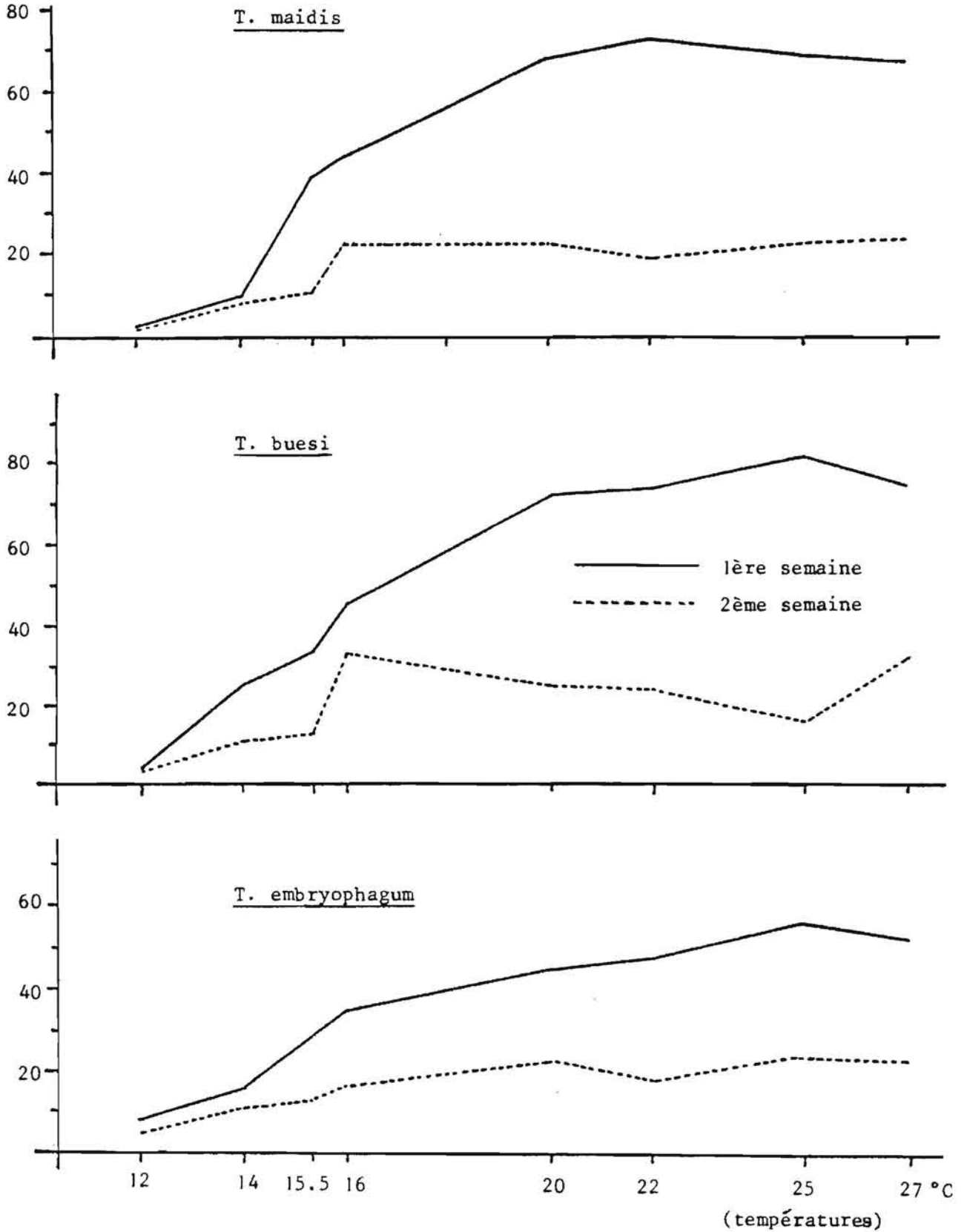


Figure 17: Nombre d'adultes émergés chez trois espèces de Trichogrammes à 8 températures lors des deux semaines de ponte.

Temperature ° C	Semaines	<i>T. maidis</i>		<i>T. buesi</i>		<i>T. embryophagum</i>	
		\bar{x}	"t"	\bar{x}	"t"	\bar{x}	"t"
12	1	1.26	0.18	3.56	0.14	7.40	2.15
	2	1.13		3.44		4.43	*
14	1	9.26	0.23	25.61	4.61	15.17	2.65
	2	8.60		10.23	***	10.36	**
15.5	1	39.83	14.43	33.68	9.04	28.36	11.0
	2	10.43	***	11.89	***	11.93	***
16	1	44.70	8.50	45.71	4.26	34.83	10.21
	2	22.84	***	33.26	***	16.0	***
20	1	68.43	13.36	70.60	16.60	45.13	9.97
	2	22.26	***	25.53	***	22.80	***
22	1	73.33	13.20	73.96	11.13	47.90	8.22
	2	16.58	***	24.60	***	17.28	***
25	1	69.60	12.32	81.03	17.48	56.33	9.03
	2	23.27	***	15.47	***	24.51	***
27	1	67.93	10.92	74.82	8.37	52.44	10.41
	2	24.68	***	32.34	***	23.03	***

Tableau 16: Test "t" établi à partir du nombre moyen d'adultes émergés à la suite des deux premières semaines de ponte. (* = significative à 5%, ** = signif. à 1% et *** = hautement signif. à 1/1000).

1) Chez T. maidis.

Pour T. maidis (figure 18) quelle que soit la semaine de ponte, χ^2 s'éloigne beaucoup de la moyenne à 12 et 22°C. A 14 et 15.5°C la distribution des fréquences est normale dans la première semaine et s'éloigne beaucoup d'une distribution normale dans la seconde. On obtient les résultats inverses à 20, 25 et 27°C.

Chez T. maidis seule la température de 16°C permet une distribution selon une loi normale au cours de ces deux semaines de ponte.

2) Chez T. buesi.

Chez T. buesi on n'observe la normalité de la distribution des fréquences durant les deux semaines de ponte qu'à 20°C. En effet à 12, 22

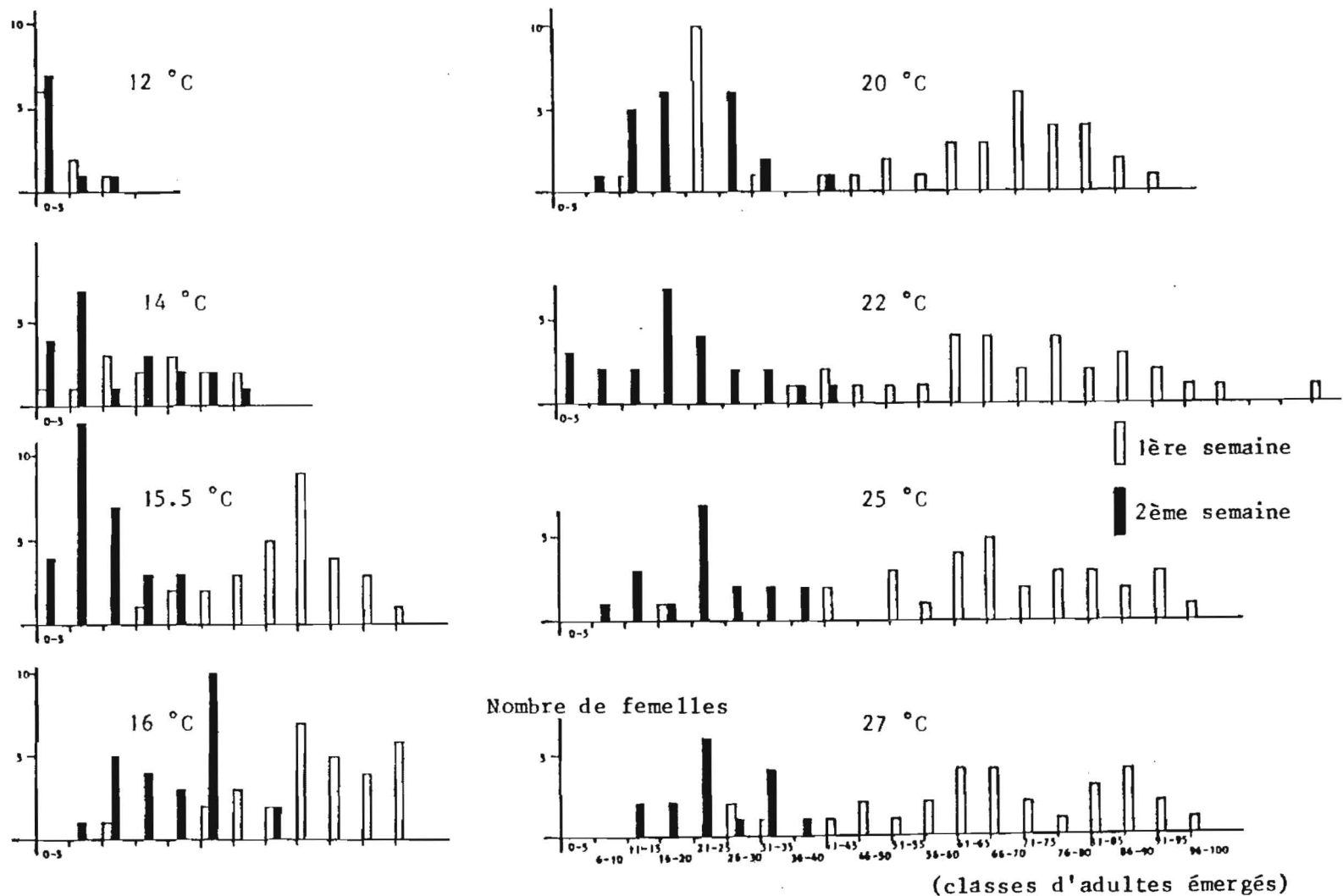


Figure 18: Hétérogénéité du nombre d'adultes émergés de T. maidis selon les individus groupés en classes en fonction de la semaine de ponte à 8 températures.

et 25°C cette distribution est très éloignée par rapport à la moyenne au cours de ces deux semaines. A 16 et 27°C cette distribution est éloignée de la normale au cours de la première semaine et normale au cours de la seconde, alors qu'à 14 et 15.5°C nous observons l'inverse (figure 19).

Espèces	Semaines	Test " χ^2 "	Température en °C							
			12	14	15.5	16	20	22	25	27
<i>T. mridis</i>	1	\bar{x}	1.26	9.26	39.83	44.70	68.43	73.33	69.60	67.93
		" χ^2 "	1.33	8.54	20.21	21.18	111.09	172.57	114.72	133.13
	2	\bar{x}	1.13	8.60	10.46	22.84	22.26	19.58	23.27	24.68
		" χ^2 "	37.83	38.60	65.38	9.80	18.68	26.26	14.29	13.11
<i>T. buesi</i>	1	\bar{x}	3.56	25.61	33.68	45.71	70.60	73.96	81.03	74.82
		" χ^2 "	144.45	10.81	22.52	46.56	68.0	107.78	108.34	160.74
	2	\bar{x}	3.44	10.23	11.89	33.26	25.53	24.60	15.47	32.34
		" χ^2 "	36.0	37.06	34.30	27.81	12.80	40.88	49.52	31.27
<i>T. embryophagum</i>	1	\bar{x}	7.40	15.17	28.36	34.83	45.13	47.90	56.33	52.44
		" χ^2 "	37.58	10.95	8.54	22.09	25.80	67.48	68.08	56.82
	2	\bar{x}	4.43	10.36	11.93	16.0	22.80	17.28	24.51	23.03
		" χ^2 "	230.83	72.80	61.50	29.75	4.52	43.51	16.56	8.10

Tableau 17: Analyse de la distribution du nombre d'adultes émergés en fonction de la température et des deux semaines de ponte par le test " χ^2 ". (quand la moyenne \bar{x} est supérieure à χ^2 la distribution est normale).

3) Chez *T. embryophagum*

Comme *T. buesi*, *T. embryophagum* a une distribution des fréquences normale à 20°C (tableau 17 et la figure 20), lors des deux périodes étudiées. Par contre, à 12 et 22°C la distribution est éloignée de la normale. A 14, 15.5 et 16°C le χ^2 est inférieur à la moyenne dans la première semaine et supérieur dans la seconde. L'inverse est constaté à 25 et 27°C.

Cette étude révèle finalement, au niveau de nos trois espèces, un aspect intéressant chez les Trichogrammes: celui d'une distribution des classes selon une loi normale, aux températures où justement l'on observe le nombre le plus élevé d'adultes obtenus.

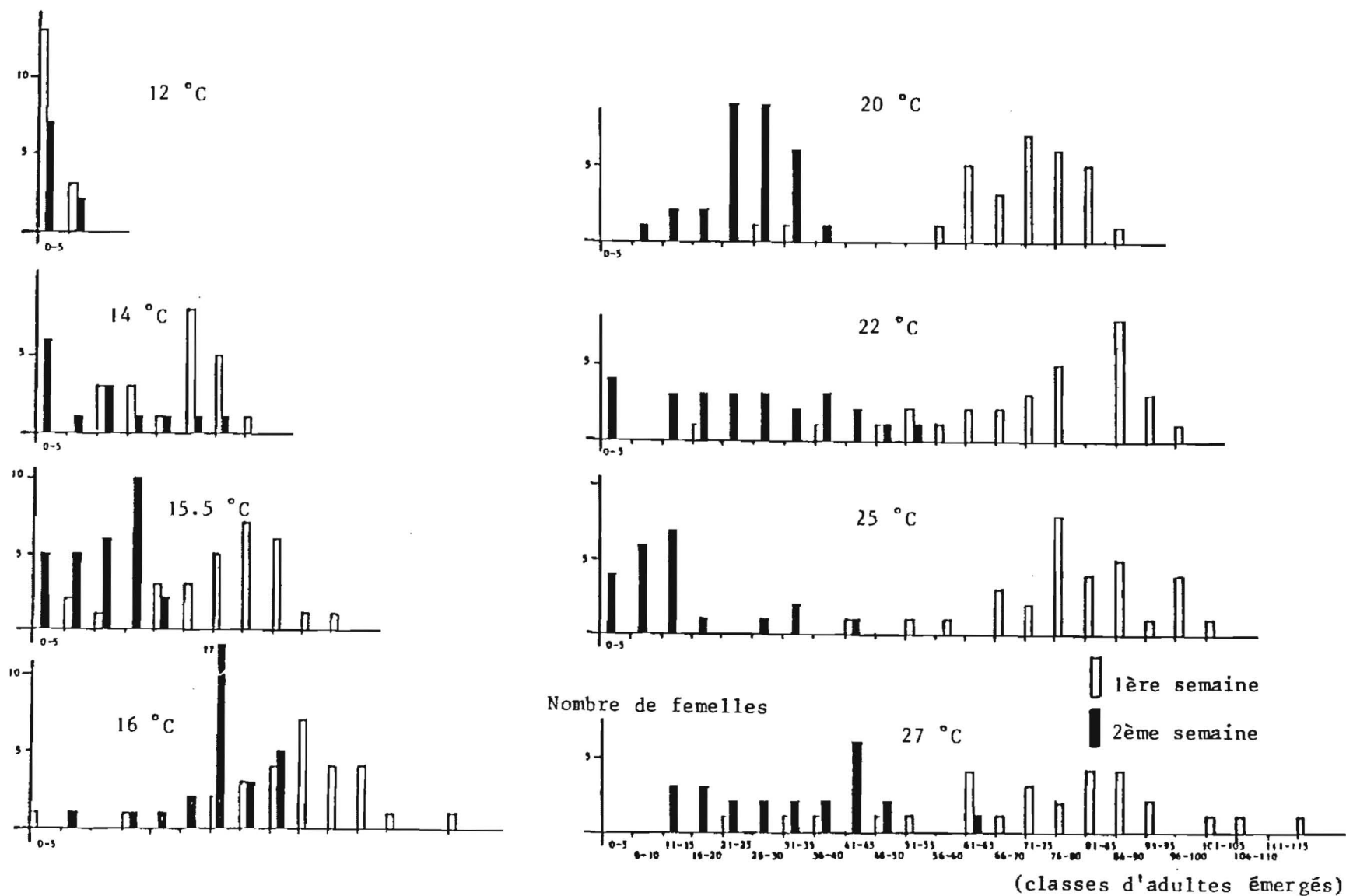


Figure 19: Hétérogénéité du nombre d'adultes émergés de *T. buesi* selon les individus groupés en classes en fonction de la semaine de ponte, à 8 températures.

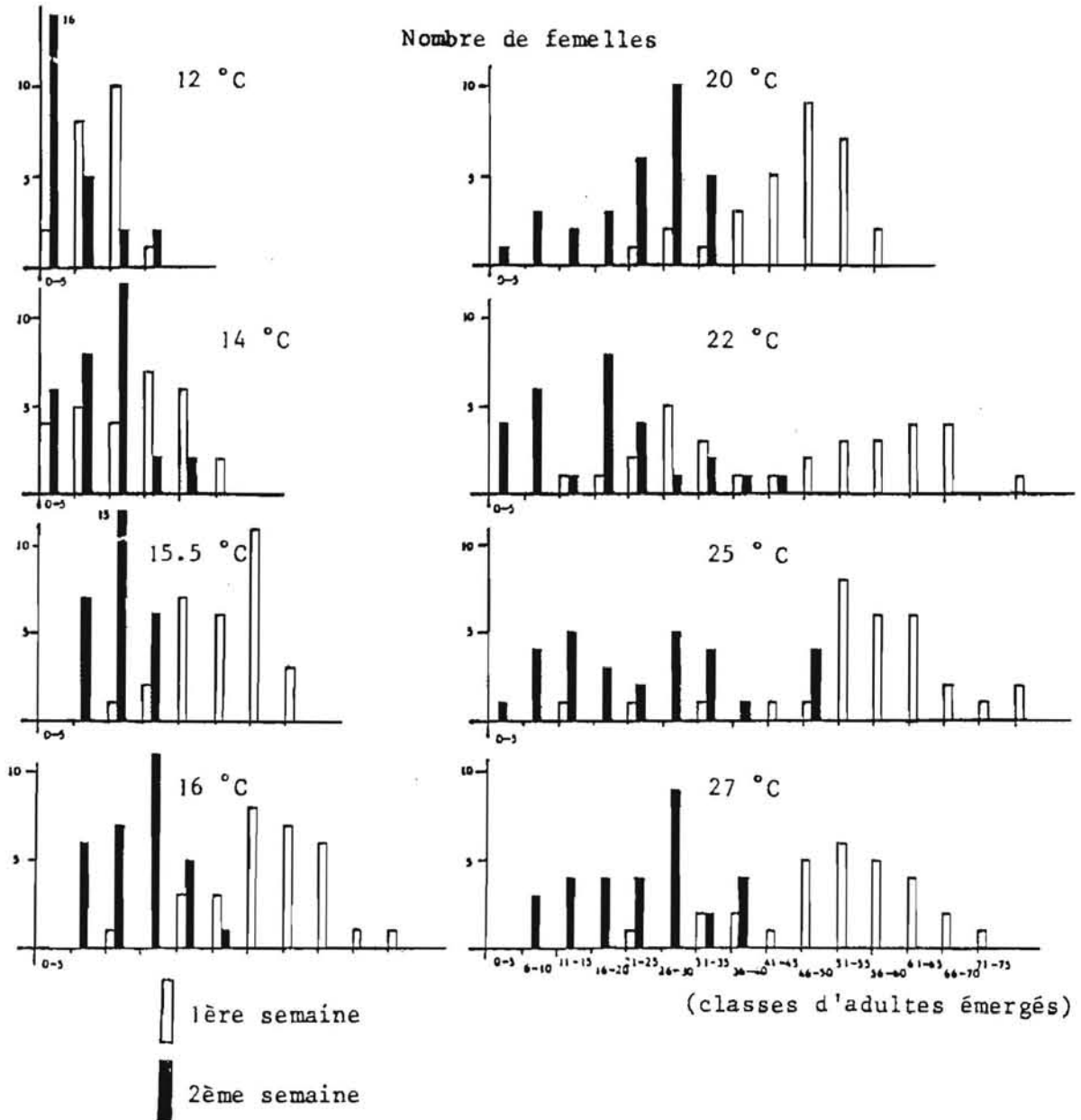


Figure 20: Hétérogénéité du nombre d'adultes émergés de T. embryophagum selon les individus groupés en classes en fonction de la semaine de ponte, à 8 températures.

g) Monoparasitisme et superparasitisme.

Le suivi de l'émergence des adultes en fonction de la température permet également d'établir la moyenne du nombre d'adultes émergés par oeuf et de retourner ici les cas de commensalisme que nous avons déjà signalés provenant en quelque sorte du superparasitisme, terme créé par FISKE (1910) et repris par SALT (1933) qui désigne "les cas de parasitisme où l'hôte est attaqué plusieurs fois par un parasite de la même espèce qui y dépose tout ou partie de sa progéniture de façon excédentaire". On s'aperçoit (tableau 18) que ce parasitisme quelque soit la température n'est que de cinq pour mille. Nous retrouvons à nouveau la forte faculté de discrimination des oeufs déjà parasités.

Espèces	Semaines	Température en °C							
		12	14	15.5	16	20	22	25	27
<i>T. maidis</i>	1 ^{ère}	1.0	1.0	1.003	1.0	1.005	1.009	1.004	1.0
	2 ^{ème}	1.0	1.0	1.0	1.045	1.0	1.002	1.021	1.0
<i>T. duesi</i>	1 ^{ère}	1.0	1.009	1.004	1.002	1.001	1.008	1.006	1.015
	2 ^{ème}	1.0	1.0	1.005	1.002	1.006	1.0	1.002	1.006
<i>T. embryophagum</i>	1 ^{ère}	1.004	1.002	1.003	1.0	1.005	1.008	1.002	1.0
	2 ^{ème}	1.0	1.0	1.019	1.002	1.0	1.0	1.002	1.004

Tableau 18: Analyse du taux de superparasitisme en fonction des 8 températures et des deux premières semaines de ponte.

h) Influence de la température de ponte sur le pourcentage d'émergence.

Par ailleurs nous nous sommes demandé si la température au moment de la ponte était en relation avec le nombre d'adultes émergés. Le tableau 19 montre, qu'au moins à la température de développement de 25°C il n'en n'est rien. En effet l'émergence est supérieure à 95% quelles que soient les températures de ponte au cours de la première ou de la deuxième semaine de vie des femelles et les espèces examinées. De même, aucune différence significative n'a été trouvée entre les températures et le fait que les individus soient issus d'oeufs parasités pendant la première semaine ou la deuxième semaine de ponte.

		Température en °C							
Espèces		12	14	15.5	16	20	22	25	27
1 ^{ère} semaine	<i>T. maidis</i>	95.0	99.64	99.83	99.70	99.65	99.49	99.18	99.06
	<i>T. buesi</i>	96.61	98.88	99.89	99.76	99.06	99.36	99.21	98.89
	<i>T. embryophagum</i>	99.54	99.53	99.53	98.68	99.26	99.30	99.29	99.41
2 ^{ème} semaine	<i>T. maidis</i>	100	98.85	98.74	99.27	99.40	98.52	99.51	98.99
	<i>T. buesi</i>	100	99.25	98.84	99.60	99.47	99.83	100	99.59
	<i>T. embryophagum</i>	99.25	100	97.50	99.79	99.85	99.58	99.88	99.13

Tableau 19: Pourcentages d'imagos émergés en fonction des 8 températures de ponte au cours de chacune des deux semaines de ponte.

Pour conclure on peut donc dire que l'émergence se superpose assez bien à la capacité parasitaire quelle que soit l'espèce de Trichogramme, la semaine de ponte, la température de ponte et de développement, du moins chez l'hôte de substitution choisi, E. kuehniella.

4° - Le développement.

En dehors de la température comme le souligne SALT, (1940) la durée de développement est corrélée avec la valeur nutritionnelle de son hôte en qualité et en quantité. Nous rappelons que l'hôte utilisé, l'oeuf d'E. kuehniella a un poids de 0.028 milligrammes avec un écart type de 0.009, TAVARES (1982), et mesure 0.51(± 0.02) mm de long sur 0.29(± 0.01) mm de large, ARBOGAST (1980). Cette étude a été menée de façon à ne pas obtenir de superparasitisme.

Les résultats groupés dans le tableau 20 et la figure 21 nous montrent qu'à la température de 12 et 14°C les trois espèces de Trichogrammes se développent seulement jusqu'au stade prénymphal. A ce stade il s'installe un arrêt de développement déjà signalé chez T. maidis par PIZZOL (1978) et chez T. buesi par FERREIRA (1980). Aux autres températures expérimentées, toutes les espèces arrivent au terme du développement.

On remarque que la durée de développement est inversement proportionnelle à la température chez les trois espèces de Trichogrammes dans la gamme thermique de 15.5 à 27°C. La température de 27°C assure le développement le plus court pour les trois espèces. On peut constater, également

dans le tableau 20, que l'étalement des émergences est d'autant plus grand que les températures sont plus basses.

