

la lutte biologique à l'aide de Trichogrammes

par Nicole Hawlitzky

Station de recherches de Zoologie, INRA Versailles, 78026 Versailles cedex

L'emploi d'insectes entomophages, prédateurs et parasitoïdes, qui est une des voies de la lutte biologique (*) a pris une ampleur mondiale. Cette méthode de lutte biologique par entomophages, dont les premières réalisations datent de la fin du XIX^e siècle, aux Etats-Unis comme en Europe et en particulier en France (Jourdeuil *et al.*, 1992), s'est développée depuis sous presque toutes les latitudes et s'est propagée dans les cinq continents.

Parmi les Insectes parasitoïdes oophages, les Trichogrammes (*cf.* ci-après) sont particulièrement utilisés non seulement à l'échelle expérimentale mais aussi à l'échelle commerciale. Animés par un même intérêt pour ces auxiliaires, des chercheurs de toutes origines géographiques se sont fédérés ; s'ils étudient les Trichogrammes avec des approches très diversifiées, leur but, dans presque tous les cas, est bien de les utiliser, à plus ou moins long terme, pour maîtriser les fluctuations des effectifs des ravageurs phytophages (voir en *annexé*).

Au sein de l'Organisation internationale de lutte biologique (OILB), il a été créé, en 1982, un groupe de travail (**) *ad hoc*, et un journal de liaison à parution annuelle *Trichogramma News* leur est consacré (***).

(*) Le lecteur souhaitant revoir les définitions des termes d'entomologie dans le domaine de la lutte biologique se reportera au n° 15 du *Courrier*, pp. 21 *et sqq.*

(**) Intitulé *Trichogramma and other egg parasites*, Trichogrammes et autres parasitoïdes oophages, qui se réunit tous les deux ans, soit dans le cadre d'un congrès du même nom, soit dans une session incluse dans les congrès internationaux d'Entomologie. A signaler que le prochain aura lieu à Pékin, en Chine, et est annoncé à la rubrique « Annonces de colloques ».

(***) Le groupe puis la revue (en 1983) furent mis en place par S.A. Hassan (Allemagne, alors RFA), J. Voegelé (France, station INRA d'Antibes) et J. Van Lenteren (Pays-Bas). Actuellement, ces 2 derniers pays sont représentés respectivement par E. Wajnberg (INRA Antibes) et G. Pak.

1. Les Trichogrammes : identité et biologie

Les Trichogrammes sont des micro-Hyménoptères Chalcidiens de la famille des *Trichogrammatidae*. On en connaît actuellement 132 espèces, tous du genre *Trichogramma*. Leur taille est souvent inférieure au millimètre. L'ordre des Hyménoptères regroupe des Insectes aux moeurs diverses : parmi eux, les Tenthrèdes, les Fourmis, les Abeilles, les Guêpes, etc. et, beaucoup moins connues, une très grande variété d'espèces vivant aux dépens d'autres Insectes en parasites ou prédateurs, selon des modalités elles-mêmes très dissemblables.

Les Trichogrammes, quant à eux, sont des parasitoïdes oophages. La larve des parasites de ce type se développe à l'intérieur de l'oeuf de l'Insecte-hôte, dont l'embryon est tué à un moment plus ou moins précoce de la vie larvaire du parasitoïde. Avec les Trichogrammes, l'hôte est tué très tôt et ce sont ses tissus désintégrés et son vitellus qui servent de nourriture à la larve du Trichogramme (voir encadré) et assurent son développement jusqu'à sa métamorphose, transformation en nymphe puis en « imago » (insecte parfait, adulte). Puis cet imago mène une vie libre, consacrée à l'accouplement et à la recherche, par la femelle, d'oeufs-hôtes pour y déposer sa ponte (fig. 1) ; il se nourrit de matières sucrées (miellat de Pucerons) ou de substances protéiques (pollen des fleurs).

Dans cet article, à la suite de l'alimentation et du développement des larves de *Trichogramma brassicae*, on détaillera l'emploi en lutte biologique de cette espèce particulièrement bien étudiée.

Le développement du Trichogramme

Lorsqu'il vient d'être pondu dans un oeuf où la bandelette embryonnaire est à son maximum de développement, l'oeuf du Trichogramme mesure 108 x 35 μm . Agé de 13 heures, il est au stade blastoderme. Il a déjà augmenté de taille et mesure 130 x 55 μm . Ce stade est bien reconnaissable à sa couche cellulaire périphérique visible aussi bien sur l'oeuf *in vivo* que sur coupes histologiques. A l'âge de 22 heures, l'oeuf renferme un embryon et sa taille n'a guère augmenté (136 x 66 μm). A 35 h 1/2, un oeuf de 159 x 97 mm au pôle le plus large contient une larve prête à éclore.

Le tube digestif de la larve nouveau-née est formé de 3 parties bien individualisées : stomodéum, mésentéron (surtout) et proctodéum (respectivement, les parties antérieure, moyenne et postérieure - aux origines embryologiques et aux fonctions distinctes - du tractus digestif d'un Insecte). Elle commence à s'alimenter très tôt, en utilisant le milieu le plus proche de sa région stomodéale. Le mésentéron contient du vitellus (sous forme de matière pulvérulente ou de globules vitellins) ou bien des cellules de la bandelette embryonnaire de l'hôte.

La larve de 1^{er} stade, qui se développe en 3 heures, est cylindrique et très condensée, ce qui lui donne un aspect trapu. Elle est immobile et mesure 168 x 104 μm . Elle occupe à ce moment environ 1/5 de la largeur de l'oeuf-hôte et moins d'1/4 de sa longueur. Le plus souvent, à l'extrémité postérieure de cette larve, se trouve une masse de forme plus ou moins arrondie, constituée par la condensation de la membrane embryonnaire.

Au 2^e stade, la larve prend une forme plus allongée ; elle est très mobile. Sa taille : 326 x 100 μm .

C'est un stade très fugace, qui ne dure qu'une heure environ. La larve de 2^e stade a un mésentéron de volume plus important, et dont le contenu est de même nature mais plus dense que celui de la larve du stade précédent.

Au cours du 3^e stade, le plus long (de l'ordre de 33 heures), la larve subit une forte croissance. Pendant les 3 premières heures, elle est en forme de poire (larve piriforme). L'ingestion des tissus de l'hôte s'intensifie au début de ce stade et le mésentéron emplit presque toute la cavité générale. Son contenu est très diversifié : des fragments importants de la bandelette de l'hôte s'y trouvent sous forme de cellules isolées mais juxtaposées et de cordons où les noyaux pyénotiques sont encore visibles ou non ainsi que des granules isolés. A ce stade apparaissent, en contact avec le bord interne de l'épithélium intestinal, des fragments de l'hôte qui ne présentent plus de structure, indices d'une digestion intestinale déjà bien avancée, qui complète une digestion pré-orale effectuée par des enzymes salivaires. La larve mûre, ronde, succède à la larve piriforme : elle va rapidement, 10 heures après son éclosion, occuper tout le volume de l'oeuf-hôte, après quoi elle cessera de s'alimenter, l'hôte étant en effet entièrement consommé. 27 heures plus tard, elle se transformera en prénymphe.

La prénymphe a un aspect typique, dû à un tissu adipeux chargé de produits d'excrétion azotée, des urates, résultant du métabolisme digestif. Chez la nymphe, ces produits vont progressivement se condenser et seront évacués par l'adulte près d'émerger.