Durée de développement en jours à 8 températures									
Espèces	12	14	15,5 test "t"	16	20	22	25	27	
<i>T. maidis</i>	A.D.	A.D.	29 (+ 6)] xxx] xxx	30 (+ 3)	16 (+ 1)	13 (+ 1)	10 (+0,5)	8,5 (+0,5)
<i>T. buesi</i>	A.D.	A.D.	34 (+ 5)		30,5 (+2,5)	18 (+ 2)	13 (+ 1)	10,5 (+0,5)	9 (+0,5)
<i>T. embryophagum</i>	(a)	(b)	37 (+ 7)		32,5 (+ 3)	19 (+ 1)	14 (+1,5)	11 (+ 1)	10 (+ 1)

Tableau 20: Durée de développement en jours de trois espèces de Trichogrammes en fonction des 8 températures. Test "t". (A.D.= arrêt de développement, (a)= donnée absente, (b)= au 3ème mois, nymphe aux yeux roses).

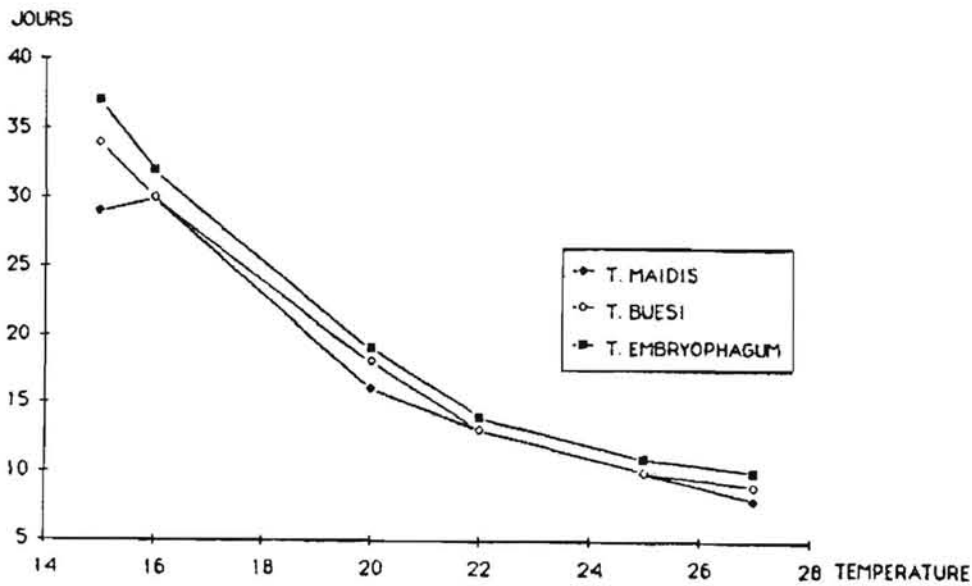


Figure 21: Durée de développement de trois espèces de Trichogrammes en fonction des 8 températures.

T. maidis présente la durée de développement la plus courte à toutes les températures, cependant le test "t" de différences des moyennes n'est significatif qu'à 15.5°C (tableau 20).

Pour conclure, il existe chez les Trichogrammes une hétérogénéité du développement qui est plus élevée quand les températures sont basses. Contrairement à l'heure de ponte, la température de ponte n'a aucune incidence sur le développement de la progéniture, du moins à la température de 25°C.

phase. Entre la photophase et la scotophase par contre on observe une différence significative quelle que soit l'espèce considérée, mais pour T. maidis et T. embryophagum il n'y a pas de différence entre le début de la ponte en photophase (11-12 heures) et le début de la ponte en scotophase (23-24). Aucune différence significative non plus pour T. embryophagum à la fin de la photophase (17-18) et à la fin de la scotophase (5-6).

2°-Action différée de l'heure de ponte sur l'heure et l'étalement de l'émergence.

a) Cas de T. maidis.

L'étalement des émergences a été converti en pourcentages d'adultes émergés par périodes de six heures sur le nombre total d'adultes émergés (tableau 22).

	Heures	<i>T. maidis</i>				<i>T. buasi</i>				<i>T. embryophagum</i>				
		photophase		scotophase		photophase		scotophase		photophase		scotophase		
		11-12	17-18	23-24	5-6	11-12	17-18	23-24	5-6	11-12	17-18	23-24	5-6	
Étalement des émergences en %	1 ^{er} jour	6				1.93				6.70				
		12	6.90			21.74	0.68			9.79	0.27			
		18	0.51			15.04	3.36			72.03	78.14	64.34	9.13	
		24	1.66	0.50		19.51	15.14	7.40		7.60	8.76	14.51	28.99	
	2 ^e jour	6	77.87	80.13	39.15	12.14	32.62	63.40	67.90	32.11	0.90	0.69	1.68	6.50
		12	5.49	6.93	17.47	15.08	4.77	9.41	12.96	44.90	1.03	1.73	3.26	9.40
		18	0.63	1.01	1.68	1.62	1.82	2.55	4.62	9.39	1.41	8.24	13.38	41.30
		24		0.07	1.05	0.54	2.23	3.74	4.93	10.18	0.12	0.35	0.78	1.93
	3 ^e jour	6	5.88	9.39	37.26	62.79	0.20	0.99	1.23	1.82	0.38	0.48	0.89	2.02
		12		0.28	0.63	1.46			0.30	0.26		0.35	0.56	0.17
		18	0.25	0.43	0.42	0.85		0.06		0.26		1.18	0.44	0.43
		24	0.25	0.79	1.47	2.39	0.10	0.43		0.78		0.06		
4 ^e jour	6	0.13	0.07	0.42	0.77		0.12	0.30	0.26			0.11		
	12	0.25	0.21	0.42	1.62		0.06	0.30			0.06		0.08	
	18	0.13	0.14	0.31	0.69						0.12			

Tableau 22: Pourcentages respectifs de l'étalement des émergences pour les trois espèces de Trichogrammes, en fonction des heures de ponte, des heures et des journées d'observation qui suivent la 1ère émergence.

Les émergences les plus importantes sont observées au cours de la scotophase (figure 22) entre minuit et 6 heures. Si au cours de cette période d'obscurité, le développement de certains individus n'est pas activé (début de ponte, 5-6 heures) celui-ci s'achèvera le lendemain toujours en fin de scotophase.

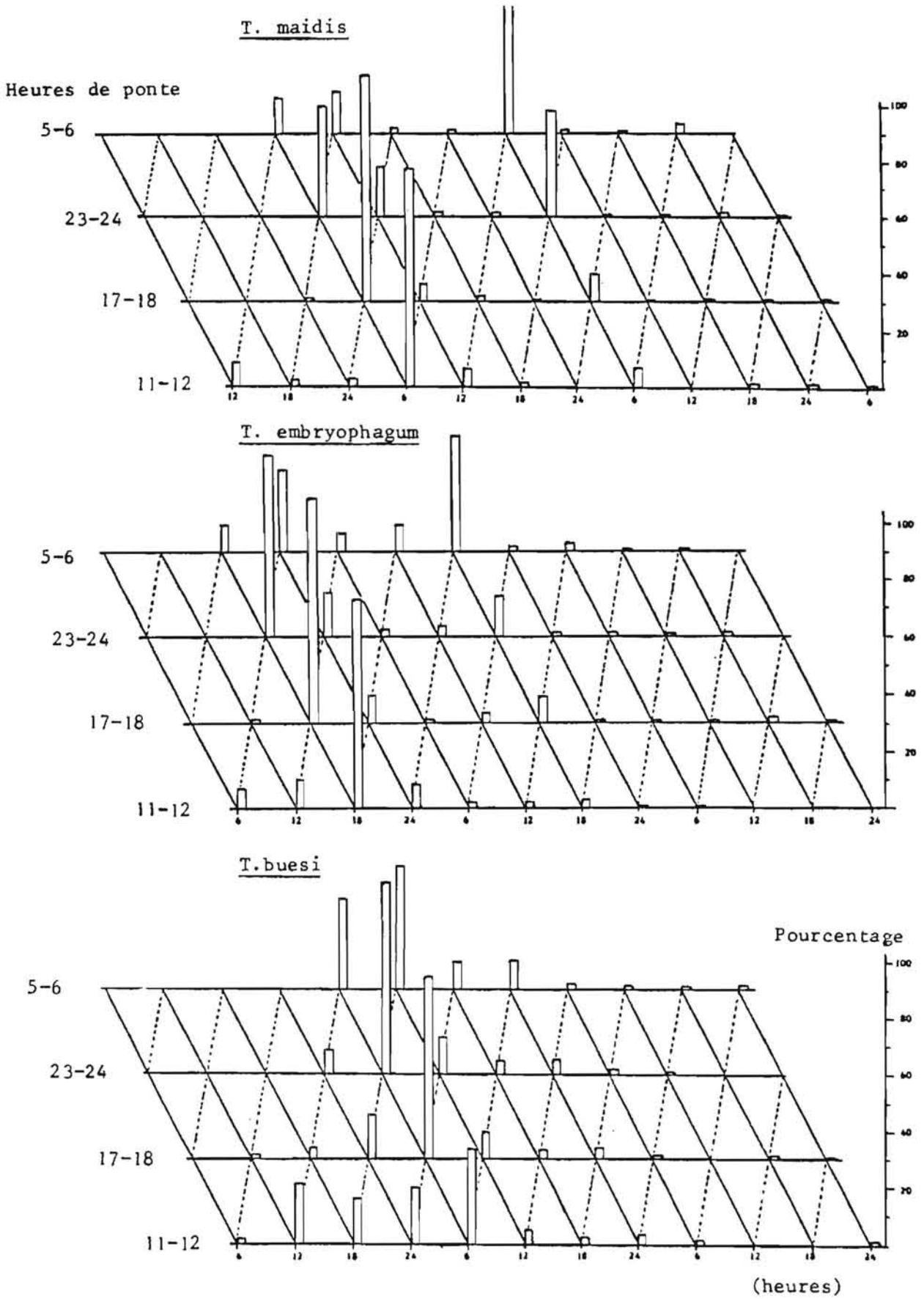


Figure 22: Pourcentage de l'étalement des émergences en fonction des espèces de Trichogrammes, des heures de ponte, des heures et des journées d'observations qui suivent la 1ère émergence.

L'étalement de l'émergence est relativement important, de l'ordre de 3 jours pour un début de ponte à 11-12 heures et de 2 jours et demi pour la période de ponte la plus tardive (5-6 heures).

b) Cas de T. embryophagum.

On retrouve chez T. embryophagum (figure 22) une nette préférence d'émergence pour une période précise de la journée, comme chez T. maidis, mais cette fois, en photophase et entre 12 et 18 heures. Le même étalement en 2 vagues s'observe pour le début de ponte le plus tardif.

c) Cas de T. buesi.

Comme chez T. maidis l'optimum des émergences se situe en fin de scotophase à l'exception de la série correspondant à la ponte réalisée en fin de scotophase (5-6). Dans ce cas l'émergence se poursuit plus fortement de 6 à 12 heures. Chez T. buesi, en général, contrairement aux deux autres espèces, les émergences ne présentent pas un pic aussi important et sont plus étalées au cours de la journée qui le suit (série 5-6 heures) ou qui le précède (série 11-12 heures).

On voit donc finalement que l'un des facteurs responsables de l'hétérogénéité est le rythme nycthémeral, c'est à dire l'heure de début du développement mais également l'heure où s'observe l'émergence de l'imago.

En ce qui concerne le début de développement, T. buesi se distingue des deux autres espèces dans ce sens que le développement de la plus grande partie de la population (90%) s'étale de manière relativement homogène sur 24 heures quelle que soit l'heure du début de ponte. En effet, chez T. embryophagum et T. maidis, on observe, au contraire, une tendance à la formation de deux vagues d'émergences distinctes, espacées de 24 heures lorsque la ponte se fait surtout en scotophase.

En ce qui concerne l'émergence, cette fois c'est T. embryophagum qui se démarque des deux autres espèces par une préférence de sortie des adultes au cours de l'après midi (approximativement 90%). T. buesi et T. maidis ont en effet une émergence nocturne, entre minuit et 6 heures du matin (approximativement 80%). On voit ainsi que les trois espèces examinées sont nettement séparées au niveau du rythme nycthémeral du développement.

E - TAUX SEXUEL

Un auxiliaire biologique est d'autant plus efficace qu'il est en mesure de produire une descendance fille la plus abondante possible, car lors des lâchers inondatifs, seules les femelles ont une action parasitaire.

L'une de nos espèces, T. embryophagum ayant une parthénogénèse thélytoque ne pose donc guère de problème sous cet aspect. Les deux autres espèces, du fait de leur parthénogénèse arrhénotoque, impliquent qu'une étude soit faite de l'influence de l'âge de la mère, des conditions trophiques de l'oeuf de la larve et de la température du développement sur le taux sexuel. En effet BOWEN et al. 1966 ont constaté chez T. semifumatum PERKINS que la production de mâles est plus importante si la température au cours de la gamétogénèse est élevée.

1° - Pourcentage de filles en fonction de l'âge de la mère.

Dans cet essai, réalisé à la température de 25°C, nous voyons (figure 23) qu'au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'accouplement le pourcentage de filles diminue chez T. buesi alors qu'il reste pratiquement inchangé chez T. maidis.

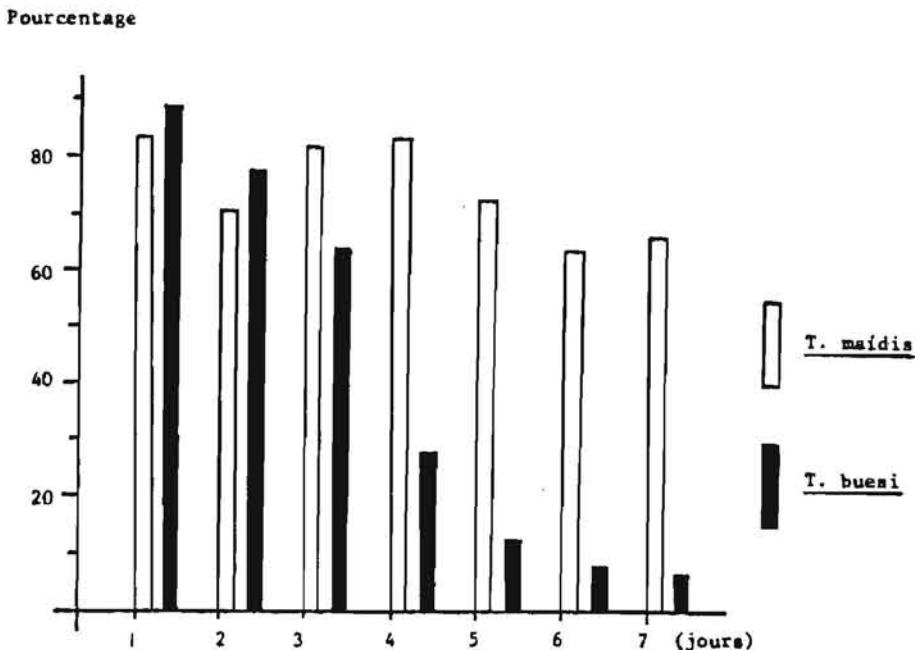


Figure 23: Pourcentage moyen de filles en fonction de l'âge de la mère après l'accouplement. (n=30 femelles).

2°- Milieu alimentaire pré-imaginal.

Le tableau 23 montre que chez les trois espèces de Trichogrammes le passage de n générations successives sur des hôtes différents, M. brassicae, G. molesta, O. nubilalis et E. kuehniella n'altère pas significativement le taux sexuel.

		Génération sur hôte naturel					
		Hôte	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅
<i>T. buesi</i>	<i>M. brassicae</i>		82.66	90.46	86.65	88.03	93.38
	retour sur <i>E. kuehniella</i>	F ₁	88.37	79.04	79.90	86.87	92.07
		F ₂	79.23	82.24	86.90	91.93	79.29
		F ₃	83.36	91.86	90.59	89.32	84.62
		F ₄	92.35	90.35	87.44	90.05	83.28
		F ₅	89.35	82.94	85.10	89.10	87.56
<i>T. embryophagum</i>	<i>G. molesta</i>		99.82	99.90	99.57	99.88	99.91
	retour sur <i>E. kuehniella</i>	F ₁	99.76	99.86	99.81	99.87	99.90
		F ₂	99.86	99.89	99.90	99.80	99.94
		F ₃	99.77	99.90	99.88	99.88	99.90
		F ₄	99.89	99.81	99.88	99.94	99.89
		F ₅	99.89	99.84	99.88	99.88	99.94
<i>T. maidis</i>	<i>O. nubilalis</i>		90.91		88.27		
	retour sur <i>E. kuehniella</i>	F ₁		81.17	77.87		
		F ₂	82.59	85.09	84.90		
		F ₃	82.09	83.15	80.79		
		F ₄	88.59	77.29	84.57		
		F ₅	80.08	85.39	84.19		

Tableau 23: Taux sexuel en fonction du nombre de générations passées sur l'hôte naturel sans et avec retour sur l'hôte de substitution.

3°- Influence de la température et de l'âge des femelles accouplées sur le taux sexuel de la descendance.

Il suffit de reprendre l'expérience consacrée à l'émergence des adultes (page 48) pour voir qu'au cours de la seconde semaine de ponte quelle que soit la température, le taux sexuel est plus faible qu'au cours de la première. Cependant, aux températures basses 12 et 14 °C chez T. buesi et à

14°C chez T. maidis (tableau 24) là où l'on observe peu de descendance fille le taux sexuel reste élevé. Il est possible, bien que nous ne l'ayons pas vérifié, qu'il s'agisse simplement d'une mortalité différentielle entre les deux sexes à l'état préimaginal, le froid favorisant le développement des femelles. Ces températures sont par ailleurs inductrices d'un arrêt de développement.

	Temperature °C	<i>T. maidis</i>		<i>T. buesi</i>		<i>T. embryophagum</i>	
		% ♂	% ♀	% ♂	% ♀	% ♂	% ♀
1 ^{ère} Semaine	12	34.21	65.78	35.08	64.91	0.90	99.09
	14	32.37	67.62	22.67	67.32	1.64	98.35
	15.5	25.18	78.82	22.0	77.99	1.41	98.58
	16	27.96	72.03	18.28	81.71	0.19	99.80
	20	35.46	64.53	55.71	44.28	0.22	99.77
	22	32.18	67.81	37.76	62.23	0.20	99.79
	25	29.11	70.88	50.43	49.56	0.29	99.70
	27	39.0	60.99	52.98	47.01	0.26	99.73
2 ^{ème} Semaine	12	61.76	38.23	22.58	77.41		100
	14	36.43	63.56	23.30	76.69	0.96	99.03
	15.5	78.34	21.65	68.69	31.30		100
	16	70.92	29.07	66.23	33.76	0.20	99.79
	20	82.63	17.36	89.68	10.31		100
	22	87.65	12.34	96.58	3.41	0.29	99.70
	25	88.54	11.45	84.55	15.44	0.42	99.57
	27	98.98	1.01	97.71	2.28	0.57	99.42

Tableau 24: Pourcentage de mâles et de femelles en fonction de la température et des deux semaines de ponte.

Le taux sexuel est particulièrement élevé chez les deux espèces à 15.5 et 16°C au cours de la première semaine de ponte. Il atteint même 81% chez T. buesi à 16°C.

T. embryophagum, bien que possédant une parthénogénèse thélytoque, donne cependant naissance à quelques mâles, d'autant plus nombreux que la température est plus basse.

L'analyse du taux sexuel de T. maidis et T. buesi par les respectives droites de régression établies à chaque période de ponte considérée sont elles même significatives, sauf chez T. maidis dans la 1ère semaine (tableau 25).

	Espèces	Y = bx + a	R
Première semaine	<u>T. maidis</u>	Y = -0.60x + 70.73	0.13
	<u>T. buesi</u>	Y = -4.12x + 81.55	0.56
Deuxième semaine	<u>T. maidis</u>	Y = -5.90x + 50.69	0.67
	<u>T. buesi</u>	Y = -9.64x + 74.40	0.73

Tableau 25: Droites de régression du taux sexuel en fonction de la température au cours des deux semaines de ponte. (R= coefficient de détermination).

Pour conclure, on s'aperçoit finalement que sur les trois facteurs examinés c'est essentiellement l'âge de la mère après accouplement qui a un rôle majeur sur le taux sexuel et uniquement chez T. buesi au cours de la première semaine de ponte. Cette espèce, si l'on veut en obtenir une efficacité optimale sur le terrain, devra y être introduite en coïncidence temporelle la plus parfaite possible avec son hôte.

F - HOTE NATUREL ET HOTE DE SUBSTITUTION.

Le choix de l'hôte que fait une femelle entomophage est, dans la plupart des cas une sélection du milieu alimentaire capable d'assurer un parfait développement de ses descendants jusqu'au stade imaginal (LABEYRIE, 1966). Le "consommateur" est ainsi amené à spécialiser ses formes en relation avec le "consommé" selon une exploitation lente et ménagée grâce à la réalisation d'une association intime et permanente entre les deux antagonistes (JOURDHEUIL, 1978).

Le Trichogramme est dépendant à l'état pré-imaginal, de son hôte. Les différences entre hôtes naturels et hôtes de substitution pour la multiplication en masse des Trichogrammes et leurs effets sur les parasitoïdes ont été étudiées par FLANDERS, 1935, 65; SALT, 1940; MARSTON et al. 1973;

STINNER et al. 1974; LEWIS et al. 1976.

L'empreinte de l'hôte est plus ou moins évidente sur le parasitoïde. Elle porte sur la taille, la morphologie, la durée du développement, le comportement du parasitoïde. Elle va influencer la fécondité, la longévité et la vigueur (FLANDERS, 1935; BARBER, 1937; SALT, 1937 et 40; QUEDNAU, 1957; TAWFIK, 1957; MASLENNIKOVA, 1961; PUTLER, 1961; WYLIE, 1962, 64 et 65). Cette influence peut être régulée par l'âge de l'hôte (PETERSON, 1930; GRANGE, 1964; NOBLE et al. 1966; WYLIE, 1962, 63 et 64; CHABORA et al. 1966; TAYLOR et al. 1971).

Même la résistance physique du chorion peut affecter la reproduction du Trichogramme (SALT, 1938; SCHMIDT, 1970; TAYLOR et al. 1971). Enfin, la densité hôte-parasite, par la compétition alimentaire qu'elle entraîne, peut modifier la sex-ratio des parasites produits (KFIR, 1981).

Dans le cadre de notre étude sur les potentialités parasitaires des trois espèces de Trichogrammes choisies on pouvait se demander quel impact pouvait présenter l'hôte de substitution, E. kuehniella, par rapport à l'hôte naturel de chacun de ces parasitoïdes. En effet, ces parasitoïdes au cours de leur production massive, subissent un grand nombre de générations sur la Pyrale de la farine, ce qui peut se traduire par une nouvelle adaptation à un milieu trophique et cellulaire fort différent de celui qui leur est naturel.

1°- Effet de l'hôte sur la capacité parasitaire en fonction des générations passées sur l'hôte naturel.

a) Cas de T. buesi

Les résultats représentés dans le tableau 26 et la figure 24 montrent qu'un seul passage sur l'hôte naturel (M. brassicae) ne modifie pas la capacité parasitaire de T. buesi élevé sur E. kuehniella. Par contre, les descendants issus de cette nouvelle génération, que ce soit en présence de l'hôte naturel ou de substitution, voient cette activité parasitaire diminuer de moitié. Cet effet se renforce après une deuxième génération sur l'hôte naturel mais s'atténue lorsque l'on revient, au cours d'une nouvelle génération, sur l'hôte de substitution.

La capacité parasitaire initiale est retrouvée sur l'hôte de substitution d'autant plus rapidement que le nombre de passages sur l'hôte naturel est plus important : au bout de la 3^{ème} génération, après 1 passage

sur *M. brassicae*, de la 2^{ème} génération après deux passages et au bout de la 1^{ère} génération après 3 passages sur l'hôte naturel.

		Génération sur <i>M. brassicae</i>					
		F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	
<i>M. brassicae</i>	n	30	30	28	29	30	
	\bar{x}	60.56	31.10	24.89	55.89	76.80	
	σ	14.73	9.71	8.72	8.72	23.27	
	V.E.	224.52	97.61	78.98	561.02	214.09	
Génération sur <i>E. kuehniella</i>	F ₁	n	30	29	30	30	30
		\bar{x}	35.60	45.24	70.86	64.13	64.36
		σ	8.85	12.89	14.84	12.81	13.88
		V.E.	81.16	172.33	228.05	169.77	199.41
	F ₂	n	28	30	30	30	27
		\bar{x}	49.92	80.40	66.13	59.83	86.96
		σ	14.92	15.71	16.30	14.53	13.62
		V.E.	230.95	255.62	275.08	218.62	192.88
	F ₃	n	30	30	30	29	30
		\bar{x}	75.96	59.70	58.40	83.20	82.03
		σ	10.91	15.65	16.08	14.03	16.80
		V.E.	123.13	253.52	267.48	204.02	292.30
	F ₄	n	30	30	30	30	30
		\bar{x}	65.70	56.70	81.80	83.0	76.83
		σ	14.08	16.49	18.61	13.29	11.80
		V.E.	205.32	281.32	358.37	182.75	144.07
	F ₅	n	30	29	30	29	30
		\bar{x}	61.53	82.51	91.16	85.24	81.33
		σ	16.53	14.21	11.20	9.66	14.95
		V.E.	282.87	209.25	129.79	96.83	231.33

Tableau 26: Capacité parasitaire de *T. buesi* en fonction du nombre de générations passées sur *M. brassicae* et *E. kuehniella*. (n= nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart type, V.E. = variance estimée de la populations).

Cette capacité est approximativement comparable au cours des 3 générations successives sur l'hôte de substitution jusqu'au 3^{ème} passage sur l'hôte naturel. Elle se maintient ainsi seulement 2 générations puis 1 seule, sur l'hôte de substitution, respectivement après 4 et 5 passages sur l'hôte naturel. Après ces générations sur l'hôte de substitution, la capacité parasitaire redevient comparable à celle de départ, puis se renforce et ce gain est de l'ordre de 25%.

Nombre
d'oeufs
noirs

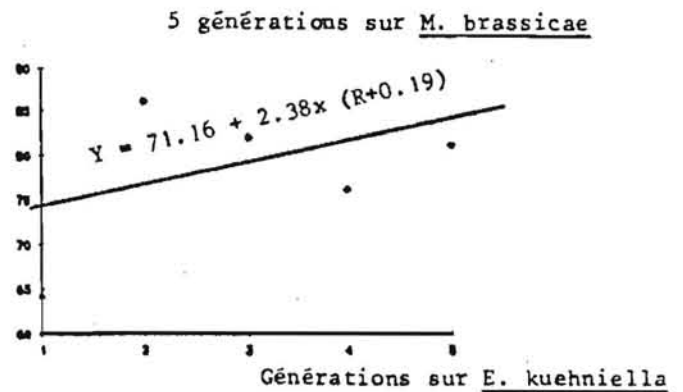
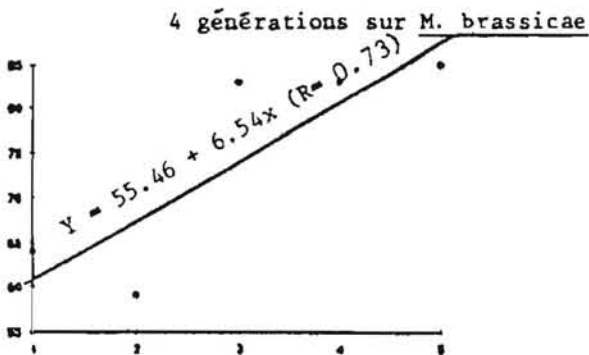
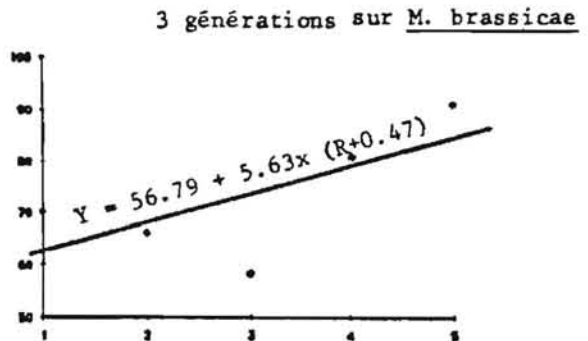
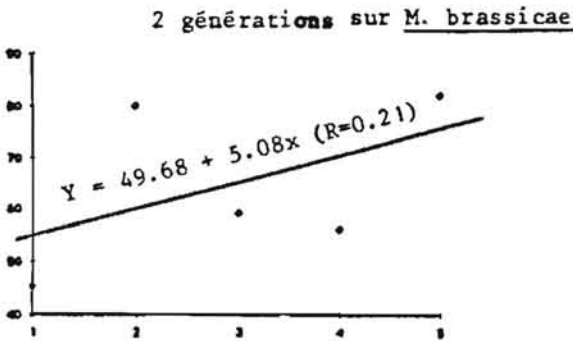
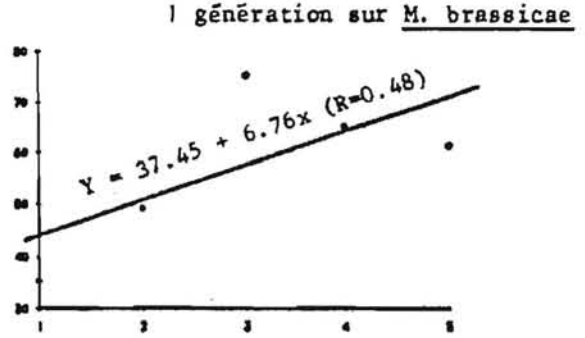
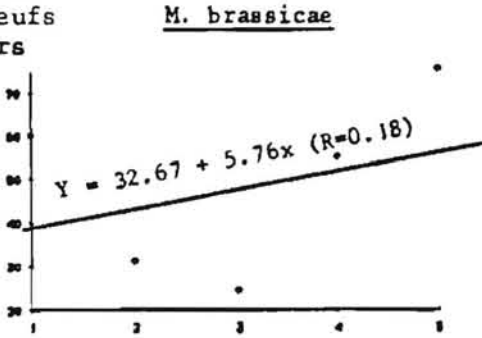


Figure 24: Droites de régression de la variation de la capacité parasitaire de T. buesi en fonction du nombre de générations passées sur M. brassicae et E. kuehniella, établies pour chaque durée de passage sur l'hôte naturel. (R= coefficient de détermination).

Ces relations ne sont pas linéaires (figure 24) sauf pour le cas de 4 passages sur l'hôte naturel où la droite de régression, en fonction du nombre de générations qui se succèdent sur E. kuehniella, est significative (R=0.73).

Nous donnons ci-après la valeur du test "F" calculé de l'analyse de variance à 1 facteur réalisée sur la variation de l'activité parasitaire en fonction des diverses générations passées sur l'un ou l'autre hôte:

- 1- cas des 5 générations successives sur M. brassicae .. 57.69
- 2- cas des 5 générations successives sur E. kuehniella précédées:
 - a) par 1 génération sur M. brassicae 38.9
 - b) par 2 " " " 32.1
 - c) par 3 " " " 19.9
 - d) par 4 " " " 24.8
 - e) par 5 " " " 10.1
- 3- cas de l'action de 1, 2, 3, 4 et 5 générations passées sur M. brassicae:
 - a) sur la 1ère génération d'E. kuehniella 39.0
 - b) sur la 2ème " " 27.1
 - c) sur la 3ème " " 18.8
 - d) sur la 4ème " " 16.3
 - e) sur la 5ème " " 19.6

On voit qu le "F" tabulé (3.47, à 1%) est dans tous les cas inférieur au "F" calculé, le facteur hôte joue donc dans toutes les situations examinées.

Nous avons effectué également un test "t" de comparaison des moyennes entre les populations ayant subi 1 à 5 passages sur l'hôte naturel, sans retour sur l'hôte de substitution et sur les populations successives sur l'hôte de substitution après 1 à 5 passages sur l'hôte naturel (tableau 27). Dans le premier cas, comme on pouvait s'y attendre, il n'y a pas de différence significative entre la 1ère et la 4ème génération puisque c'est à partir de cette dernière que la capacité parasitaire est à nouveau celle du départ. Dans le second cas, il n'existe pas de différence significative entre les populations ayant bénéficié d'un effet hôte (4 à 5 passages).

M. brassicae

F ₂	8.99 ***			
F ₃	11.11 ***	2.51 *		
F ₄	0.09	5.21 ***	6.58 ***	
F ₅	4.24 ***	4.17 ***	16.45 ***	4.06 ***
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

1 génération sur
M. brassicae

F ₂	4.32 ***			
F ₃	15.46 ***	7.40 ***		
F ₄	9.74 ***	4.06 ***	3.10 **	
F ₅	7.44 ***	2.76 **	3.92 ***	1.03
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

2 générations sur
M. brassicae

F ₂	9.24 ***			
F ₃	3.85 ***	5.02 ***		
F ₄	2.92 **	5.60 ***	0.71	
F ₅	10.27 ***	0.52	5.76 ***	6.33 ***
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

3 générations sur
M. brassicae

F ₂	1.15			
F ₃	3.06 **	1.81		
F ₄	2.47 *	3.41 ***	5.12 ***	
F ₅	5.87 ***	6.81 ***	9.00 ***	2.32 *
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

4 générations sur
M. brassicae

F ₂	1.19			
F ₃	5.35 ***	6.17 ***		
F ₄	5.50 ***	6.33 ***	0.05	
F ₅	7.03 ***	7.79 ***	0.63	0.07
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

5 générations sur
M. brassicae

F ₂	6.08 ***			
F ₃	4.36 ***	1.19		
F ₄	3.68 ***	2.93 **	1.36	
F ₅	4.47 ***	1.46	0.16	1.27
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

Tableau 27: Test "t" de la variation de la capacité parasitaire de T. buesi au cours de cinq générations sur M. brassicae et retour après chaque passage sur E. kuehniella pendant cinq générations. (*** = haut. signif. à 1/1000, ** = signif. à 1%, * = signif. à 5%).

1) Hétérogénéité de la capacité parasitaire selon les individus.

Dans chacune des populations ayant subi 1 à 5 passages sur l'hôte naturel, sans retour sur l'hôte de substitution, nous avons regroupé les femelles en classes de capacité parasitaire. On s'aperçoit, par un test " χ^2 " (tableau 28) que la dispersion de la capacité parasitaire la plus faible est observée pour le cas du 2ème passage sur M. brassicae (figure 25). Ce n'est que lors des passages ultérieurs que l'on retrouve la variabilité de la capacité parasitaire au sein des populations, caractère généralement recherché dans les populations naturelles d'entomophages.

Génération sur <u>M. brassicae</u>					
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅
Moyenne	60.56	31.10	24.89	55.89	76.80
test χ^2	79.55	16.99	31.78	113.74	103.91

Tableau 28: Analyse de la distribution de la capacité parasitaire de T. buesi par le test " χ^2 " en fonction du nombre de passages sur M. brassicae. (quand la moyenne est supérieure à " χ^2 " la distribution est normale).

b) Cas de T. embryophagum.

Cette espèce (tableau 29) se comporte différemment de T. buesi. Elle s'adapte relativement mal à l'hôte naturel (G. molesta) comparé à ses potentialités manifestées sur l'hôte de substitution. Ceci n'implique pas qu'elle soit moins efficace sur l'hôte naturel mais qu'il faudra tenir compte de ce facteur de réduction de la capacité parasitaire lors des lâchers de cette espèce en verger de pêchers.

Les droites de régression (tableau 30) établies en fonction du nombre de passages sur l'hôte naturel ne sont pas significatives. On voit par ailleurs que les générations successives de retour sur l'hôte de substitution se traduisent par une diminution de la capacité parasitaire après les 1ères et 3ème générations sur l'hôte naturel et inversement par une augmentation de cette capacité parasitaire après les 4ème et 5ème passages sur l'hôte naturel.

Génération sur
M. brassicae

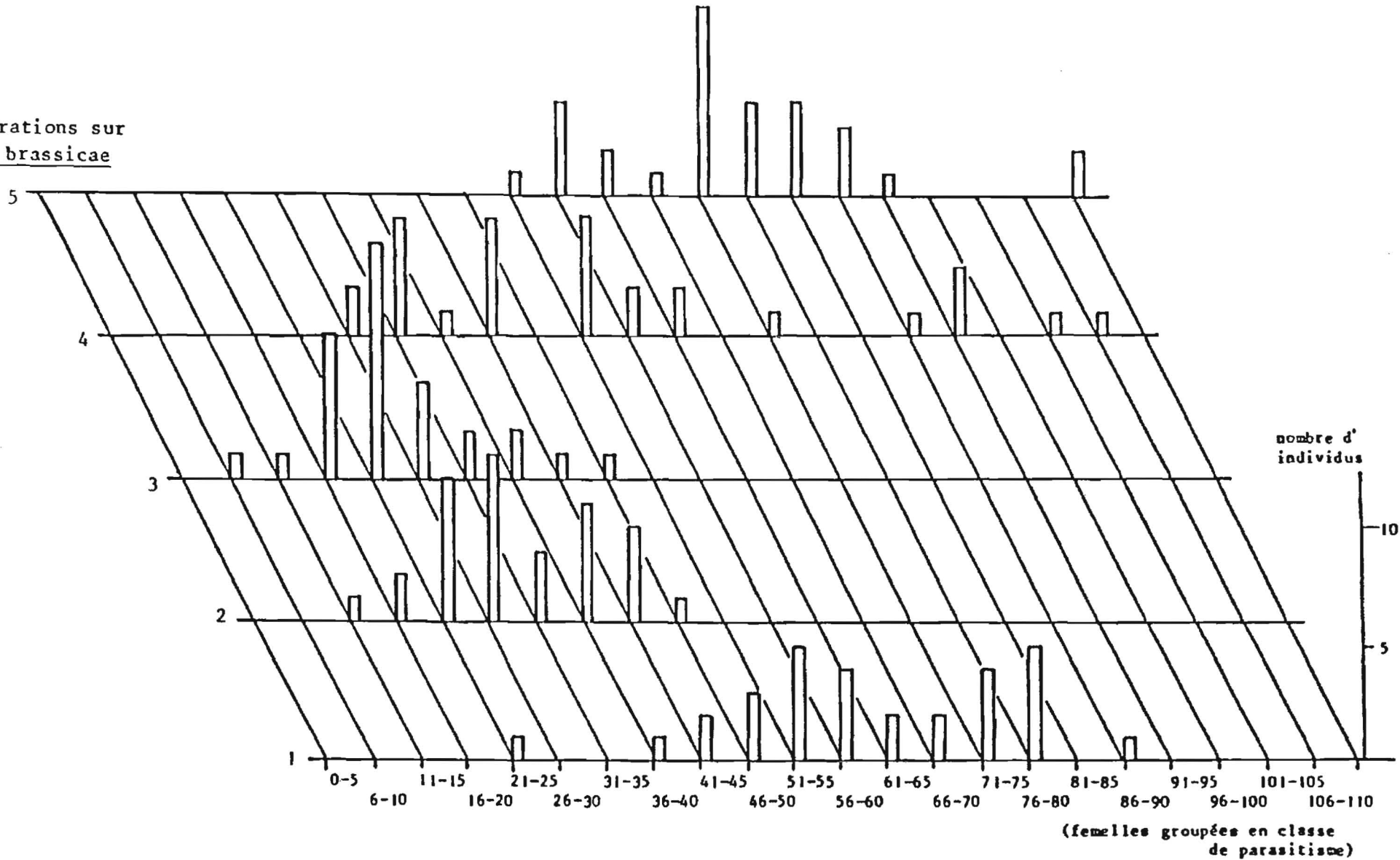


Figure 25: Distribution de la capacité parasitaire de T. buesi selon les femelles groupées en classes en fonction de la génération passée sur M. brassicae.

			Génération sur <i>G. molesta</i>				
			F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅
<i>G. molesta</i>	n		30	30	30	30	29
	\bar{x}		38.0	67.23	39.56	55.63	42.62
	σ		8.69	7.44	11.89	12.81	10.67
	V.E.		78.13	57.35	146.46	169.75	117.95
Génération sur <i>E. kuehniella</i>	F ₁	n	30	29	28	30	30
		\bar{x}	72.16	52.96	58.50	55.46	36.43
		σ	10.93	6.88	8.10	9.85	8.32
		V.E.	123.72	49.10	68.18	100.53	71.70
	F ₂	n	30	29	30	30	30
		\bar{x}	73.33	65.48	67.73	51.10	60.16
		σ	12.58	12.27	9.43	6.56	10.82
		V.E.	163.95	155.97	91.99	44.57	121.24
	F ₃	n	30	30	30	30	30
		\bar{x}	58.86	68.76	60.76	58.50	67.20
		σ	9.13	7.81	9.63	9.66	10.27
		V.E.	86.39	63.15	95.97	96.67	109.20
	F ₄	n	30	30	30	30	30
		\bar{x}	62.06	56.03	59.36	59.36	63.06
		σ	7.46	10.35	9.82	9.27	8.60
		V.E.	57.65	110.86	99.82	88.92	76.54
	F ₅	n	30	30	30	30	30
		\bar{x}	61.70	67.20	57.53	59.36	64.46
		σ	12.03	12.29	9.33	10.10	9.31
		V.E.	149.94	156.44	90.18	105.55	89.77

Tableau 29: Capacité parasitaire de *T. embryophagum* en fonction du nombre de générations passées sur *G. molesta* et *E. kuehniella*. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart-type et V.E. = variance estimée de la population).

Droite de régression		Y = a + b x	R
populations successives sur <i>Gnapholita molesta</i>		Y = 49.4 + 0.28 x	0.0012
Populations successives sur <i>E. kuehniella</i> après n passages sur <i>G. molesta</i>	1	Y = -3.22 x + 75.28	0.59
	2	Y = 56.38 + 1.9 x	0.18
	3	Y = -1.03 x + 63.87	0.16
	4	Y = 51.94 + 1.61 x	0.51
	5	Y = 40.57 + 5.9 x	0.56

Tableau 30: Droites de régression de la capacité parasitaire de *T. embryophagum* en fonction du nombre de générations passées sur un des hôtes. (R = coefficient de détermination).

On remarque également que plus T. embryophagum passe de générations sur G. molesta plus sa capacité parasitaire est perturbée sur l'hôte de substitution, au moins au cours des deux premières générations de retour après chaque passage sur l'hôte naturel, comme l'indiquent les droites de régression du tableau de la figure 26.

La comparaison des moyennes deux à deux par le test "t", comme nous l'avions fait pour T. buesi, met à nouveau en évidence la forte perturbation de la capacité parasitaire lors du passage sur E. kuehniella après cinq générations passées sur G. molesta ("t" hautement significatif entre la moyenne de cette génération et celles des populations successives sur l'hôte de substitution, tableau 31). Ce même test souligne également ce que le tableau 29 nous a déjà révélé, c'est à dire que jusqu'au 3ème passage sur l'hôte naturel, la capacité parasitaire décroît au fur et à mesure des générations successives, alors qu'elle va en croissant de manière significative à partir du 4ème passage.

Nous donnons, comme pour T. buesi, les résultats de l'analyse de variance à 1 facteur établie successivement, sur les générations issues uniquement de l'hôte naturel, sur les populations correspondant aux différents passages sur l'hôte naturel après 1 à 5 générations successives sur E. kuehniella et enfin sur les populations correspondant aux populations successives sur E. kuehniella après 1 à 5 passages sur G. molesta.

- 1- cas des 5 générations successives sur G. molesta 41.1
- 2- cas des 5 générations successives sur E. kuehniella précédées:
 - a) par 1 génération sur G. molesta 11.3
 - b) par 2 " " " 13.9
 - c) par 3 " " " 5.5
 - d) par 4 " " " 4.3
 - e) par 5 " " " 49.7
- 3- cas de l'action de 1, 2, 3, 4 et 5 générations passées sur G. molesta:
 - a) sur la 1ère génération d'E. kuehniella 59.1
 - b) sur la 2ème " " 18.4
 - c) sur la 3ème " " 7.7
 - d) sur la 4ème " " 2.6
 - e) sur la 5ème " " 3.8

NOMBRE D'ŒUFS NOIRS

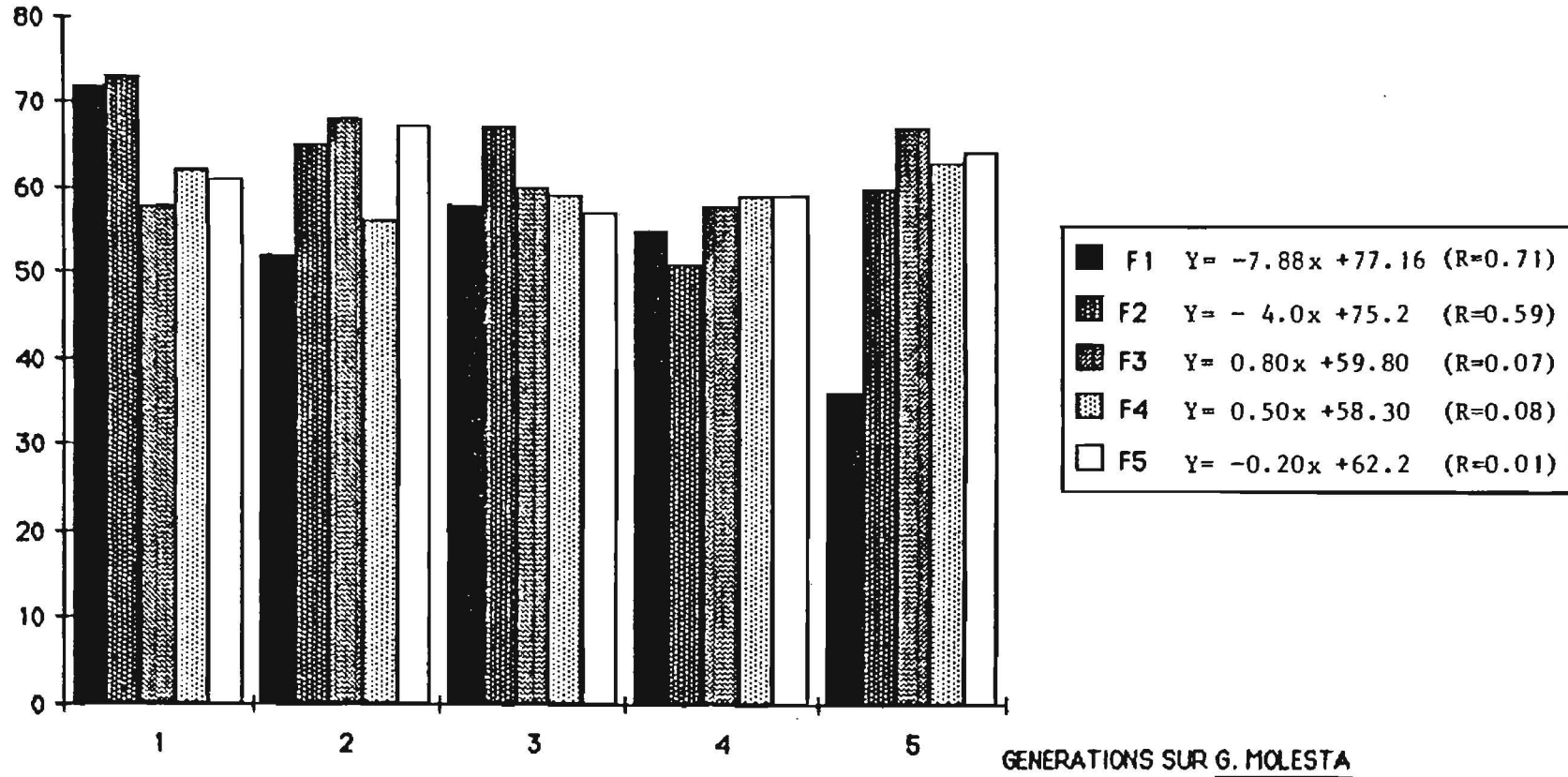


Figure 26: Nombre d'oeufs noirs en fonction des générations sur l'hôte naturel et droites de régression de la variation de la capacité parasitaire de *T. embryophagum* sur *E. kuehniella* au cours des cinq premières générations passées sur cet hôte.

F ₂	13.75 ***	G. molesta		
F ₃	0.57	10.61 ***		
F ₄	6.13 ***	4.21 ***	4.94 ***	
F ₅	1.78	10.06 ***	1.02	4.17 ***
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

F ₂	0.37	1 génération sur G. molesta		
F ₃	5.02 ***	5.0 ***		
F ₄	4.10 ***	4.14 ***	1.46	
F ₅	3.46 ***	3.59 ***	1.01	0.13
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

F ₂	4.70 ***	2 générations sur G. molesta		
F ₃	8.10 ***	1.19		
F ₄	1.32	3.13 **	5.28 ***	
F ₅	5.41 ***	0.52	0.57	3.74 ***
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

F ₂	3.93 ***	3 générations sur G. molesta		
F ₃	0.95	2.78 **		
F ₄	0.35	3.31 ***	0.54	
F ₅	0.41	4.13 ***	1.29	0.72
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

F ₂	1.98 **	4 générations sur G. molesta		
F ₃	1.18	3.41 ***		
F ₄	1.55	3.91 ***	0.34	
F ₅	1.48	3.69 ***	0.33	0.0
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

F ₂	9.35 ***	5 générations sur G. molesta		
F ₃	12.53 ***	2.54 *		
F ₄	11.97 ***	1.12	1.66	
F ₅	12.08 ***	1.61	1.06	0.59
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄

Tableau 31: Comparaison par le test "t" des moyennes de la capacité parasitaire de T. embryophagum au cours de cinq générations passées sur G. molesta avec retour, après chaque passage sur E. kuehniella durant cinq générations. (*** = Haut. signif. à 1/1000, ** = signif à 1% et * = signif. à 5%).

La valeur de "F" tabulé au seuil de 1% est de 3.47 et de 2.43 au seuil de 5%. Comme chez T. buesi le test "F" est significatif. Il y a donc bien influence du facteur hôte sur la capacité parasitaire de T. embryophagum dans tous les cas examinés.

1) HÉTÉROGÉNÉITÉ de la capacité parasitaire selon les individus.

Chez cette espèce, c'est à la suite des trois premiers passages sur l'hôte naturel (au lieu du 2ème chez T. buesi) qu'il y a regroupement de la capacité parasitaire (test " χ^2 ") figure 27, tableau 32.

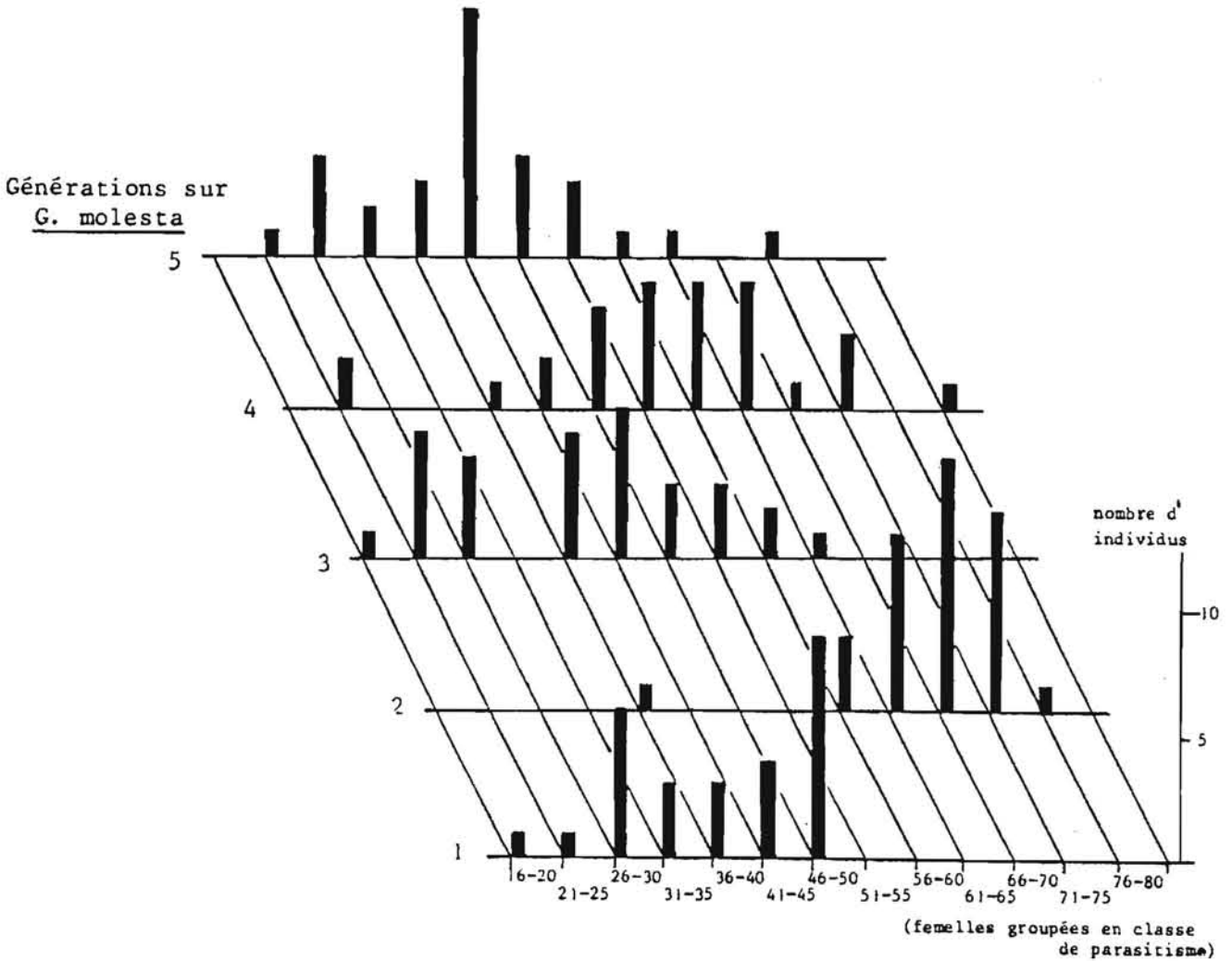


Figure 27: Distribution de la capacité parasitaire de T. embryophagum selon les femelles groupées en classes en fonction de la génération passée sur G. molesta.

	Génération sur <i>G. molesta</i>				
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅
Moyenne	38.0	67.23	39.56	55.63	42.62
test χ^2	10.61	34.12	35.17	65.98	54.32

Tableau 32: Analyse de la distribution de la capacité parasitaire de *T. embryophagum* par le test " χ^2 " en fonction du nombre de générations sur *G. molesta*. (quand la moyenne est supérieure au " χ^2 " la distribution est normale) .

c) Cas de *T. maidis*.

Malgré le manque de données disponibles pour cet essai, on retrouve chez *T. maidis*, les tendances déjà observées chez les deux autres espèces: une baisse de la capacité parasitaire lors du passage de l'hôte de substitution à l'hôte naturel puis, au fur et à mesure des générations sur cet hôte naturel, un accroissement de la capacité parasitaire qui dépasse celle caractérisant l'espèce sur son hôte de substitution (tableau 33).

On constate également après le deuxième passage sur l'hôte naturel, un gain considérable de la capacité parasitaire (25%) au cours des générations successives déroulées sur *E. kuehniella* mais, contrairement aux deux autres espèces, cet effet bénéfique se perd après le 3ème passage sur l'hôte naturel. En dehors de cet aspect, il n'est pas constaté de différences significatives entre les diverses populations (tableau 34), si ce n'est celle correspondant au 2ème passage sur *O. nubilalis*, suivi de 3 générations sur *E. kuehniella* comme le montre le test "t".

Les droites de régression établies en fonction des générations successives sur *E. kuehniella* après n passages sur *O. nubilalis* sont, elles même, non significatives (tableau 35).

Pour conclure, le changement brutal de l'hôte de substitution à l'hôte naturel altère, quelle que soit l'espèce considérée, la capacité parasitaire. Tout se passe comme si la progéniture avait besoin d'éléments "trouvés par la mère au cours de son développement" (niveau nutritionnel ou de défense de l'organisme ?).

La succession de générations sur l'hôte naturel réajuste progressivement cette capacité parasitaire, parfois mal (c'est le cas de *T. embryophagum* sur *G. molesta*), parfois, au contraire, de manière avantageuse, *T. buesi* prenant, après cinq générations, une capacité parasitaire supérieure sur

			Génération sur <i>O. nubilalis</i>		
			F ₁	F ₂	F ₃
<i>O. nubilalis</i>	n		27		28
	\bar{x}		47.92		83.17
	σ		21.15		18.30
	V.E.		464.68		347.33
Génération sur <i>E. kuehniella</i>	F ₁	n		29	28
		\bar{x}		85.93	75.21
		σ		17.25	21.83
		V.E.		308.20	494.54
	F ₂	n	29	27	29
		\bar{x}	65.68	80.51	64.17
		σ	15.09	16.26	24.59
		V.E.	236.15	274.72	626.43
	F ₃	n	29	30	30
		\bar{x}	60.86	85.70	64.56
		σ	17.73	17.06	17.03
		V.E.	325.90	301.11	300.11
	F ₄	n	28	30	28
		\bar{x}	62.64	60.76	72.25
		σ	17.63	17.60	24.17
		V.E.	322.68	320.59	606.04
	F ₅	n	28	28	30
		\bar{x}	62.03	80.21	71.90
		σ	17.38	16.56	26.91
		V.E.	313.29	284.39	749.54

Tableau 33: Capacité parasitaire de *T. maidis* en fonction du nombre de générations passées sur *O. nubilalis* et *E. kuehniella*. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart-type et V. E. = variance estimée de la population).

M. brassicae par rapport à celle de l'hôte de substitution.

Cette nécessité de passages multiples sur l'hôte naturel a également été signalée par MONIER, 1983, pour deux espèces *T. principium* SUGON-JAEF et SOROKINA et *T. rhenana* VOEGELE et RUSSO.

Cette mauvaise adaptation de *T. embryophagum* se maintient même après un passage de retour sur l'hôte de substitution, contrairement aux deux autres espèces qui voient renforcer leur activité parasitaire dès la 2ème génération passée sur *E. kuehniella*.

1 génération sur <u>O. nubilalis</u>			
F ₃	1.09		
F ₄	0.68	0.37	
F ₅	0.83	0.24	1.27
	F ₂	F ₃	F ₄

2 générations sur <u>O. nubilalis</u>			
F ₂	1.18		
F ₃	0.50	1.15	
F ₄	5.45 ***	4.32 ***	5.47 ***
F ₅	1.25	0.06	1.22
	F ₁	F ₂	F ₃
			F ₄

3 générations sur <u>O. nubilalis</u>			
F ₂	1.76		
F ₃	2.02 *	0.69	
F ₄	0.47	1.22	1.36
F ₅	0.50	1.13	1.24
	F ₁	F ₂	F ₃
			F ₄

Tableau 34: Comparaison par le test "t" des moyennes de la capacité parasitaire de T. maidis sur l'hôte de substitution après chaque passage sur O. nubilalis. (*** = haut. signif. à 1/1000 et * = signif. à 5%).

		Y = bx + a	R
Génération successive sur <u>E. kuehniella</u> après n passages sur <u>O. nubilalis</u>	1	Y = 0.90x + 65.10	0.33
	2	Y = -3.12x + 87.98	0.23
	3	Y = 0.15x + 69.18	0.002

Tableau 35: Droites de régression de la capacité parasitaire de T. maidis en fonction du nombre de passages sur O. nubilalis et des générations successives sur E. kuehniella. (R= coefficient de détermination).

MONIER, 1983 a par ailleurs montré que dans le cas de passages successifs sur noctuelles l'effet était bénéfique alors qu'il était négatif sur tordeuses, toujours par rapport au même hôte de substitution. En ce qui concerne les tordeuses la résistance mécanique trop importante du chorion de leurs oeufs à la tarière des Trichogrammes, comme nous le verrons plus loin, peut expliquer un tel résultat. Des études complémentaires permettraient de connaître aussi si de tels effets sont liés qualitativement et quantitativement au vitellus de l'oeuf de la tordeuse.

QUATRIEME PARTIE: ETHOLOGIE.

ETHOLOGIE

A - PHOTOTROPISME ET MOBILITE.

La découverte de l'hôte fait appel à des stimuli variables selon les espèces. Si de nombreux travaux ont été réalisés sur ces derniers, émanant de l'hôte lui-même, (PICARD, 1921; ULLYETT, 1936; WILLIAMS, 1951; EDWARDS, 1954; VAN DEN ASSEN et al. 1958; RYAN et al. 1962; KLINK, 1964; VINSON et al. 1965; HSIAO et al. 1966; VINSON, 1967; SPRADBERY, 1970; CARTON, 1971 et 74), peu de chercheurs ont abordé, dans le cas des Trichogrammes, les stimuli émanant de l'environnement où se situe l'hôte. Or, selon SALT (1933), les parasites seraient souvent beaucoup plus sensibles, tout au moins dans une première étape, aux caractéristiques de l'environnement de l'hôte qu'à l'hôte lui-même. Un cas évident est celui des Tachinaires de la tribu des Salmacinae qui pondent leurs oeufs sur les plantes dont se nourrit l'hôte (HAWLITZKY, 1969).

De nombreux parasites sont attirés par l'odeur de la plante sur laquelle se développe l'hôte (CUSHNAN, 1926; THORPE et al. 1937; THORPE et al. 1938; MONTEITH, 1955; NISHIDA, 1956; ARTHUR, 1962). La présence d'autres plantes dans le biotope est susceptible de masquer localement cette odeur et de permettre ainsi à une partie de la population hôte d'échapper au parasitisme (MONTEITH, 1960).

Il y a lieu enfin de signaler également les travaux récents de NORDLUND et al. 1984 et 85 qui montrent que T. pretiosum répond aux synomones émises par la tomate alors que la même espèce est indifférente à celles du maïs.

Dans cet environnement, la lumière est l'un des éléments importants souvent sous-estimé chez les oophages. Ainsi, selon les espèces, le site de l'hôte peut être localisé dans les zones d'ombre ou, au contraire dans les zones bien éclairées.

Nous avons recherché l'action du phototropisme sur les trois espèces de Trichogrammes. Ce stimulus déclenche une activité motrice (phototaxie) qui elle-même va dépendre des conditions du milieu ambiant, de la température et de l'intensité lumineuse notamment.

1° - L'activité motrice chez les Trichogrammes.

Le déplacement s'effectue rarement en ligne droite mais selon une allure sinusoïdale (en zig-zag) rendue obligatoire à la suite du déplacement alterné des pattes, par groupe de deux chez les insectes (RACCAUD-SCHOELLER, 1980). Les réponses des individus à la lumière par un déplacement peuvent être schématisées ainsi:

- soit nulles (type 0): les *Trichogrammes* restent immobiles,
- soit faibles (type 1): les individus ne peuvent abandonner le tube ou ils sont placés (les inhibitions n'ont pu être abordées ici),
- soit fortes (type 2): les individus quittent le tube, attirés par la lumière.

2°- Variation de la mobilité en fonction de la température.

On constate dans le tableau 36 et la figure 28 que:

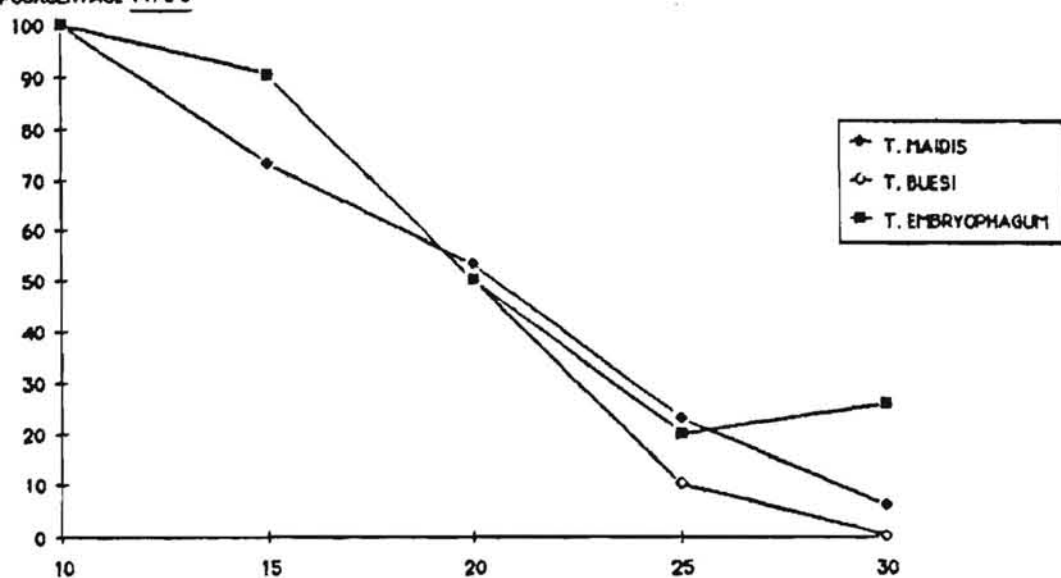
	Type de déplacement	Temperature °C				
		10	15	20	25	30
<i>T. maidis</i>	0	100.0	73.33	53.33	23.33	6.66
	1		26.66	46.66	43.33	23.33
	2				33.33	70.00
<i>T. buesi</i>	0	100.0	90.0	50.0	10.0	
	1		10.0	50.0	63.33	13.33
	2				26.66	86.66
<i>T. embryophagum</i>	0	100.0	90.0	50.0	20.0	26.66
	1		10.0	33.33	60.0	73.33
	2			16.66	20.0	

Tableau 36: Distribution en pourcentages des types de déplacement de trois espèces de *Trichogrammes* en fonction des 5 températures.

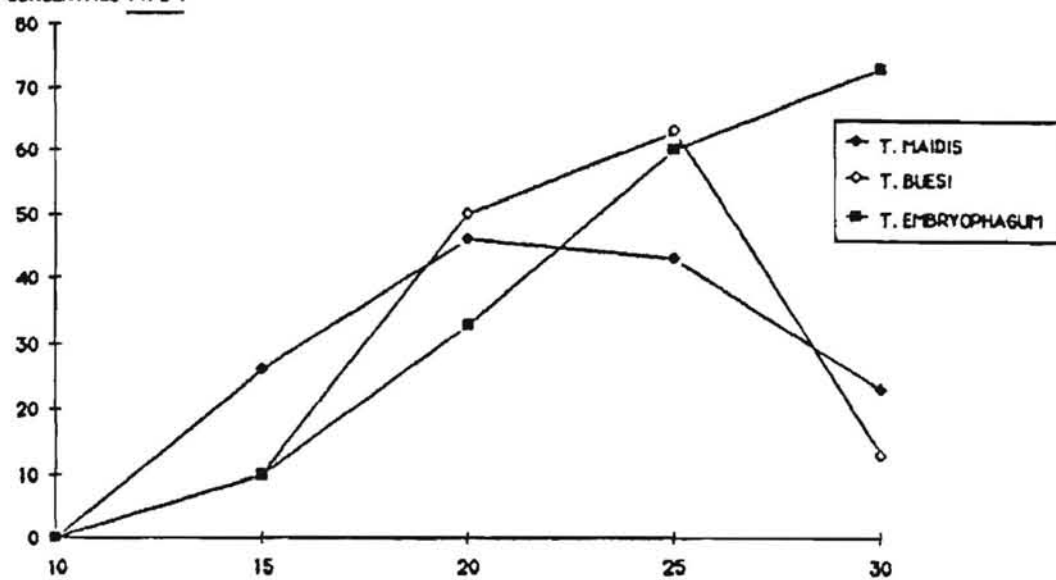
- à 10°C, chez toutes les espèces, la totalité de la population est du type 0,

- à 15°C, une fraction de ces populations, 26% chez *T. maidis* et 10% chez *T. buesi* et *T. embryophagum*, évolue vers le type 1,

POURCENTAGE TYPE 0



POURCENTAGE TYPE 1



POURCENTAGE TYPE 2

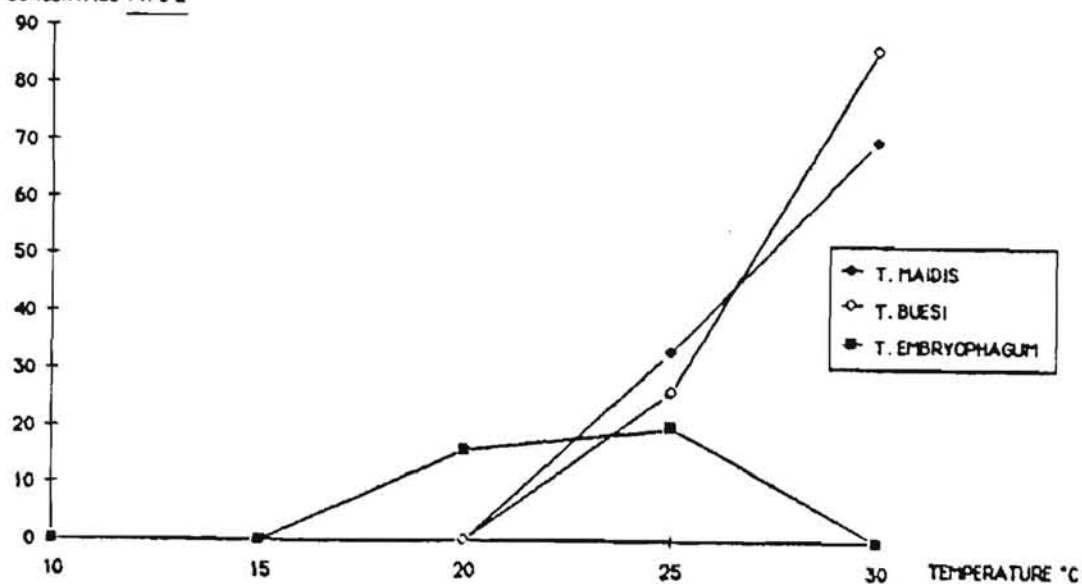


Figure 28: Pourcentage d'individus d'un type de déplacement donné en fonction des 5 températures.

- à 20°C, apparaît, mais uniquement chez T. embryophagum le type 2 (16%), bien que la moitié de la population soit encore du type 0. Chez les deux autres espèces, la population se répartit pour moitié en type 0 pour moitié en type 1,

- à 25°C, les trois types de déplacement sont présents chez toutes les espèces, le type 1 est nettement dominant.

- à 30°C, les trois espèces se distinguent: T. buesi est la seule à ne pas avoir d'individus immobiles et T. embryophagum la seule à ne pas avoir d'individus de type 2. T. buesi est l'espèce qui répond à cette température le plus intensément.

Il est possible, à l'intérieur de chacun des types de déplacement, 1 et 2, de mettre en évidence une variabilité dans les réponses des individus.

a) Individus type 1.

Si l'on classe les individus selon la distance parcourue en centimètres, on voit (figure 29) que ce classement varie avec la température,

- à 15°C, T. embryophagum est la seule espèce qui présente deux classes de fréquence,

- à 20°C, la variabilité des réponses est très élevée: T. maidis et T. embryophagum présentent une mobilité importante (36 à 40 cm) alors que la plupart des individus de T. buesi (93%) ne dépassent pas les 5 cm,

- à 25°C, les réponses des trois espèces sont à peu près comparables avec, cependant, chez T. buesi, une prépondérance des individus à se déplacer peu,

- à 30°C, la majorité des individus de T. buesi se cantonnent à des déplacements inférieurs à 6 cm. Seule, T. maidis est relativement mobile, quelques individus dépassant les 25 cm.

b) Individus type 2.

Si l'on classe cette fois les individus selon le temps en minutes qu'ils mettent à sortir du tube (figure 30):

- à 20°C, la seule espèce qui se range dans ce type, T. embryophagum, met un temps de déplacement relativement élevé de l'ordre de 6 à 10 minutes,

- à 25°C, la variabilité de réponse est importante chez les trois espèces,

Nombre d'
individus

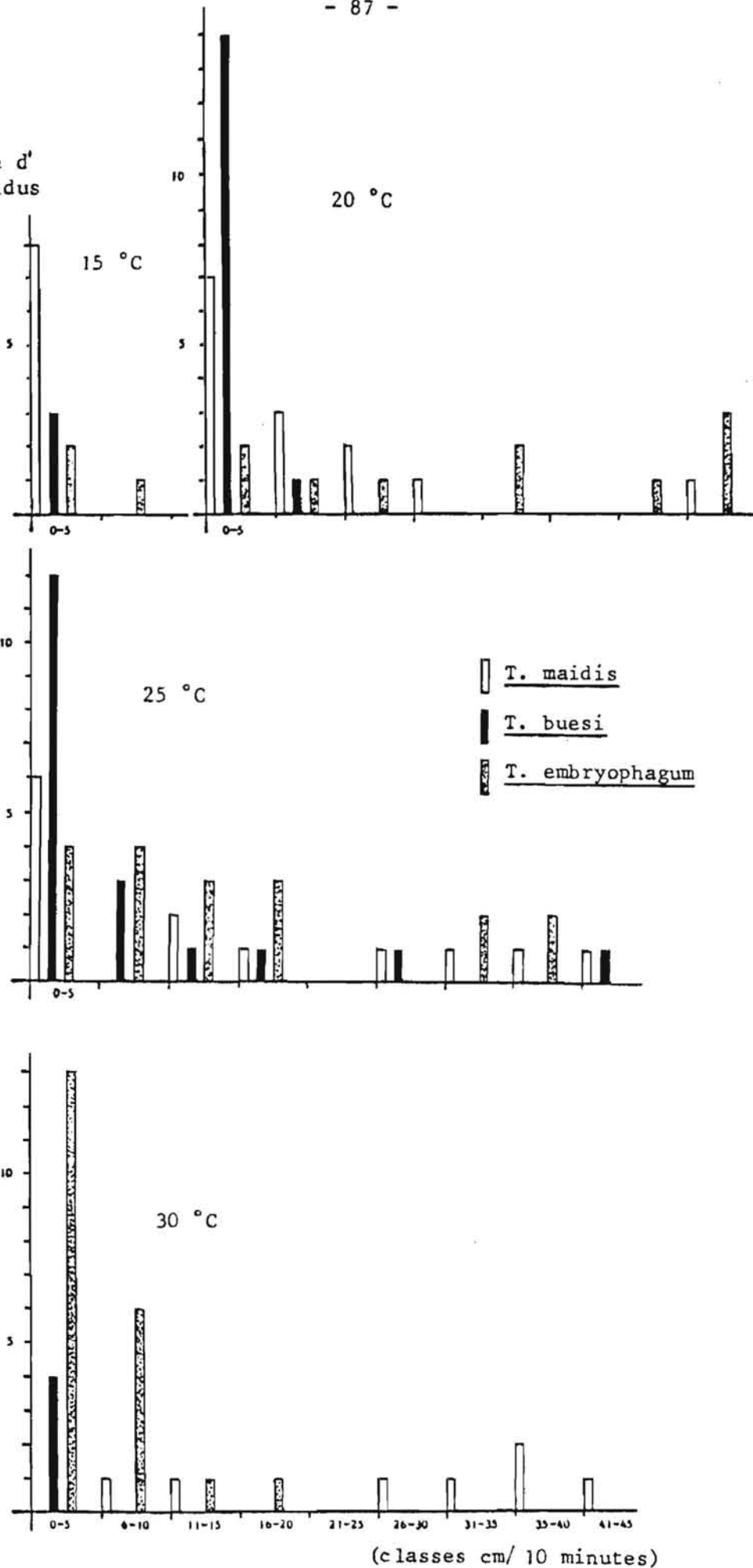


Figure 29: Distribution du déplacement des individus du type 1 par classes de fréquence (en cm/10 minutes) en fonction des 4 températures.

Nombre d'
individus

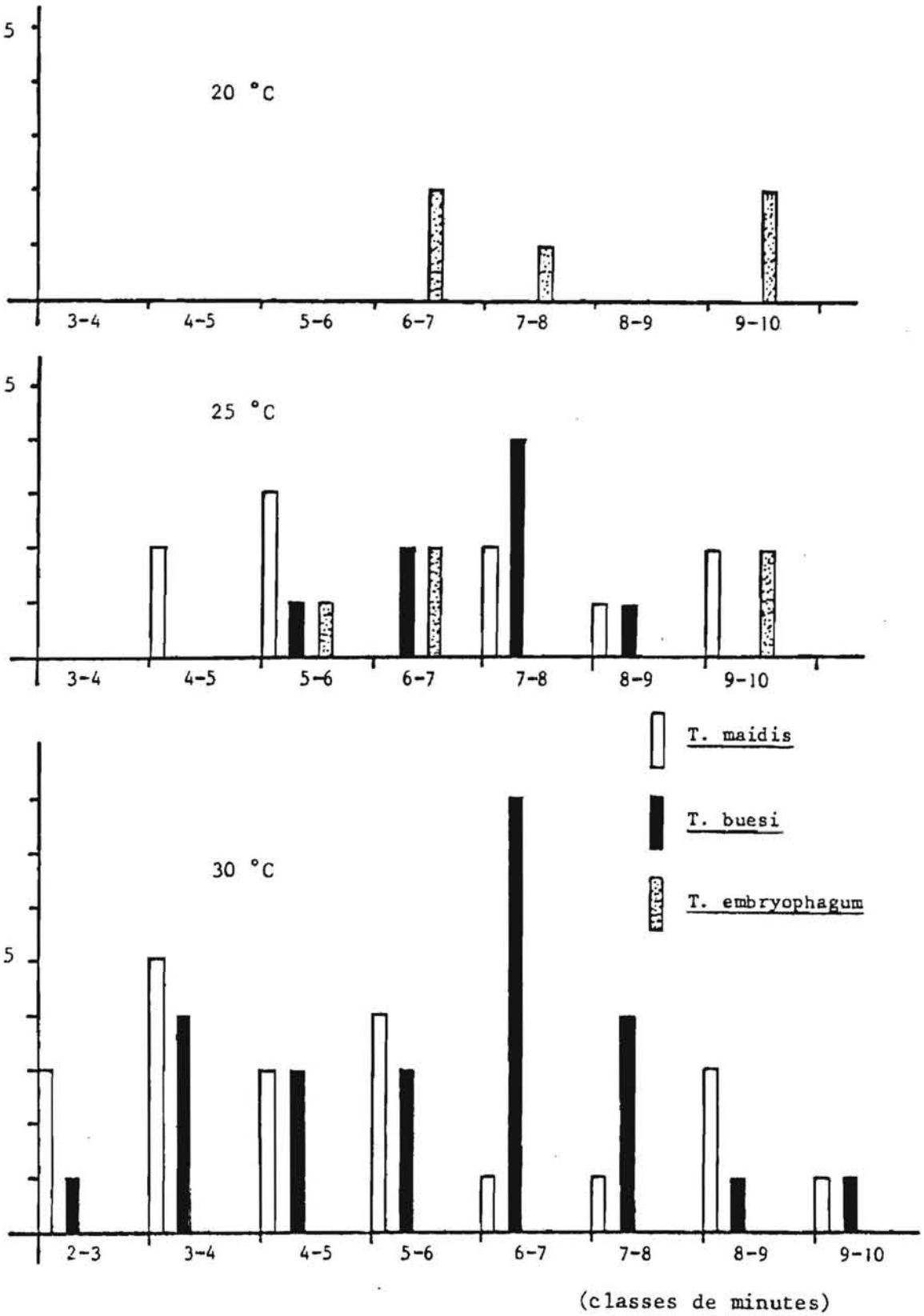


Figure 30: Distribution du déplacement des individus du type 2 par classes de fréquence (temps mis pour 50 cm) en fonction des 3 températures.

- à 30°C, comme on pouvait s'y attendre les temps de déplacement sont nettement plus courts, de l'ordre de 2 à 5 minutes. Ce fait est surtout sensible chez T. maidis. A cette température le temps mis pour franchir le tube est très variable chez les deux espèces qui présentent ce type de déplacement. Par contre T. embryophagum ne se range pas à cette température.

3°- Variabilité de la mobilité en fonction de l'intensité lumineuse.

Dans cet essai il s'agissait de connaître l'influence que pouvait avoir une variation d'intensité lumineuse de 430 à 1380 Lumens sur la sortie des individus se trouvant dans des tubes maintenus dans le noir. Nous rappelons que nous avons opéré à 25°C et sur des imagos âgés de 1 à 168 heures. Par convention, nous diviserons les réponses en type 1 (le Trichogramme ne quitte pas le tube) et en type 2 (le Trichogramme sort du tube). Le temps limité de l'observation a été de 10 minutes.

a) Examen de l'intervalle de confiance de nos échantillons.

Si on examine les différents pourcentages de réponses observés (tableau 37) à partir de chacun de nos échantillons de 30 Trichogrammes et que l'on calcule pour chacun l'écart réduit, on constate, (tableau 38), que la dimension de l'échantillon nous donne une bonne approximation du pourcentage (intervalle de confiance supérieur à 72%).

% observés		écart réduit	intervalle de confiance
0.033	0.966	3.03	0
0.066	0.933	2.22	2 - 3
0.10	0.90	1.81	7 - 8
0.133	0.866	1.61	10 - 11
0.166	0.833	1.47	13 - 14
0.20	0.80	1.37	17 - 18
0.233	0.766	1.29	19 - 20
0.266	0.733	1.25	21 - 22
0.30	0.70	1.19	23 - 24
0.333	0.666	1.16	24 - 25
0.366	0.633	1.13	25 - 26
0.40	0.60	1.12	26 - 27
0.433	0.566	1.11	26 - 27
0.466	0.533	1.09	27 - 28
0.50	0.50	1.09	27 - 28

Tableau 38: Examen de l'intervalle de confiance des échantillons.

Age (heures)	(1) Inten- sité de lumière	<i>T. meridie</i>		<i>T. buesi</i>		<i>T. embryophagum</i>	
		Type 1	Type 2	Type 1	Type 2	Type 1	Type 2
<24	430	7 (23.3)	23 (76.6)	26 (86.6)	4 (13.3)	15 (50.0)	15 (50.0)
	730	8 (26.6)	22 (73.3)	23 (76.6)	7 (23.3)	16 (53.3)	14 (46.6)
	960	4 (13.3)	26 (86.6)	21 (70.0)	9 (30.0)	2 (6.6)	28 (93.3)
	1380	11 (36.6)	19 (63.3)	21 (70.0)	9 (30.0)	2 (6.6)	28 (93.3)
>24 <48	430	1 (3.3)	29 (96.6)	19 (63.3)	11 (36.6)	1 (3.3)	29 (96.6)
	730	3 (10.0)	27 (90.0)	23 (76.6)	7 (23.3)	0	30 (100)
	960	4 (13.3)	26 (86.6)	16 (53.3)	14 (46.6)	1 (3.3)	29 (96.6)
	1380	6 (20.0)	24 (80.0)	18 (60.0)	12 (40.0)	3 (10.0)	27 (90.0)
>48 <72	430	6 (20.0)	24 (80.0)	11 (36.6)	19 (63.3)	8 (26.6)	22 (73.3)
	730	4 (13.3)	26 (86.6)	11 (36.6)	19 (63.3)	11 (36.6)	19 (63.3)
	960	2 (6.6)	28 (93.3)	16 (53.3)	14 (46.6)	5 (16.6)	25 (83.3)
	1380	4 (13.3)	26 (86.6)	15 (50.0)	15 (50.0)	8 (26.6)	22 (73.3)
>72 <96	430	4 (13.3)	26 (86.6)	12 (40.0)	18 (60.0)	1 (3.3)	29 (96.6)
	730	6 (20.0)	24 (80.0)	7 (23.3)	23 (76.6)	0	30 (100)
	960	3 (10.0)	27 (90.0)	10 (33.3)	20 (66.6)	7 (23.3)	23 (76.6)
	1380	4 (13.3)	26 (86.6)	15 (50.0)	15 (50.0)	3 (10.0)	27 (90.0)
>96 <120	430	1 (3.3)	29 (96.6)	21 (70.0)	9 (30.0)	20 (66.6)	10 (33.3)
	730	4 (13.3)	26 (86.6)	25 (83.3)	5 (16.6)	19 (63.3)	11 (36.6)
	960	3 (10.0)	27 (90.0)	25 (83.3)	5 (16.6)	17 (56.6)	13 (43.3)
	1380	3 (10.0)	27 (90.0)	21 (70.0)	9 (30.0)	21 (70.0)	9 (30.0)
>120 <144	430	1 (3.3)	29 (96.6)	25 (83.3)	5 (16.6)	7 (23.3)	23 (76.6)
	730	3 (10.0)	27 (90.0)	30 (100)	0	8 (26.6)	22 (73.3)
	960	5 (16.6)	25 (83.3)	30 (100)	0	19 (63.3)	11 (36.6)
	1380	3 (10.0)	28 (90.0)	26 (86.6)	4 (13.3)	24 (80.0)	6 (20.0)
>144 <168	430	3 (10.0)	27 (90.0)			28 (93.3)	2 (6.6)
	730	6 (20.0)	24 (80.0)			27 (90.0)	3 (10.0)
	960	12 (40.0)	18 (60.0)			15 (50.0)	15 (50.0)
	1380	8 (26.6)	22 (73.3)			17 (56.6)	13 (43.3)

Tableau 37: Nombre d'individus de chacune des espèces de Trichogrammes caractérisées selon leur type de déplacement en fonction de l'intensité lumineuse et de leur âge. (1) Lumens. Les chiffres entre parenthèses donnent les pourcentages respectifs.

b) Distribution des types 1 et 2 en fonction de l'âge des Trichogrammes.

Dans le tableau 39 on voit que les trois espèces de Trichogrammes ont une réponse au stimulus très semblable quelque soit leur âge. Par le test d'indépendance donné par le χ^2 (tableau 39) nous avons respectivement pour T. maidis, T. buesi et T. embryophagum les valeurs calculées de χ^2 : 1.04, 0.82 et 1.17. Ces valeurs au risque de 5% étant nettement inférieures à la valeur du χ^2 tabulée (11.07), on peut rejeter l'hypothèse d'une influence de l'âge au niveau de chaque espèce.

	Age	Type 1	Type 2		
<i>T. maidis</i>	24	30	90	120	χ^2 1.04
	48	14	106	120	
	72	16	104	120	
	96	17	103	120	
	120	11	109	120	
	144	12	108	120	
	168	29	91	120	
		129	711	840	
<i>T. buesi</i>	24	91	29	120	χ^2 0.82
	48	76	44	120	
	72	53	67	120	
	96	44	76	120	
	120	92	28	120	
	144	111	9	120	
		467	253	720	
<i>T. embryophagum</i>	24	35	85	120	χ^2 1.17
	48	5	115	120	
	72	32	88	120	
	96	11	109	120	
	120	67	53	120	
	144	58	62	120	
	168	87	33	120	
		295	545	840	

Tableau 39: Tableau de contingence des effectifs du type 1 et du type 2 chez trois espèces de Trichogrammes. Test " χ^2 " selon leur âge.

c) Distribution des types 1 et 2 en fonction de l'intensité lumineuse.

Les valeurs calculées de χ^2 (tableau 40) sont pour T. maidis, T. buesi et T. embryophagum respectivement de 0.25, 0.09 et 1.95. Au risque de 5%, le χ^2 tabulé étant de 7.8. On voit que chacune des trois espèces ne semble pas sensible à la variation de l'intensité lumineuse.

	Intensité lumineuse	Type 1	Type 2		
<i>T. maidis</i>	430	23	187	210	χ^2 0.25
	730	34	176	210	
	960	33	177	210	
	1380	39	171	210	
		129	711	840	
<i>T. buesi</i>	430	114	66	180	χ^2 0.09
	730	119	61	180	
	960	118	62	180	
	1380	116	64	180	
		467	253	720	
<i>T. embryophagum</i>	430	80	130	210	χ^2 0.19
	730	81	129	210	
	960	66	144	210	
	1380	68	142	210	
		295	545	840	

Tableau 40: Tableau de contingence des effectifs du type 1 et du type 2 selon l'intensité lumineuse pour chaque espèce de Trichogramme. Test " χ^2 ".

d) Différences de réponse entre espèces.

1) Intensités lumineuses.

Le test d'indépendance χ^2 calculé est de 11.96. Celui-ci étant supérieur au χ^2 tabulé au risque de 1% (11.34), on peut dire que les trois espèces de Trichogrammes ont une réponse significativement différente vis-à-vis des diverses intensités lumineuses (tableau 41, figure 31).

Intensité lumineuse	<i>T. maidis</i>	<i>T. buesi</i>	<i>T. embryoph.</i>	
430	23	114	80	χ^2 11.96 **
730	34	119	81	
960	33	118	66	
1380	39	116	68	
	129	467	295	891

Tableau 41: Tableau de contingence de la distribution des effectifs de type 1 en fonction des différentes intensités lumineuses et des espèces de Trichogramme.

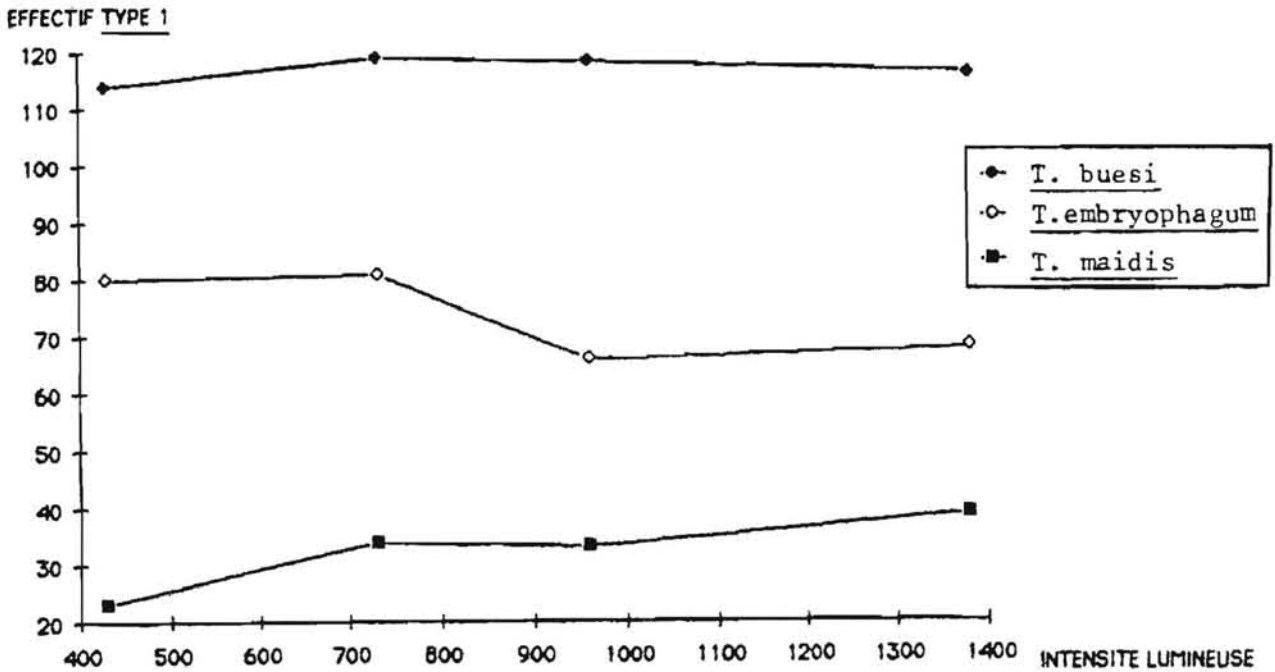


Figure 31: Différence de réponse des trois espèces de Trichogrammes aux différentes intensités lumineuses.

2) Age des Trichogrammes.

Le χ^2 calculé est de 20.35. Ce dernier est supérieur au χ^2 tabulé au seuil de 1% (16.8). Il existe donc, entre les espèces, selon leur âge, une différence significative de réponse aux diverses intensités lumineuses (tableau 42, figure 32).

Age	T. <i>maidis</i>	T. <i>buesi</i>	T. <i>embryop.</i>	
24	30	91	35	χ^2 20.35 **
48	14	76	5	
72	16	53	32	
96	17	44	11	
120	11	92	67	
144	12	111	58	
168	29		87	
	129	467	295	891

Tableau 42: Tableau de contingence de la distribution des effectifs du type 1 en fonction de l'âge des trois espèces de Trichogrammes. Test " χ^2 " (** = significatif à 1 %).

EFFECTIF TYPE 1

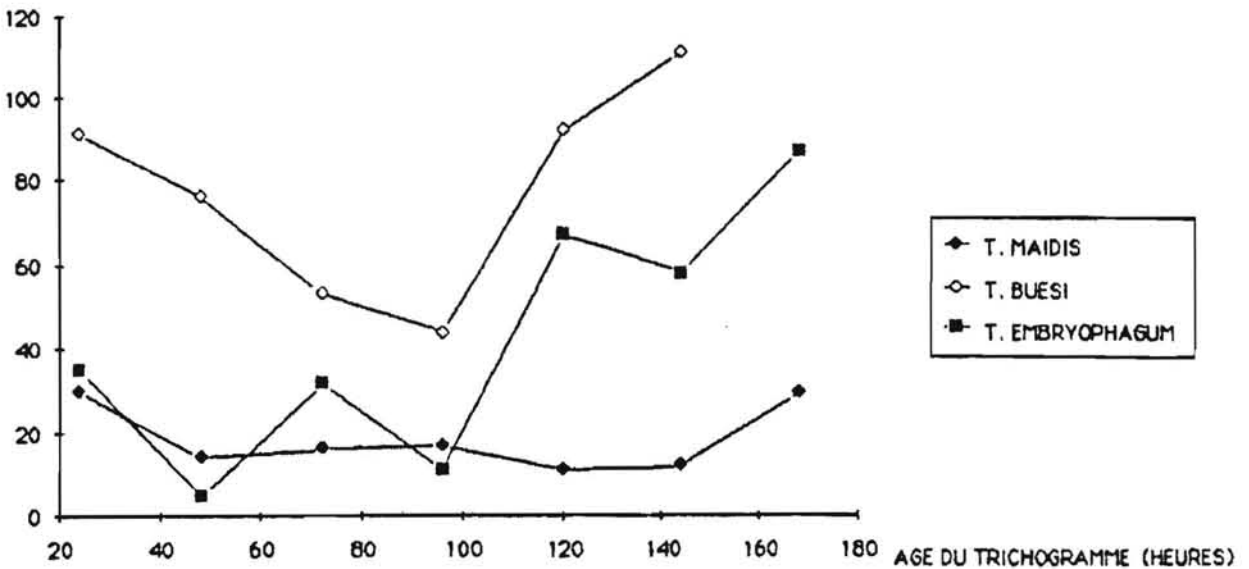


Figure 32: Différence de réponse de l'effectif du type 1 des trois espèces de Trichogrammes aux divers âges.

4° - Choix entre photophase et scotophase.

Dans ce test il ne s'agit plus d'une réponse à une intensité lumineuse mais du choix entre l'obscurité et la lumière. Ce choix a été calculé en fonction des divers âges des Trichogrammes.

a) Réponse de chaque espèce à la lumière selon l'âge.

Vu la brièveté de l'existence des Trichogrammes dans les conditions naturelles, les chances qu'ont ces oophages de quitter leur habitat durant leur vie sont minimales. Ces parasitoïdes devraient donc, en principe, répondre de la même manière, quelque soit leur âge, à des mêmes conditions du milieu. Il en est ainsi précisément pour la lumière puisque les χ^2 calculés pour T. embryophagum, T. maidis et T. buesi respectivement de 0.24, 0.28 et 0.47 ne sont pas significatifs au seuil de 5% (χ^2 tabulé est de 12.5) (tableau 43).

	Age	Lumière	Obscurité	
T. maidis	24	937	666	χ^2 0.28
	48	1536	2076	
	72	1303	1836	
	96	953	1534	
	120	817	1056	
	144	236	935	
	168	28	155	
	5810	8258	14.068	
T. buesi	24	234	502	χ^2 0.47
	48	165	1022	
	72	716	2379	
	96	234	1036	
	120	772	1513	
	144	465	1402	
	168	700	2702	
	3286	10556	13.842	
T. embryophagum	24	1024	203	χ^2 0.24
	48	1402	311	
	72	2565	240	
	96	3254	456	
	120	3060	309	
	144	2860	421	
	168	2346	222	
	16511	2162	18.673	

Tableau 43: Tableau de contingence des effectifs des trois espèces de Trichogrammes selon leur âge et de leur choix vis-à-vis de la lumière. Test " χ^2 ".

b) Différence de réponse entre espèces selon leur âge par rapport à la lumière.

On devrait s'attendre, en corollaire de ce qui a été dit précédemment que, pour une espèce donnée, existe une adaptation plus ou moins spécifique à son habitat. Il y a tout lieu de penser que chaque espèce peut répondre différemment à un environnement donné. Effectivement, en ce qui concerne la lumière, le χ^2 calculé, de 20.16 (tableau 44), étant supérieur au χ^2 tabulé au seuil de 1% (16.81), il existe bien une différence de réponse significative entre les espèces, associé à l'âge de ces dernières.

AGE	<i>T. maidis</i>	<i>T. buesi</i>	<i>T. embryop.</i>	
24	937	234	1024	2195
48	1536	165	1402	3103
72	1303	716	2565	4584
96	953	234	3254	4441
120	817	772	3060	4649
144	236	465	2860	3561
168	28	700	2346	3074
	5810	3286	16511	25.607

χ^2
20.16
**

Tableau 44: Tableau de contingence de la distribution des effectifs qui ont choisi la lumière en fonction de l'âge des Trichogrammes. Test " χ^2 " (** = significatif à 1%).

D'après la figure 33 on voit nettement que T. embryophagum est l'espèce qui répond le plus fortement au phototropisme alors que T. buesi est l'espèce qui préfère l'obscurité. T. maidis semble légèrement plus attirée par l'obscurité, alors que chez ces deux dernières espèces cette préférence pour l'obscurité semble s'accroître avec l'âge. T. embryophagum (qui est d'ailleurs également une espèce de plus grande longévité) répond de manière uniforme à la lumière quel que soit l'âge.

5°- Distribution de la progéniture par rapport à la lumière et à l'obscurité, la hauteur et la position du support de ponte.

Pour cet essai, nous disposons d'oeufs hôtes en excès, placés à divers niveaux de la cage, sur et sous des supports. Nous avons considéré

les sept premiers jours de ponte et analysé la distribution des oeufs parasités par rapport à la lumière et à l'obscurité, par rapport au niveau (hauteur) et par rapport à la position des oeufs, sur ou sous les supports.

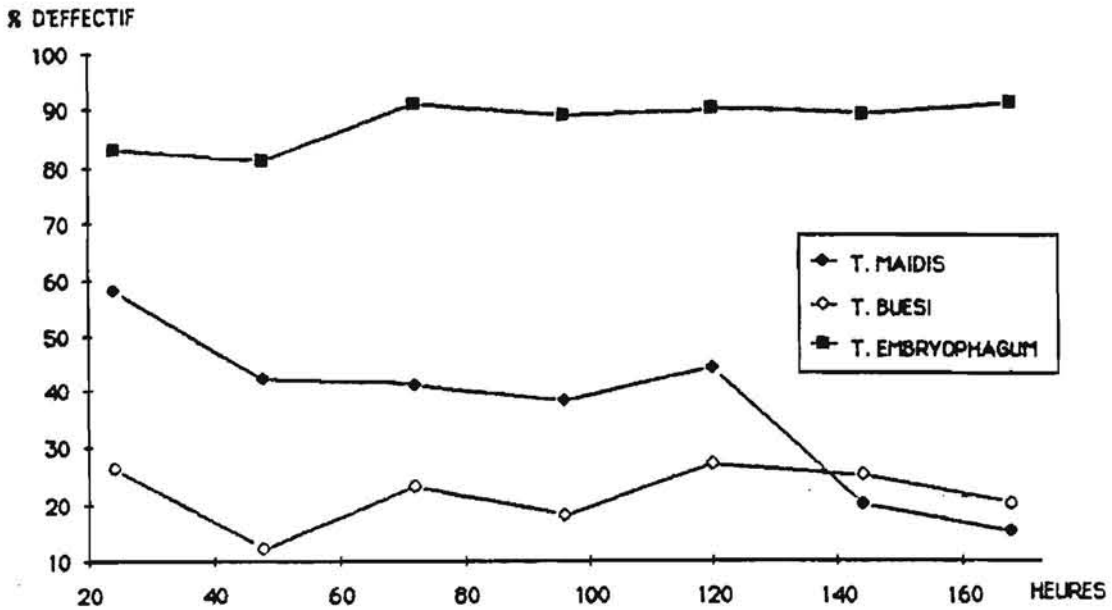


Figure 33: Effectifs en pourcentage avec phototropisme positive des trois espèces de Trichogrammes en fonction de leur âge.

a) Réponse aux niveaux.

Dans le tableau 45 nous donnons la distribution de la population de chaque espèce par rapport à son choix pour la phase et pour les différents niveaux: 1, 2, 3, 4 et 5.

L'analyse de variance à 1 facteur (tableau 46) nous révèle qu'il existe une différence significative de réponse vis-à-vis des différents niveaux, au sein de chaque espèce et, entre les espèces, pour chacun des niveaux quelle que soit la réponse à la lumière.

La tendance de T. maidis et T. buesi est comparable (figure 34): forte préférence pour les niveaux extrêmes et opposés: niveau 5, à l'obscurité et niveau 1 à la lumière, c'est à dire respectivement la partie la plus basse, (niveau 5) et la partie la plus haute, (niveau 1). T. embryophagum, qui se distingue de ces deux espèces, comme nous le savions déjà, par sa forte attractivité pour la lumière, montre dans la partie éclairée, une préférence nette pour le niveau intermédiaire, (niveau 3).

		<i>T. maidis</i>		<i>T. buesi</i>		<i>T. embryophagum</i>	
		Lumière	Obscurité	Lumière	Obscurité	Lumière	Obscurité
Niveau 1	n	28	28	28	28	28	28
	\bar{x}	156.8	75.0	101.5	55.4	91.1	33.2
	σ	138.8	55.7	82.5	38.3	49.3	27.2
	V.E.	20001	3219	7067	1521	2524	769
Niveau 2	n	28	28	28	28	28	28
	\bar{x}	60.4	56.0	38.2	71.7	143.7	15.7
	σ	57.9	68.4	38.8	53.2	101.0	15.8
	V.E.	3486	4852	1561	2937	10585	259
Niveau 3	n	28	28	28	28	28	28
	\bar{x}	76.3	34.8	25.0	104.5	314.9	22.1
	σ	69.4	48.8	30.0	76.6	234.8	25.1
	V.E.	4998	2472	939	6098	57221	658
Niveau 4	n	28	28	28	28	28	28
	\bar{x}	26.0	118.3	11.7	99.0	236.9	34.2
	σ	33.9	110.7	28.2	88.9	201.8	30.2
	V.E.	1192	12709	824	8209	42232	951
Niveau 5	n	28	28	28	28	28	28
	\bar{x}	36.9	174.7	13.5	242.4	125.3	22.9
	σ	41.9	178.5	22.5	211.9	137.6	23.8
	V.E.	1825	33055	525	46604	19650	590

Tableau 45: Distribution de la population des trois espèces de Trichogrammes selon la lumière et l'obscurité en fonction des niveaux. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart-type et V.E. = variance estimée de la population).

Source de variation		Lumière		Obscurité	
		F calculé	F tabulé	F calculé	F tabulé
Entre niveaux 1 à 5	<i>T. maidis</i>	11.8	3.37 **	7.6	3.37 **
	<i>T. buesi</i>	17.4		11.8	
	<i>T. embryophagum</i>	8.8		2.8	2.44 *
Entre espèces pour chacun des niveaux	niveau 1	3.4	3.11 *	6.6	
	niveau 2	16.4		8.7	
	niveau 3	31.6	4.88	17.8	4.88
	niveau 4	30.0	**	7.4	**
	niveau 5	13.3		13.2	

Tableau 46: Analyse de variance à 1 facteur (F) de la réponse des espèces au facteur niveau en zone éclairée et obscure. (* = signif. à 5% et ** = signif. à 1%).

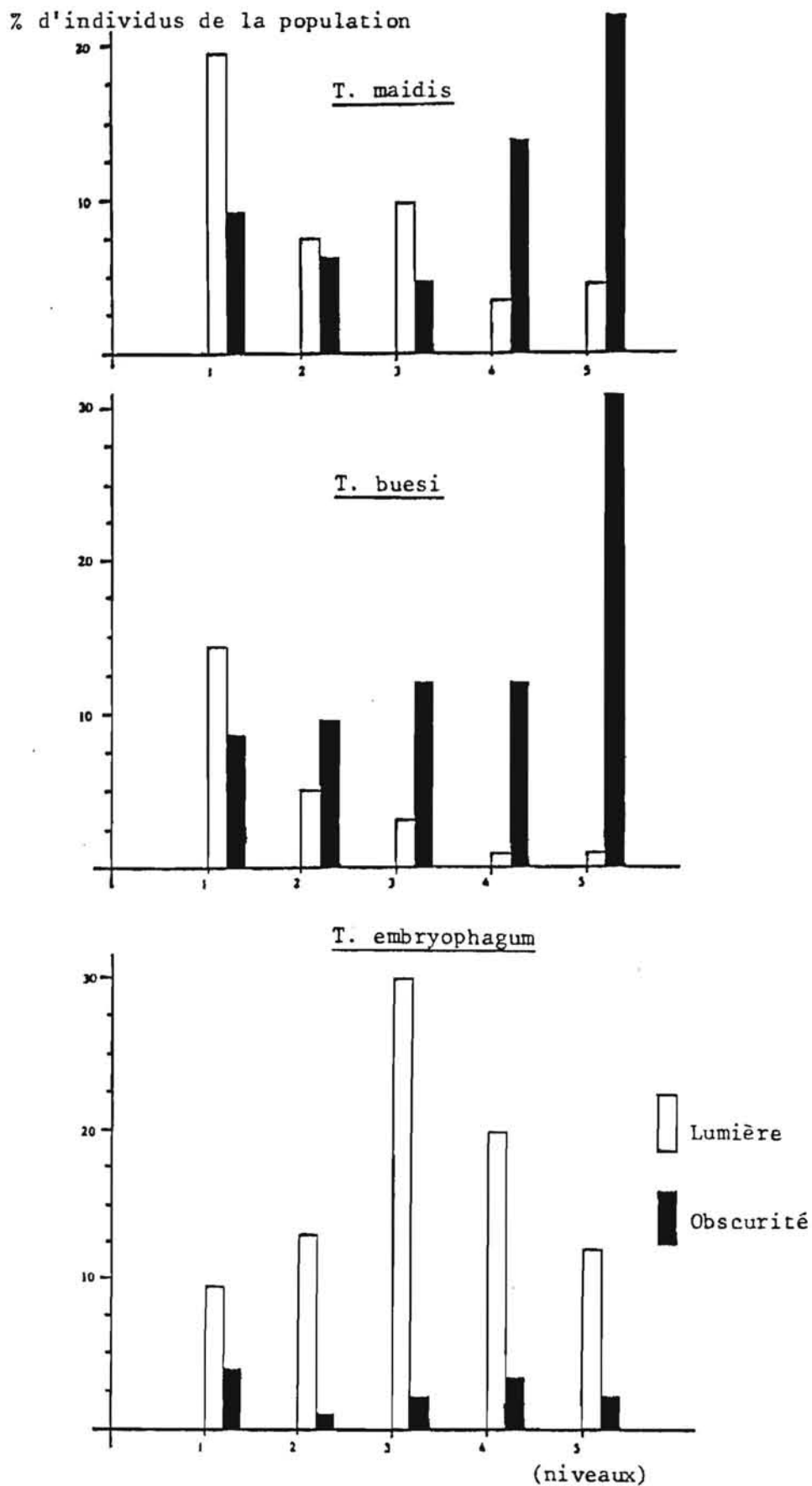


Figure 34: Distribution en pourcentage de la population des trois espèces de Trichogrammes en fonction de la phase et des niveaux.

b) Réponse à la position sur ou sous le support des oeufs hôtes.

Dans le tableau 47 et la figure 35 on peut noter que T. embryophagum présente de manière significative une préférence pour le dessous du support situé dans la partie éclairée. Cette réponse est l'inverse quand les oeufs sont situés dans la partie obscure. Des deux autres espèces, seule T. maidis montre, et uniquement à l'obscurité, un parasitisme plus élevé sur les oeufs situés en dessous du support. Dans la nature T. maidis présente une activité de ponte nocturne. Son hôte, O. nubilalis, pond ses oeufs presque exclusivement sur la face inférieure des feuilles de maïs. La réponse de T. embryophagum va dans le même sens, G. molesta dépose ses oeufs à la face inférieure des feuilles du pêcher.

		Lumière			Obscurité		
		Dessus	Test "t"	Dessous	Dessus	Test "t"	Dessous
<i>T. maidis</i>	n	28		28	28		28
	\bar{x}	340	← 0.53 →	376	208	← 5.13 →	709
	σ	239		239	122	**	472
	V.E.	61785		61829	16246		240925
<i>T. buesi</i>	n	28		28	28		28
	\bar{x}	156	← 1.56 →	208	498	← 1.44 →	647
	σ	82		144	352		379
	V.E.	7340		22336	133951		154791
<i>T. embryophagum</i>	n	28		28	28		28
	\bar{x}	493	← 5.90 →	1330	155	← 3.18 →	100
	σ	275	**	654	51	**	69
	V.E.	81593		461716	2893		5171

Tableau 47: Distribution des populations des trois espèces de Trichogrammes. Réponse à la position "dessus et dessous du support de ponte" selon la lumière et l'obscurité. Test "t". (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart type, V.E. = variance estimée de la population).

Il existe par ailleurs une différence significative, comme on pouvait s'y attendre, entre les différentes espèces en ce qui concerne le choix de la région supérieure ou inférieure du support (tableau 48).

La comparaison pour ces trois espèces de Trichogrammes a été réalisée, au niveau de la mobilité et de l'orientation des individus de chacune d'elles en fonction de la température, de la lumière, de son intensité, de l'âge des femelles, de la hauteur où se trouvent les hôtes et de leur position sur ou sous un support.

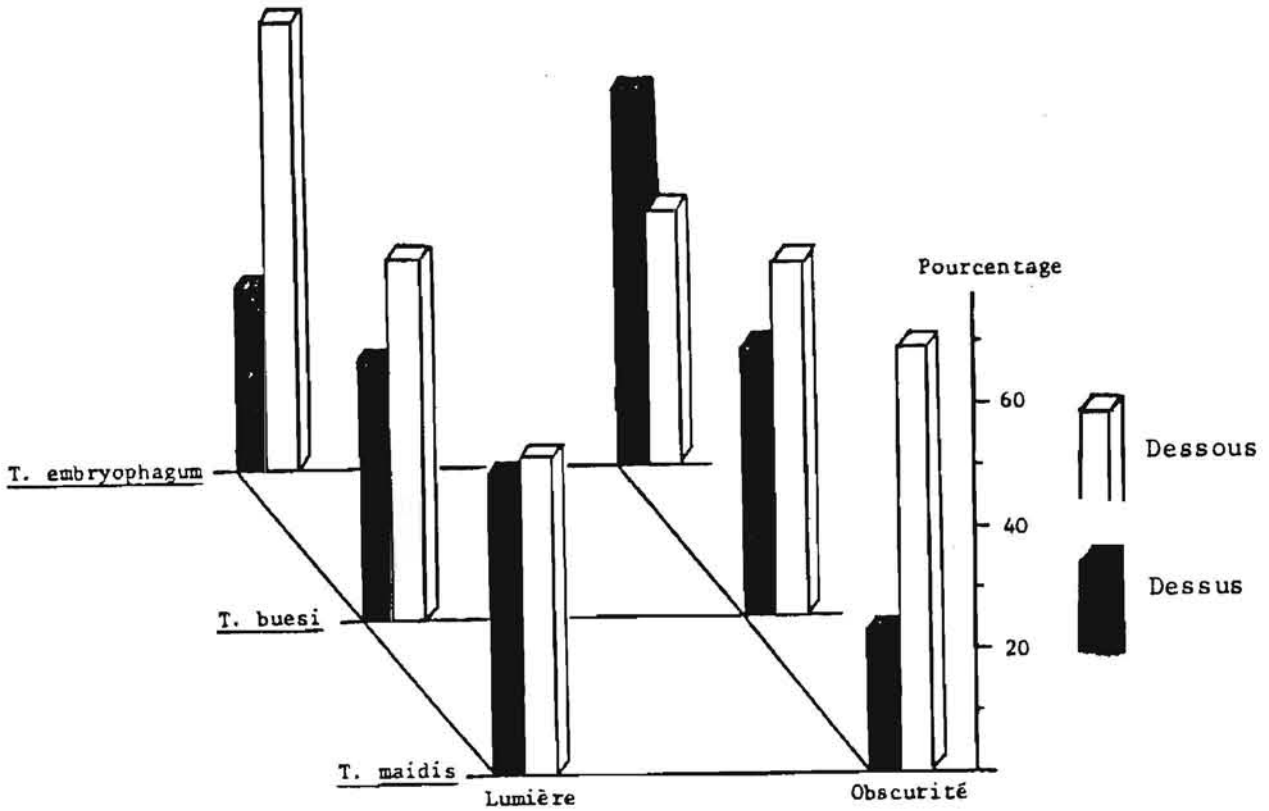


Figure 35: Réponse en pourcentages à la position du support de ponte des trois espèces de Trichogrammes, en zone claire et obscure.

Source de variation entre espèces pour le	Lumière		Obscurité	
	F calculé	F tabulé	F calculé	F tabulé
dessus	15.8	4.88	18.7	4.88
dessous	56.4	**	23.5	**

Tableau 48: Analyse de variance a 1 facteur (F) montrant la réponse des espèces à la position du support des hôtes en zone éclairée et obscure. (** = signif. a 1%).

L'espèce la moins mobile, quelle que soit la température, est, sans conteste, T. buesi. La plus mobile est T. embryophagum, cette espèce répond le mieux à la lumière, au positionnement de l'hôte en hauteur ou de sa position inférieure ou supérieure sur un support. Cependant, T. maidis est la plus sensible à la variation de l'intensité lumineuse et diffère nettement des deux autres espèces par sa préférence de ponte à l'obscurité quand les oeufs des hôtes sont situés sous un support.

On retrouve ainsi, en conditions de laboratoire et de manière mesurable, un ensemble de comportements connu de ces espèces dans leur milieu mais difficilement mesurables.

B - COMPORTEMENT DE PONTE.

Des auteurs ont étudié le comportement de ponte des hyménoptères oophages: MARTIN, 1927; SALT, 1935; VOEGELE et al. 1974 pour les Trichogrammes, VOEGELE, 1970 chez les Asolcus, les Trissolcus et les Telenomus, JOURDHEUIL (1978) sur les Microctonus. On distingue plusieurs séquences successives dont le déroulement peut varier mais dont le schéma général est le suivant:

- recherche et découverte de l'hôte,
- prospection externe de l'hôte,
- déclenchement du réflexe postural,
- insertion de l'oviscapte avec éventuellement injection de venin paralysant,
- émission de l'oeuf (qui dans le cas des endoparasites peut être précédée d'une prospection interne),
- danse du marquage.

De ces séquences de ponte dépend, pour une grande part, l'efficacité d'une espèce à l'égard d'un hôte donné. La rencontre de l'hôte est suivie généralement de l'examen bref ou minutieux de l'oeuf à parasiter. Le premier oeuf inspecté peut être, soit accepté immédiatement en quelques secondes, soit examiné plusieurs minutes, soit abandonné pour être repris ou non. "Il arrive fréquemment que le parasitoïde prospecte plusieurs oeufs, soit parcourant rapidement toute la ponte soit en pivotant sur un même oeuf tout en inspectant les oeufs voisins" VOEGELE (1970).

Avant la ponte, la fréquence de prospection du Trichogramme est souvent assez longue. Il se déplace sur l'hôte et ses antennes, ses palpes balayent les oeufs, puis il se retourne, pivote sur lui-même pour refaire la même manoeuvre en sens inverse sans que l'on reconnaisse, apparemment, une action bien dirigée. Au moment de la ponte il peut enfoncer sa tarière sur un autre oeuf que celui qu'il avait préalablement palpé. Selon MARCHAL (1936) il accumulerait ainsi un ensemble de sensations qui l'aiderait dans le déclenchement du réflexe de ponte.

Le choix de l'emplacement de la piqûre chez quelques parasites de Pentatomides (JAVAHERY, 1967; SAFAVI, 1968) s'effectuerait toujours à l'extérieur de la zone operculaire. D'autres espèces, au contraire, choisiraient de préférence la zone operculaire surtout lorsque l'oeuf est entou-

ré par d'autres oeufs. Chez les Asolcus et les Telenomus la perforation de l'hôte est assez brève et ne dure que quelques secondes, alors que l'émission de l'oeuf est très laborieuse (VOEGELE, 1970).

Au cours du déroulement des différentes séquences de la ponte un certain nombre de facteurs peuvent s'opposer au succès de l'opération, par exemple, la résistance mécanique du chorion à l'enfoncement de la tarière peut entrer en ligne de compte. Il faut rappeler aussi que l'hôte, dans le cas des Trichogrammes, est aussi son habitat pour une durée plus ou moins longue dans des conditions souvent difficiles (sécheresse, diapause) et de ce fait, la dureté du chorion de l'hôte peut rendre parfois impossible l'émergence du parasite adulte, surtout au laboratoire quand les oeufs hôtes utilisés ont besoin d'une très forte humidité (Ostrinia, Graphotitha) qu'il est impossible d'obtenir sans compromettre la vie des parasites (moisissures).

Le peu de travaux réalisés sur les séquences de ponte chez les Trichogrammes nous a incité à examiner ce comportement chez trois espèces, par l'observation continue au binoculaire des femelles, de 2 en 2 heures le matin et l'après-midi, sur leurs hôtes naturels et sur l'hôte de substitution et de mesurer temporellement les séquences suivantes:

- durée entre la fin de dépôt d'un oeuf (moment où la femelle vient de retirer complètement sa tarière de son hôte) et le début d'un nouvel enfoncement de la tarière dans l'hôte. Nous l'appellerons, "délai inter-postural de ponte";
- durée d'enfoncement de la tarière dans l'hôte,
- durée entre l'enfoncement et la sortie complète de la tarière après émission de l'oeuf,
- durée du repas au niveau de l'orifice de ponte.

1° - Délai inter-postural

Ce délai est évidemment dépendant du nombre d'oeufs déposés (figures 36, 37 et 38), faible en début de ponte et plus important à la fin de la ponte. Si nous analysons ce délai au cours des premières deux heures de ponte, en ne tenant compte que de la période écoulée entre le premier et le dernier oeuf parasité, on s'aperçoit (tableau 49),

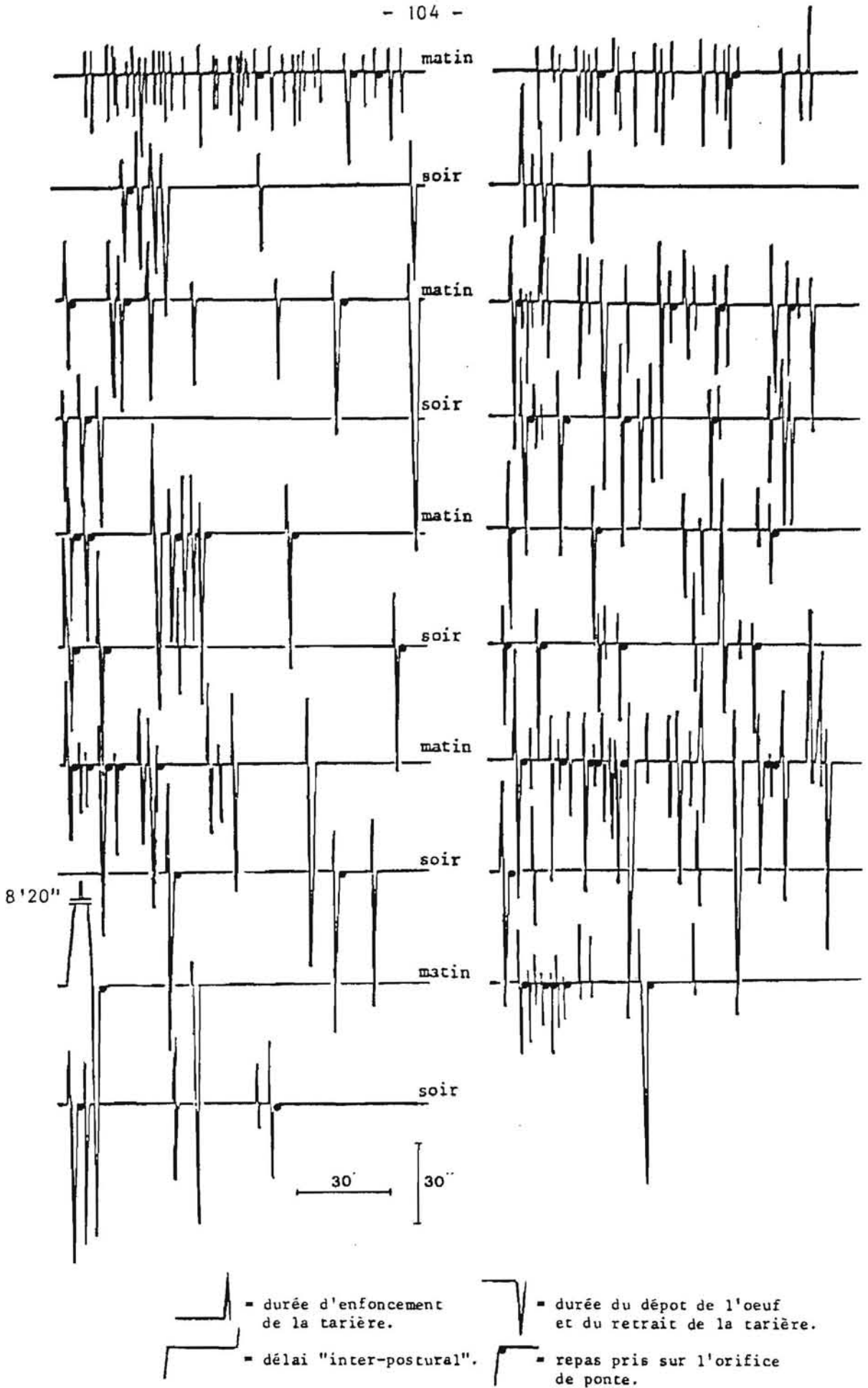


Figure 36: Représentation des séquences de ponte en secondes de T. maidis sur E. kuehniella (à gauche) et O. nubilalis (à droite) durant 2 heures le matin ou le soir.

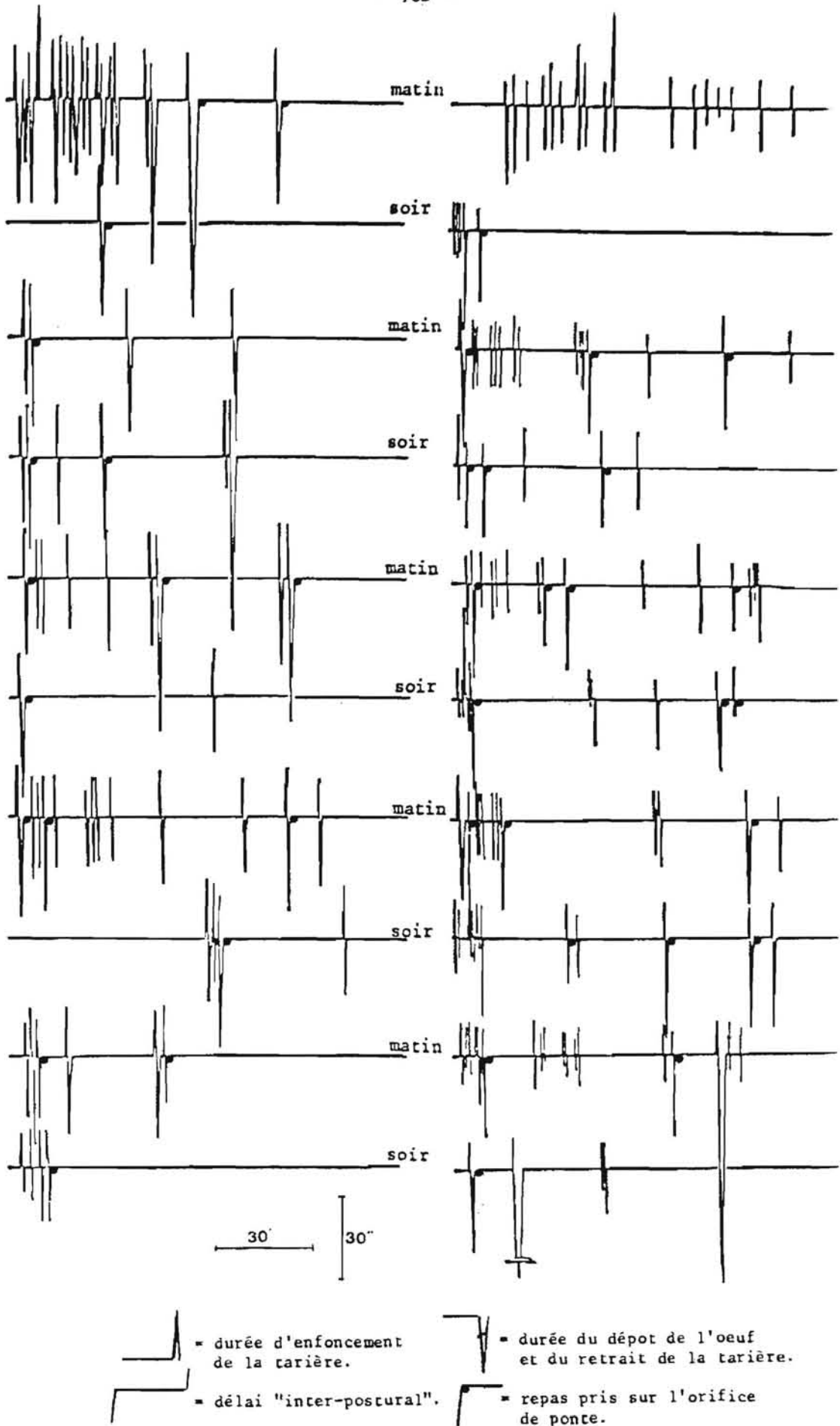


Figure 37: Représentation des séquences de ponte en secondes de T. buesi sur E. kuehniella (à droite) et M. brassicae (à gauche) durant 2 heures le matin ou le soir.

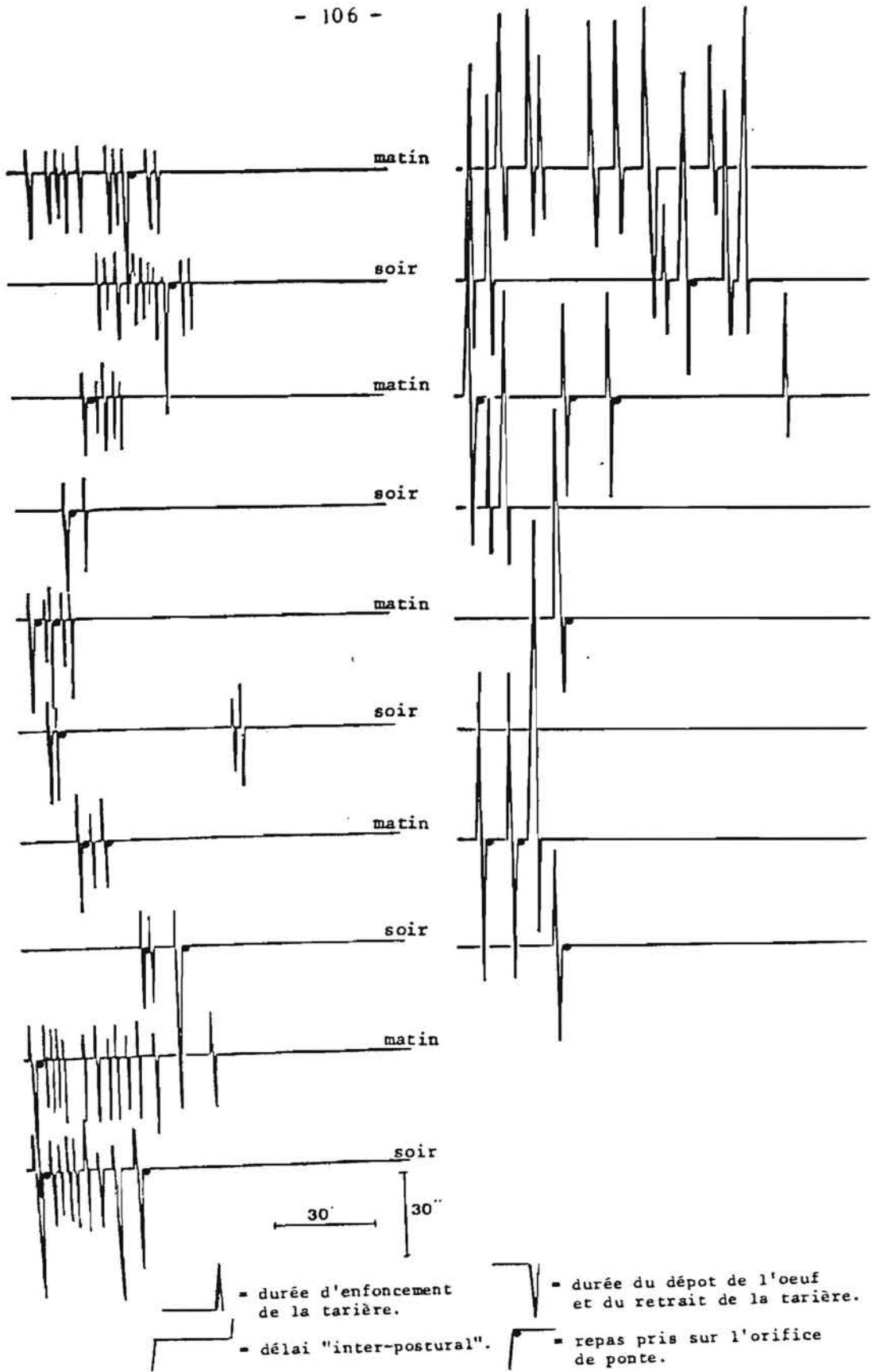


Figure 38: Représentation des séquences de ponte en secondes de T. embryophagum sur E. kuehniella (à gauche) et G. molesta (à droite) durant 2 heures le matin ou le soir.

	Hôte	n	\bar{x}	σ
<u>T. maidis</u>	<u>E. kuehniella</u>	34	122.9	98.4
	<u>O. nubilalis</u>	37	211.0	206.5
<u>T. buesi</u>	<u>E. kuehniella</u>	30	209.0	243.3
	<u>M. brassicae</u>	30	134.5	222.1
<u>T. embryophagum</u>	<u>E. kuehniella</u>	30	159.1	160.0
	<u>G. molesta</u>	30	542.8	311.7

Tableau 49: Durée du délai inter-postural en secondes des femelles de trois espèces de Trichogrammes vis-à-vis de leur hôte naturel et de leur hôte de substitution. (n = nombre de répétitions, \bar{x} = moyenne, σ = écart type).

que le délai est plus court chez T. maidis, plus long chez T. buesi sur l'hôte de substitution. Par contre, ce délai pour l'hôte naturel est le plus court chez T. buesi et le plus long chez T. embryophagum. On voit également (figure 38) que cette dernière espèce présente une activité de ponte qui ne dépasse pas l'heure et qui correspond, comme nous l'avons déjà vu, à sa capacité parasitaire nettement moindre par rapport aux deux autres espèces.

Au cours des périodes d'observation ultérieures on retrouve, encore plus amplifiées, les différences constatées précédemment (figures 36, 37 et 38).

2°- Durée d'enfoncement de la tarière.

a) Cas de l'hôte de substitution.

L'analyse de variance à 1 facteur indique une différence significative au seuil de 1% (F calculé = 5.37 supérieur au F tabulé = 4.71), de la durée d'enfoncement de la tarière pour les trois espèces entre elles. Cependant, le test "t" (tableau 50) ne révèle pas de différence entre T. embryophagum et T. buesi. T. maidis présente la durée d'enfoncement la plus longue (figure 39).

b) Cas de l'hôte naturel.

On observe à nouveau pour chaque espèce une différence significative au seuil de 1% (F calculé = 71.57 supérieur au F tabulé = 4.71) pour la durée d'enfoncement de la tarière selon l'hôte.

		Durée en secondes de ...				
			Enfoncement	Test "t"	Depot et Sortie	Test "t"
<i>T. maidis</i>	<i>E. kühniella</i>	n	87		87	
		\bar{x}	37.9	2.9	78.5	12
		σ	36.2	0.2	27.7	5.7
	V.E.	1337		779		
	<i>O. nubilalis</i>	n	113		113	
		\bar{x}	37.7		59.7	
σ		18.5	2.4	18.7	4.1	
V.E.	281		378			
<i>T. buesi</i>	<i>E. kühniella</i>	n	113		113	
		\bar{x}	27.3		40.7	
		σ	13.0		14.2	
	V.E.	99		207		
	<i>M. brassicae</i>	n	69	0.4	69	6.8
		\bar{x}	39.9	6.2	67.2	12
σ		17.9		12.1		
V.E.	253		157			
<i>T. embryophagum</i>	<i>E. kühniella</i>	n	69		69	
		\bar{x}	26.4		60.7	
		σ	13.9	23	24.1	1.1
	V.E.	315		608		
	<i>G. moesta</i>	n	23		23	
		\bar{x}	138.4		67.1	
σ		13.4		17.3		
V.E.	652		561			

Tableau 50: Durée en secondes de deux séquences de ponte pour trois espèces de Trichogrammes chez l'hôte de substitution et l'hôte naturel. Test "t" entre ces séquences.

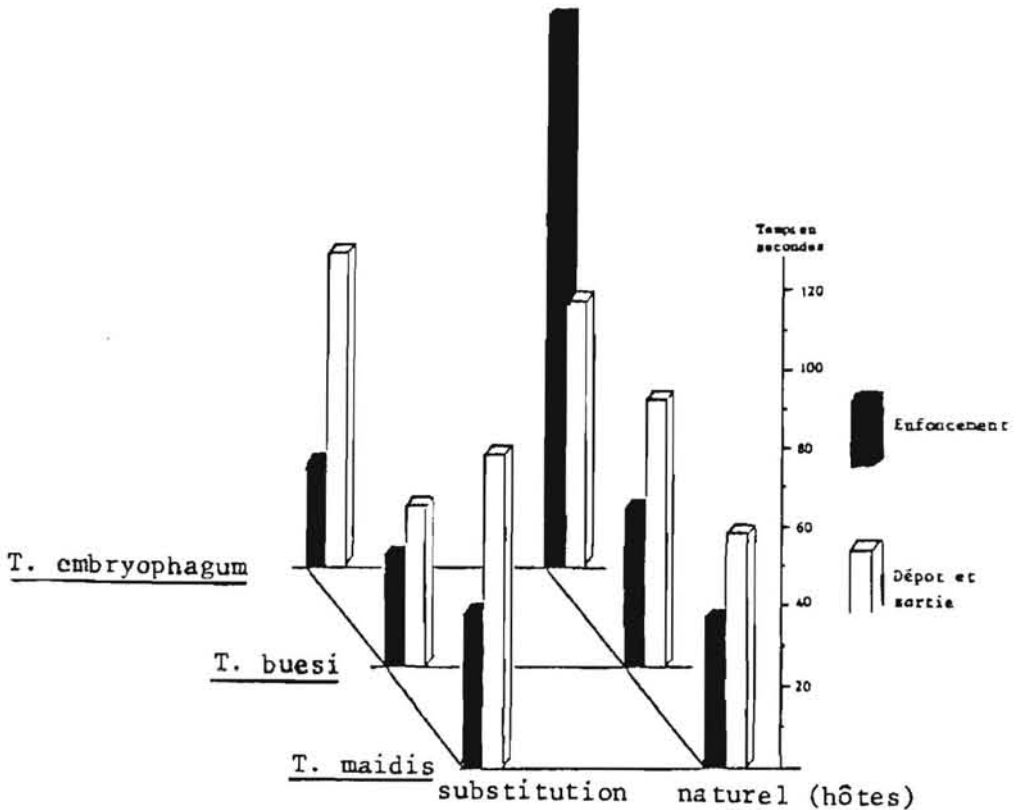


Figure 39: Durée en secondes des séquences de ponte en fonction de l'hôte chez trois espèces de Trichogrammes.

Cependant la comparaison des moyennes deux à deux ne montre pas de différence significative chez T. maidis. T. embryophagum se différencie des deux autres espèces par une durée d'enfoncement cinq fois plus longue chez son hôte naturel (G. molesta) par rapport à l'hôte de substitution (E. kuehniella), figure 39.

3°- Durée de dépôt de l'oeuf et de la sortie de la tarière.

a) Cas de l'hôte de substitution.

Nous constatons, tableau 50, une différence hautement significative de cette durée entre toutes les espèces. La durée la plus courte s'observant chez T. buesi et la plus longue chez T. maidis.

b) Cas de l'hôte naturel.

Une différence hautement significative existe entre les hôtes naturels et l'hôte de substitution chez T. maidis et T. buesi (tableau 50) alors que chez T. embryophagum cette séquence de ponte est comparable pour les deux hôtes. T. maidis cette fois présente la durée de dépôt la plus courte par rapport aux deux autres espèces.

4°- Durée du repas pris à l'orifice de ponte.

Lors des premières heures de ponte la femelle a tendance à aller chercher dans l'hôte, au niveau de l'orifice laissé par la tarière, une compensation alimentaire de son activité reproductrice. La durée de ce repas est très variable et ne semble pas dépendre ni de l'espèce ni de l'hôte (figures 36, 37 et 38).

Un comportement curieux de la femelle a été observé immédiatement après le repas: elle se replace sur l'orifice de ponte, enfonce brusquement sa tarière et abandonne l'hôte. Nous émettons l'hypothèse que cette action pourrait avoir comme rôle de réaliser une nouvelle occlusion de l'oeuf hôte par coagulation du vitellus frais ainsi rejeté par capillarité ou qu'il pourrait s'agir d'un marquage de l'oeuf comparable à celui connu chez d'autres hyménoptères parasites oophages.

CONCLUSION GENERALE

Nous souhaitions tout d'abord savoir si les ressemblances si souvent attribuées entre espèces chez les Trichogrammes étaient vraiment justifiées dans l'étude comparative de T. maidis PINTUREAU, VOEGELE, T. buesi VOEGELE et T. embryophagum HARTIG.

L'étude morphologique, biométrique et enzymatique permet non seulement de séparer avec certitude et facilité chacune de ces entités spécifiques mais d'en apprécier également les distances qui les séparent l'une de l'autre. Elle nous montre que la forme de l'antenne n'est pas, comme de nombreux auteurs le laissent entendre, l'un des meilleurs critères de distinction des espèces, du moins dans la comparaison des espèces examinées, mais que d'autres caractères, souvent peu utilisés, étaient dans le cas présent, plus discriminants. Il en est ainsi, en particulier, pour la plus grande soie du tornus. Les soies du tornus doivent probablement jouer un rôle important en matière de vol, et donc indirectement en matière d'exploration d'un certain type d'habitat. Deux autres caractères très discriminants, représentés par les distances séparant l'extrémité de la carène médioventrale des volselles et de la lame dorsale du niveau des paramères, jouent un rôle de premier plan dans le dispositif de contention des génitalia mâles avec les pièces génitales femelles correspondantes. L'analyse enzymatique confirme au niveau génétique la nette séparation de ces espèces. Il est bon de souligner que la seule couleur de l'insecte est fort pratique car elle permet de séparer aisément les individus des trois espèces associées.

Au niveau des caractères biologiques les différences sont tout aussi marquées. T. maidis se distingue des autres espèces par son caractère proovigénique plus accusé, sa capacité de discrimination des oeufs déjà parasités par une autre femelle de son espèce et qui s'accompagne d'une diminution de l'activité parasitaire. En ce qui concerne la compétition interspécifique cette discrimination disparaît en cas de restriction d'hôte. Sous la

pression ovarienne il s'ensuit un hyperparasitisme où, cette fois T. embryophagum devient l'occupante exclusive, T. maidis ne l'étant que dans la compétition avec T. buesi. Il est intéressant de noter que, comme chez la plupart des hyménoptères parasites, on observe un commensalisme élevé, surtout lorsque les deux espèces en présence sont, au départ, au stade embryonnaire. Il devra être tenu compte de ces capacités de discrimination et d'élimination en lutte biologique de manière à réduire la restriction d'hôtes par femelle pour la multiplication en masse de ces parasitoïdes et d'éviter d'éliminer sur le terrain une espèce autochtone pouvant présenter un intérêt certain. Si l'on examine ces parasitoïdes sous l'aspect du rythme nyctémérale T. embryophagum se distingue des deux autres espèces par le fait qu'elle émerge presque exclusivement l'après-midi alors que, T. maidis et T. buesi émergent la nuit. Ces deux dernières espèces se séparent cependant par l'étalement des émergences, la première présentant deux vagues de sorties décalées de 24 heures alors que T. buesi présente un étalement homogène. T. embryophagum par sa parthénogénèse thélytoque est très éloignée des deux autres espèces qui sont arrhénotoques. L'arrhénotoquie pose le problème du taux sexuel. Celui-ci dépend essentiellement de l'âge des femelles après accouplement et donc probablement ou d'une baisse d'activité des spermatozoïdes ou d'une barrière qui surgirait à la suite du vieillissement de l'oeuf. Ce taux chute fortement après le 3ème jour chez T. buesi alors qu'il reste encore élevé au 7ème jour de ponte chez T. maidis.

Dans une seconde étape nous avons essayé de rechercher s'il n'existait pas, au niveau de quelques facteurs de l'habitat, des réponses propres de la part de l'une ou l'autre des espèces, conduisant ainsi à définir une spécificité parasitaire liée à l'environnement. Tous les essais entrepris dans ce domaine montrent la place très particulière occupée par T. embryophagum. Soumise à l'effet de diverses températures, cette espèce, par rapport à T. buesi et T. maidis, a une fécondité moindre mais une longévité et une capacité parasitaire temporelle beaucoup plus élevée. Elle présente, par ailleurs, la particularité d'être mieux adaptée aux températures basses. L'effet des facteurs abiotiques se traduit également chez cette espèce par un

comportement particulier. Elle est la seule à présenter un phototropisme positif en présence d'oeufs hôtes. T.embryophagum, contrairement aux deux autres espèces, s'adapte mal au passage de l'hôte de substitution à l'hôte naturel. Il faudra tenir compte de cette perte d'activité parasitaire lors des lâchers inondatifs. Toujours au niveau éthologique, il faut mentionner la place très particulière occupée par T. maïdis, qui, comparée à T. buesi et T. embryophagum, est l'espèce chez qui la durée d'enfoncement de la tarière dans l'hôte de substitution, est, de loin, la plus longue.

Finalement ce travail n'est qu'une faible contribution à la connaissance de l'impact des différents facteurs du milieu sur les diverses espèces de Trichogrammes. L'étude du comportement devra être suivie sur le terrain. De même l'habitat doit faire l'objet d'une analyse méthodique des divers éléments qui le composent et des interactions qui existent entre eux. Seule, une telle analyse devrait permettre de définir le degré de spécificité adaptative de chacune de ces espèces à leur habitat et éventuellement, par voie de conséquence, à leurs hôtes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANUNCIADA L., VOEGELE J., 1982.- L'importance de la nourriture dans le potentiel biotique de Trichogramma maidis PINTUREAU et VOEGELE et T. nagarkattii VOEGELE et PINTUREAU (Hym., Trichogrammatidae) et l'oosorption dans les femelles en contention ovarienne. 79 - 84 In: I.N.R.A., Les Trichogrammes, 1er Symp. Intern. Antibes (Fr) 20-23 avril 1982, I.N.R.A., Paris 307p.
- ANUNCIADA L., 1984.- A escolha de um oófago Trichogramma para o controlo biológico de Mythimna unipuncta. Tese de Doutoramento em Biologia, Univ. dos Açores, 208 p.
- ARBOGAST R., LECATO G. & VAN BYRD R., 1980.- External morphology of some eggs of stored-product moths (Lepidoptera: Pyralidae, Gelechiidae, Tineidae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol., Great. Britain, 9, 165-177.
- ARTHUR P., 1962.- Influence of host tree on abundance of Itopectis conquisitor SAY. (Hym., Ichneumonidae) a polyphagus parasite of the European pine shoot moth Rhyacionia buoliana SCHIFFE (Lep., Olethreutidae). Can. Ent., 94, 337-347.
- ASHLEY T. & GONZALEZ D., 1974.- Effect of various food substances on longevity and fecundity of Trichogramma. Env. Entom., 3, 169-171.
- BABI A., PINTUREAU B. & VOEGELE J., 1984.- Etude de Trichogramma dendrolimi (Hym., Trichogrammatidae), description d'une nouvelle sous-espèce. Entomophaga 29 (4), 369-379.
- BABI A., 1985.- Etude de deux espèces de Trichogrammes: Trichogramma maidis PINTUREAU & VOEGELE et T. dendrolimi MATSUMURA (Hym., Trichogrammatidae). Choix et essais de sélection de l'espèce la plus efficace pour lutter contre Ostrinia nubilalis HUBNER (Lep., Pyralidae) Thèse Docteur-Ingenieur, Univ. Aix-Marseille St. Jérôme, 124p.
- BARBER G., 1937.- Variation in populations and in size of adults of Trichogramma minutum RILEY emerging from eggs of Heliothis obsoleta FAB. Ann. Ent. Soc. Amer., 30 (2), 263-268.
- BECK S., 1980.- Insect Photoperiodism. Academic Press (London), 387p.
- BENOIT M., 1977.- Etude de l'incidence du vieillissement maternel sur la descendance fille de deux Lépidoptères: Epichorista ionophela MEYR. (Tortricidae) et Ephestia kuehniella ZELLER (Pyralidae) et de leur parasite oophage: Trichogramma evanescens WEST. (Trichogrammatidae). Thèse de 3ème cycle, Univ. Tours, 110p.
- BOLDT P., 1974.- Temperature, humidity, and host: Effect on rate of search of Trichogramma evanescens and T. minutum auctt. (not Riley, 1871). Ann. Soc. Entom. Amer. 67 (4), 706-708.
- BOWEN R. & VERNON M., 1966.- Effect of temperature on the production of males and sexual mosaics in a uniparental race of Trichogramma semifumatum PERKINS (Hym., Trichogrammatidae). Ann. Soc. Entom. Amer., 59 (4), 823-834.

- BURSELL E., 1964.- Environmental aspects: Temperature. 283-321 In: The physiology of insects. Rochkstein Acad. Press.; (London), 1 (7)
- BUTLER B., CHANDRASSHEKARAN M. & ENGELMANN W., 1977.- Longevity and rate of eclosion of Drosophila pseudoobscura flies following a disturbance of the circadian rhythm. Jour. Interdis. Cycle Research, 8 (3-4), 384.
- CALVIN D., KNAPP M., WELCH S., POSTON F. & ELZINGA R., 1984.- Impact of environmental factors on Trichogramma pretiosum reared on Southwestern corn borer eggs. Env. Entom., 13 (3), 774-780.
- CARTON Y., 1971.- Biologie de Pimpla instigator F. (Ichn., Pimplinae). I. Mode de perception de l'hôte. Entomophaga, 16 (3), 285-296.
- CARTON Y., 1974.- Biologie de Pimpla instigator F. (Ichn., Pimplinae). Ent. Exp. & Appl. 17, 265-278.
- CHABORA P. & PIMENTEL D., 1966.- Effect of host (Musca domestica L.) age on the Pteromalid parasite Nasonia vitripennis (Walker). Can. Ent., 98, 1226-31.
- CUSHMAN R., 1926.- Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack. Proc. Ent. Soc. Washington, 28, 5-6.
- DAUMAL J., VOEGELE J. & BRUN P., 1975.- Les Trichogrammes. II. Unité de production massive et quotidienne d'une hôte de substitution Ephestia kuehniella ZELL. (Lep., Pyralidae). Ann. Zool. Ecol. Anim. 7 (1), 45-59.
- DAVID J., CLAVEL M., 1966.- Essai de définition d'une température optimale pour le développement de la Drosophile. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 262, 2159-2162.
- DAVID J., CLAVEL M., 1967.- Influence de la température d'élevage sur la mortalité larvo-nymphale et la durée de développement de la Drosophile. Nat. Can., 94, 209-219.
- DAVID J., COHET Y. & FOUILLET P., 1975.- The variability between individuals as a measure of senescence. A study of the number of eggs laid and the percentage of hatched eggs in the case of Drosophila melanogaster Exp. Gerontol., 10, 17-25.
- DAVIDSON J., 1944.- On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. J. Anim. Ecol., 13, 26-38.
- DUGAST J., 1982.- Les Trichogrammes parasites des "vers de la grappe". Influence de divers hôtes de substitution sur leur biologie et biométrie. E.N.S.A.M., D.E.A. 26p.
- DUGAST J. & VOEGELE J., 1985.- Les Trichogrammes parasites de l'Eudemis (Lobesia botrana DEN et SCHIFF), et de la Cochylis (Eupoecilia ambiguella HUBN.). Influence de divers hôtes de substitution sur leur biologie et biométrie. (sous presse)
- EDWARDS R., 1954.- The host finding and oviposition behaviour of Mormoniella vitripennis WALKER (Hym., Pteromalidae), a parasite of muscoid flies. Behaviour, 7, 88-112.

- FERREIRA L., 1980.- Mythimna unipuncta HAW. (Lep., Noctuidae). Recherche d'un Trichogramme (Hym., Trichogrammatidae) adapté à cet hôte. Thèse de 3ème cycle U.E.R. St. Jérôme, Marseille, 117p.
- FISHER R., 1961.- Effects of temperatures of rearing and reproduction of Aptesis basizona GRAV. (Hym., Ichneumonidae). Ann. Entom. 93, 799-801.
- FISKE W., 1910.- Superparasitism: an important factor in the natural control of insects. J. Econ. Ent., 3, 88-97.
- FLANDERS S., 1935.- Host influence on the prolificacy and size of Trichogramma. Pan. Pac. Ent., 11 (4), 175-177.
- FLANDERS S., 1937.- Note on the life history and anatomy of Trichogramma. Ann. Entom. Soc. Amer., 30 (2), 304-308.
- FLANDERS S., 1965.- On the sexuality and sex ratio of Hymenopterous populations. The Amer. Natural., 909, 489-494.
- FRANDON J., 1984.- Premiers essais d'utilisation des Trichogrammes contre la "Tordeuse orientale du Pêcher" Grapholitha molesta BUSCK (Lep., Tortricidae). E.N.I.T.A. de Dijon (Mémoire), 47p.
- GRANGRADE G., 1964.- On the biology of Campoletis perdinctus (Hym., Ichneumonidae) in Madhya Pradesh, India. Ann. Entom. Soc. Amer., 57, 570-574.
- GIRAUD A., 1911.- Synonymic and descriptive notes on the chacidoid family Trichogrammatidae with descriptions of new species. Trans. Am. Entom. Soc., 37, 46-48.
- GODWIN P. & ODELL T., 1979.- A laboratory study of the interaction of two parasites of Lymantria dispar (Lep., Lymantriidae): Blepharipa pratensis (Dipt., Tachinidae) and Brachymeria intermedia (Hym., Chalcididae). Entomophaga, 24 (2), 185-190.
- GOODENOUGH J., HARTSTACK A. & KING E., 1983.- Developmental models for Trichogramma pretiosum (Hym., Trichogrammatidae) reared on four hosts. J. Econ. Entom., 76 (5), 1095-1102.
- HARTIG , 1838.- In SOROKINA P., 1977. Trichogramma embryophagum (Hym., Trichogrammatidae) in the USSR. Acad. Naouk SSSR. Moscou. LVI (7), 1112-1115.
- HAWLITZKY N., 1969.- Modes de reproduction, évolution embryonnaire chez les Tachinaires. Rev. Zool. Agric. Path. Vég., 68 (7-9), 93-106.
- HINTZELMAN V., 1925.- Beitrag zur morphologie von Trichogramma evanescens WEST. Arb. Biol. Meichsanst. Land. und Forstw., 14, 171-224.
- HOLLINGSWORTH M. & MAYNARD-SMITH J., 1955.- The effects of inbreeding on rate of development and on fertility in Drosophila subobscura. J. Genet. 53, 295-314.
- HSIAO T., HOLDAWAY F. & CHIANG H., 1966.- Ecological and physiological adaptations in insect parasitism. Ent. Exp. Appl., 9, 113-123.

- HUFFAKER C., 1944.- The temperature relations of the immatures stages of the malarial mosquito, Anopheles quadrimaculatus SAY., with a comparison of the developmental power of constant and variables in insect metabolism. Ann. Entom. Soc. Amer., 37 (1), 1-27.
- IHII T., 1941.- The species of Trichogramma in Japan with descriptions of two new species. Kontyu, 14, 169-176.
- JARDAK T., 1980.- Etudes bio-écologiques de Prays oleae BERN (Lep., Hyponomeutidae) et de ses parasites oophages du Genre Trichogramma (Hym., Trichogrammatidae): Essais d'utilisation en lutte biologique. Thèse de 3ème cycle U.E.R. St. Jérôme, Marseille, 160p.
- JAVAHERY M., 1967.- The biology of some Pentatomoidea and their eggs parasites. Thèse Fac. Sci. Univ. Londres, 475 p.
- JOURDHEUIL P., 1978.- Les degrés de spécificité dans les relations hôte-parasite. Ann. Zool. Ecol. anim., 10 (3), 317-333.
- KFIR R., 1981.- Effect of hosts and parasite density on the egg parasite Trichogramma pretiosum (Hym., Trichogrammatidae). Entomophaga, 26 (4), 445-451.
- KLINK G., 1963.- Antagonistische wirkungen verschiedener lichtstrahlen auf den eiparasiten Trichogramma und ihre abhängigkeit von lichtschützenden. Zeits. für vegl. Physio., 46, 439-448.
- KLINK G., 1964.- Der einflub des lichts und der lichtadaption auf die eiablage von Trichogramma (Hym., Trichogrammatidae). Biolog. Bund. für Land und Forstw., 4, 469-479.
- KLOMP H. & TEERINK B., 1978.- The elimination of supernumerary larvae of the gregarious egg-parasitoid Trichogramma embryophagum (Hym. Trichogrammatidae) in eggs of the host Ephestia kuehniella (Lep., Pyralidae) Entomophaga, 23 (2), 153-159.
- KOT J., 1969.- Facteurs agissant sur l'efficacité des introductions de Trichogramma WEST. Inst. d'Ecologie, Varsovie, 17 p.
- LABEYRIE V., 1966.- Importance de l'intégration des signaux fournis par l'hôte lors de la ponte des insectes. L'année psychologique, 66 (1), 1-14.
- LABEYRIE V., 1967.- Importance écologique de la variabilité chez les Insectes. Ann. Zool. Ecol. Anim., 9 (3), 564-567.
- LAPINA V., 1939.- Dependance of storage period of Trichogramma evanescens WEST. upon temperature and humidity. Plant. Prot., 19, 67-73.
- LARAICHI M., 1976.- Etude biologique et écologique des Ooencyrtus parasites oophages, en vue de leur utilisation au Maroc dans la lutte contre les punaises des blés. Thèse Dr. Sc., Univ. Paris Sud, 388 p.
- LEWIS W., JONES R., GROSS H. & NORDLUND D., 1976.- The role of kairomones and other behavioral chemicals in host finding by parasitic insects. Behav. Biol., 16, 267-289.

- LUDWIG D. & CABLE R., 1933.- The effect of alternating temperatures on the pupal development of Drosophila melanogaster MEIGEN. Physiol. Zool. 6 (4), 493-508.
- LUND H., 1934.- Some temperature and humidity relations of two races of Trichogramma minutum RILEY (Hym., Trichogrammatidae). Ann. Ent. Soc. Amer. 27, 324-348.
- MARCHAL P., 1936.- Recherche sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites: Les Trichogrammes. Ann. Epiphyt. Phyto., 2, 447-550.
- MARSTON N. & ERTLE L., 1973.- Host influence on the bionomics of Trichogramma minutum. Ann. Entom. Soc. Amer., 66 (5), 1155-1162.
- MARTIN C., 1927.- Biological studies of two Hymenopterous parasites of aquatic insect eggs. Entom. Amer., 8 (3), 105-155.
- MASLENIKOVA V., 1961.- Influence des hormones de l'hôte sur la diapause de Pteromalus puparum. Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 139 (1), 249-251.
- MATTESON J. & DECKER G., 1965.- Development of the European corn borer at controlled constant and variable temperatures. J. Econ. Entom., 58, 344-349.
- MONIER C., 1983.- Inventaire des Trichogrammes parasites de Scotia segetum SCHIFF. et Mamestra brassicae L. (Lep., Noctuidae) dans la Basse Vallée du Rhône et contribution à l'étude des relations hôtes-parasites. Thèse de 3ème cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, 207 p.
- MONTEIH L., 1955.- Host preferences of Drino bohemica MESN. (Dipt., Tachinidae), with particular reference to olfactory responses. Can. Ent., 87, 509-530.
- MONTEIH L., 1960.- Influence of plants other the food plants of their host on host-finding by Tachinid parasites. Can. Ent., 92 (9), 641-652.
- NAGARKATTI S. & NAGARAJA H., 1968.- Biosystematics studies on Trichogramma species. I. Experimental hybridization between T. australicum GIRAULT T. evanescens WESTWOOD and T. minutum RILEY. Tech. Bull. CIBC, 10, 81-96.
- NAGARKATTI S. & FAZALUDDIN M., 1973.- Biosystematic studies on Trichogramma species. II. Experimental hybridization between some Trichogramma sp. from the new world. Syst. Zool. 22 (2), 103-117.
- NAGARKATTI S. & NAGARAJA H., 1978.- Experimental comparison of laboratory reared vs. wild-type Trichogramma confusum (Hym., Trichogrammatidae). I. Fertility, fecundity and longevity. Entomophaga, 23 (2), 129-136.
- NARAYANAN E. & MOOKHERJEE P., 1955.- Effect of nutrition on the longevity and rate of reproduction in Trichogramma evanescens minutum RILEY (Cha., Hymenoptera). Ind. J. Entom. 17, 376-382.
- NISHIDA T., 1956.- An experimental study of the ovipositional behavior of Opius fletcheri SILV. (Hym., Braconidae) a parasite of the melon fly. Proc. Hawaiian Ent. Soc., 16 (1), 126-134.

- NOBLE L. & GRAHAM H., 1966.- Behavior of Campoletis perdistinctus (Viereck) as a parasite of the tobacco budworm (Heliothis virescens). J. Econ. Entom., 59, 1118-1120.
- NORLUND D., CHALFANT R. & LEWIS W., 1984.- Arthropod populations, yield and damage in monocultures and polycultures of corn, beans and tomatoes. Agr. Ecos. Envir., 11, 353-367.
- NORLUND D., CHALFANT R. & LEWIS W., 1985.- Response of Trichogramma pretiosum females to extracts of two plants attacked by Heliothis zea. Agr. Ecos. Envir., 12, 127-133.
- ORPHANIDES G. & GONZALEZ D., 1971.- Fertility and table studies with Trichogramma pretiosum and T. retorridum (Hym., Trichogrammatidae). Ann. Soc. Entom. Amer., 64 (4), 824-834.
- PAK G. & OATMAN E., 1982.- Comparative life table, behavior and competition studies of Trichogramma brevicapillum and T. pretiosum. Ent. exp. appl., 32, 68-79.
- PETERSON A., 1930.- A biological study of Trichogramma minutum RILEY as an egg parasite of the oriental fruit moth. USDA Tech. Bull. 215. 21p.
- PICARD M., 1921.- Le déterminisme de la ponte chez un Hyménoptère térébrant, la Pimpla instigator F. Compt. Rend. Séances Acad. Sc., 172, 1617-1619.
- PINTUREAU B. & VOEGELE J., 1980.- Une nouvelle espèce proche de Trichogramma evanescens WESTW. : T. maidis (Hym., Trichogrammatidae). Entomophaga, 25 (4), 431-440.
- PINTUREAU B., BABAUT M. & VOEGELE J., 1980.- Etude de la compétition entre deux espèces de Trichogramma WESTWOOD (Hym., Trichogrammatidae). Acta Oecol. 1 (2), 165-175.
- PINTUREAU B. & BABAUT M., 1980.- Comparaison des estérases chez 19 souches de Trichogramma (Hym., Trichogrammatidae) appartenant au groupe d'espèces evanescens. Arch. Zool. exp. gen., 121 (4), 249-260.
- PINTUREAU B., GOUJET R., MARTOURET D. & VOEGELE J., 1980.- Etude des estérases chez Trichogramma embryophagum (Hym., Trichogrammatidae). Choix d'une souche pour lutter contre Laspeyresia pomonella L. (Lep., Tortricidae) dans la région parisienne. Bull. Soc. Ent. Mulhouse, 17-24.
- PINTUREAU B. & BABAUT M., 1981.- Caractérisation enzymatique de Trichogramma evanescens et de T. maidis (Hym., Trichogrammatidae); étude des hybrides. Entomophaga, 26 (1), 11-22.
- PINTUREAU B., 1981.- Compétition interspécifique entre espèces de Trichogrammatidae (Hyménoptères): vérification du phénomène d'élimination. Bull. Soc. Ent. Mulhouse, 49-58.
- PINTUREAU B., BABAUT M. & VOEGELE J., 1981.- Etude de quelques facteurs de variation de la fécondité chez T. maidis PINTUREAU et VOEGELE (Hym., Trichogrammatidae). Agronomie, 1 (4), 315-322.
- PINTUREAU B. & BABAUT M., 1982.- Comparaison des enzymes chez 10 souches de Trichogramma (Hym., Trichogrammatidae). In I.N.R.A., Les Trichogrammes 1^{er} Symp. Intern. Antibes (Fr) 20-23 avril 1982, INRA, Paris, 31-44.

- PIZZOL J., 1978.- La diapause chez Trichogramma evanescens WESTW. (Hym., Trichogrammatidae) écotype moldave parasite oophage de la Pyrale du maïs. Diplôme Ecole Pratique des Hautes Etudes (3ème section) Montpellier, 78 p.
- POITOUT S. & BUES R., 1969.- Elevage de plusieurs espèces de Lépidoptères Noctuidae sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. Ann. Zool. Ecol. anim., 2 (1), 79-91.
- PRADHAN S., 1946.- Insect populations studies. IV Dynamics of temperature effect on insect development. Proc. N. Inst. Sci. India, 12, 385-404.
- PUTLER B., 1961.- Biology of Hyposoter exiguae (Hym., Ichneumonidae) a parasite of Lepidopterous larvae. Ann. Ent. Soc. Amer., 54, 25-30.
- QUEDNAU W., 1956.- Die biologischen kriterien zur untercheidung von Trichogramma. Arten. Z. Pflkrankh. 63 (6), 333-344.
- QUEDNAU W., 1957.- Uber den Einfluss von temperatur and Luftfeuchtigkeit auf den Eiparasiten Trichogramma cacoecia MARCHAL (Eine biometrische studie). Mitt. Biol. Bundesans. Land Forstwirtschaft., 90, 1-63.
- RACCAUD-SCHOELLER J., 1980.- Les insectes: physiologie, développement. Masson, Paris, 296 p.
- RUSSO J., 1980.- Caractérisation de quatre souches de Trichogrammes (Hym., Trichogrammatidae) trouvées sur pontes d'Ostrinia nubilalis (Lep., Pyralidae). Thèse 3ème cycle, Univ. Montpellier II, 136 p.
- RUSSO J. & PINTUREAU B., 1981.- Etude biométrique de quatre espèces de Trichogrammes (Hym., Trichogrammatidae). Ann. Soc. Entom. Fr., 17 (2), 241-258.
- RYAN R. & RUDINSKY J., 1962.- Biology and habits of the Douglas fir beetle parasite Coeloides brunneri VIERECK (Hym., Braconidae), in wester Oregon. Can. Ent., 94, 748- 763.
- SAFAVI M., 1968.- Etude biologique et écologique des Hyménoptères parasites des oeufs des punaises des céréales. Entomophaga, 13 (5), 381-495.
- SALT G., 1933.- Experimental studies in insect parasitism. II. Superparasitism. Proc. Roy. Soc., B, 114, 455- 476.
- SALT G., 1935.- Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. Proc. Roy. Soc. London, B, 117, 450-476.
- SALT G., 1937.- The sense used by Trichogramma to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. Roy. Soc. London, B, 122, 57-75.
- SALT G., 1938.- Experimental studies in insect parasitism. IV. Host suitability. Bull. Entom. Res. 29, 223-246.
- SALT G., 1940.- Experimental studies in insect parasitism. VII. The effects of different hosts on the parasite Trichogramma evanescens WESTW. Proc. Roy. Soc. London, A, 15, 81-95.
- SALT G., 1941.-The effects of hosts insect parasitoids. Biol. Rev., 16, 239-263.

- SASABA T., 1964.- Interspecific competition between two species of Trichogramma. Japanese J. Ecol., 14 (5), 200-207.
- SASABA T., 1965.- Interspecific competition between two species of Trichogramma. 2nd report: How are the competition outcomes influenced by the difference of host's distribution. Japanese J. Ecol., 15 (5), 189-193.
- SASABA T., 1966.- Interspecific competition between two species of Trichogramma. III. The analytical study of the competition. Res. Popul. Ecol. 8, 102-106.
- SAVESCU A., 1965.- Constantele Dezvoltarii Insectelor Polivoltine si importanta lor pentru Teoria si practica protectiei Plantelor. An. Inst. Cercet. Prot. Plant., 3, 289-304.
- SAVESCU A., CORDACEA A. & ISMAIL A., 1970.- Analyses of conditions of growth and development in the oophagous wasp Trichogramma evanescens WESTW. with a view to using it as a means of biological control of Noctuids. Anal. Inst. Cerc. Prot. Plant., 6; 359-371.
- SAVESCU A. & NGUYEN N., 1972. - Analysis of conditions necessary for growth and development of Trichogramma chilonis ISH. oophagous wasp in view of its releasing in crops infested by European corn borer (Ostrinia nubilalis) HUBN. Anal. Inst. Cercet. Prot. Plant, 8, 179-189.
- SAVESCU A., 1973.- Criteria for establishing the conditions of release of the wasp Trichogramma embryophagum HTG. in integrated control programmes. Anal. Inst. Cerc. Prot. Plant, 9, 363-376.
- SCHEPETILNIKOVA V., 1939.- On the role of temperature and humidity in the biology of Trichogramma evanescens WESTW. Plant. Prot., 19, 56-66.
- SCHMIDT G., 1970.- The effect of host development on parasitism and mortality of two pest attacked by Trichogramma evanescens (Hym. Trichogrammatidae). Ann. Soc. Entom. Amer., 63, (5), 1319-1322.
- SIMMONDS F., 1956.- Super parasitism by Spalangia drosophilae ASH. Bull. Ent. Res., 47, 361-373.
- SPRADBERY J., 1970.- Host finding by Rhyssa persuasoria L. an Ichneumonid parasite of Siricid Woodwasps. Anim. Behav., 18 (1), 103-114.
- STINNER R., GUTIERREZ A. & BUTLER G., 1974.- An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. Can. Ent., 106 (5), 519-525.
- STINNER R., RIDGWAY R. & MORRISON R., 1974.- Longevity, fecundity, and searching ability of Trichogramma pretiosum reared by three methods. Env. Entom. 3 (3), 558-560.
- TAVARES J., 1982.- Etude comparée de la valeur de deux hôtes de substitution Sitotroga cerealella OLIVIER et Ephestia kuehniella ZELLER pour la multiplication des Trichogrammes. Mémoire de D.E.A., U.E.R. St. Jérôme, Marseille, 30 p.
- TAWFIK M., 1957.- Alkaline phosphatase in the germ cell determinant of the egg of Apanteles. J. Ins. Phys., 1, 286-291.
- TAYLOR T. & STERN V., 1971.- Host-preference studies with the egg parasite Trichogramma semifumatum (Hym., Trichogrammatidae), 64 (6), 1381-1390.

- TELENGA N., 1958.- Taxonomical and ecological characteristics of species from the genus Trichogramma (Hym., Chalcidoidea). Trans. 1er Int. Conf. Ins. Path. Biol. Control, Praha, 355-360.
- THORPE W. & JONES F., 1937.- Olfactory conditioning in a parasite insect and its relation to the problem of host selection. Proc. Roy. Entom. Soc. London, B, 124 (834), 56-81.
- THORPE W. & CAUDLE H., 1938.- A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plant of their host. Parasitology, 30, 523-528.
- TSENG S., 1965.- On the identification of Trichogramma insects. Acta Entom. Sin., 14 (4), 404-410.
- ULLYETT G., 1936.- Host selection by Microplecton fuscipennis (Chalcididae) Proc. Roy. Soc., B, 120, 253-291.
- VAN DEN ASSEM J. & KUENEN D., 1958.- Host finding of Choetospila elegans WESTW. (Hym., Chalcididae) a parasite of Sitophilus granarius L. (Col., Curculionidae). Ent. Exp. & Appl., 1, 174-180.
- VIGGIANI G., 1971.- Ricerche sugli Hymenoptera Chalcidoidea. XXVIII. Studio morfologico comparativo dell' armatura genitale esterna maschile dei Trichogrammatidae. Boll. Lab. Entom. agrar. "Filippo Silvestri" Portici, 29, 182-222.
- VINSON S. & LEWIS W., 1965.- A method of host selection by Cardiochiles nigriceps. J. Econ. Ent., 58, 869-871.
- VINSON S., 1967.- Source of a substance in Heliothis virescens (Lep., Noctuidae) that elicits a searching response in its habitual parasite Cardiochiles nigriceps (Hym., Braconidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 61, 8-10.
- VINSON S., 1972.- Competition and host discrimination between two species of tobacco budworm parasitoids. Ann. Entom. Soc. Amer., 65 (1), 229-236.
- VINSON S. & ABLES J., 1980.- Interspecific competition among endoparasitoids of tobacco budworm larvae (Lep., Noctuidae). Entomophaga, 24 (4), 357-362.
- VOEGELE J., 1970.- Les Aelia du Maroc et leurs parasites oophages. Thèse Dr. ès Sci., Fac. Sci., Orsay, 323 p.
- VOEGELE J., DAUMAL J., BRUN P. & ONILLON J., 1974.- Action du traitement au froid et aux ultraviolets de l'oeuf d'Ephestia kuehniella (Pyralidae) sur le taux de multiplication de Trichogramma evanescens et T. brasiliensis (Hym., Trichogrammatidae). Entomophaga, 19 (3), 341-346.
- VOEGELE J., BRUN P. & DAUMAL J., 1974.- Les Trichogrammes. Modalités de la prise de possession et de l'élimination de l'hôte chez le parasite embryonnaire Trichogramma brasiliensis (Hym., Trichogrammatidae). Ann. Soc. Ent. Fr., 10 (3), 757-761.
- VOEGELE J. & BERGE J., 1976.- Les Trichogrammes (Insectes Hymenop., Chalcidiens, Trichogrammatidae), caractéristiques iso-estérasiques de deux espèces: Trichogramma evanescens WESTW. et T. acheae NAGARAJA, NAGARKATI. C.R. Acad. Sc. Paris, série D, 238, 1501-1503.

- VOEGELE J., POITOUT S., DAUMAL J., BUES R. & PIZZOL J., 1979.- Premiers essais de lâchers de Trichogrammes du groupe evanescens WESTW. (Hym., Trichogrammatidae) contre la Noctuelle du Chou Barathra brassicae L. (Lep., Noctuidae) dans la région d'Hyères (Var). VII Reunion nac. Control Biologico, Veracruz, Mexique, avril, 148-154.
- VOEGELE J., 1982.- Découverte et description de deux nouvelles espèces de Trichogrammes du groupe Euproctidis: Trichogramma brassicae et T. pintoï (Hym., Trichogrammatidae). Ann. Soc. Entom. Fr., 18, 163-166.
- VOEGELE J. & PINTUREAU B., 1982.- Caractérisation morphologique des groupes et espèces du genre Trichogramma WESTWOOD. In I.N.R.A., Les Trichogrammes, 1er Symp. Intern. Antibes (Fr) 20-23 avril 1982, I.N.R.A., Paris 45-75.
- VOEGELE J., 1985.- Trichogramma buesi nouveau nom de T. brassicae VOEGELE 1982 homonyme de T. brassicae BEZDENKO 1968. Entomophaga, 30 (1), 999.
- WESTWOOD J., 1833.- Descriptions of several new british forms amongst the parasitic hymenopterous insects. Lond. Edinb. Dubl. Phil. Mag., 2, 443-445.
- WILLIAMS J., 1951.- Oviposition behaviour of Nemeritis. Proc. Roy. Ent.Soc. London, A, 26, 40-58.
- WYLIE H., 1962.- An effect of host age on female longevity and fecundity in Nasonia vitripennis (WALK.) (Hym., Pteromalidae). Can. Entomol., 94, 990-993.
- WYLIE H., 1963.- Some effects of host age on parasitism by Nasonia vitripennis (WALK.) (Hym., Pteromalidae). Ibid. 95, 881-886.
- WYLIE H., 1964.- Effect of host age on rate of development of Nasonia vitripennis (WALK.) (Hym., Pteromalidae). Ibid. 96, 1023-1027.
- WYLIE H., 1964.- Effect of superparasitism on Nasonia vitripennis (WALK.) (Hym., Pteromalidae). Ibid. 97, 326-331.
- ZASLAVSKIY V. & KVI M., 1982.- An experimental study of some factors affecting fecundity in Trichogramma WESTW. (Hym., Trichogrammatidae). Entomol. Rev., 61 (4), 10-24.

THESE DE DOCTEUR INGENIEUR
(ÉCOLOGIE, MENTION ZOOÉCOLOGIE)

par

João TAVARES

ETUDE COMPAREE DE TROIS ESPECES DE TRICHOGRAMMES:
T. maidis PINTUREAU et VOEGELE, *T. buesi* VOEGELE et
T. embryophagum HARTIG (Hym., *Trichogrammatidae*).

RESUME:

Ce travail porte sur l'étude comparée de trois espèces de Trichogrammes *T. buesi* VOEGELE, *T. maidis* PINTUREAU et VOEGELE et *T. embryophagum* HARTIG, originaires de trois strates végétales bien marquées, respectivement: basse, moyenne et haute.

Une première partie, consacrée à la systématique examine les différences et distances séparant les trois espèces, sur le plan morphologique, biométrique et enzymatique. Elle révèle l'importance de la soie du tornus au niveau taxinomique et les différences marquées au niveau des estérases.

La seconde partie met en évidence l'importance de l'hôte, de la température, du rythme nyctéméral et de la compétition sur la capacité parasitaire, la fertilité, le taux sexuel et l'émergence. *T. embryophagum* se distingue des deux autres espèces par une moindre fécondité et une ponte beaucoup plus étalée, par son caractère dominant dans les compétitions interspécifiques et par son émergence en phase éclairée au lieu d'obscur.

La troisième partie axée sur l'éthologie décrit l'influence de la température et de la lumière sur la mobilité. Elle examine également les différentes séquences du comportement de ponte en fonction de l'hôte et de l'âge des femelles et souligne l'importance de la position du support dans la recherche du site de ponte.

MOTS CLES

- | | | |
|--------------------------|--------------------------|---------------------|
| - <i>T. maidis</i> | - Systématique | - Rythme nyctéméral |
| - <i>T. buesi</i> | - Ethologie | - Taux sexuel |
| - <i>T. embryophagum</i> | - Capacité parasitaire | - Compétition |
| | - Relation hôte-parasite | |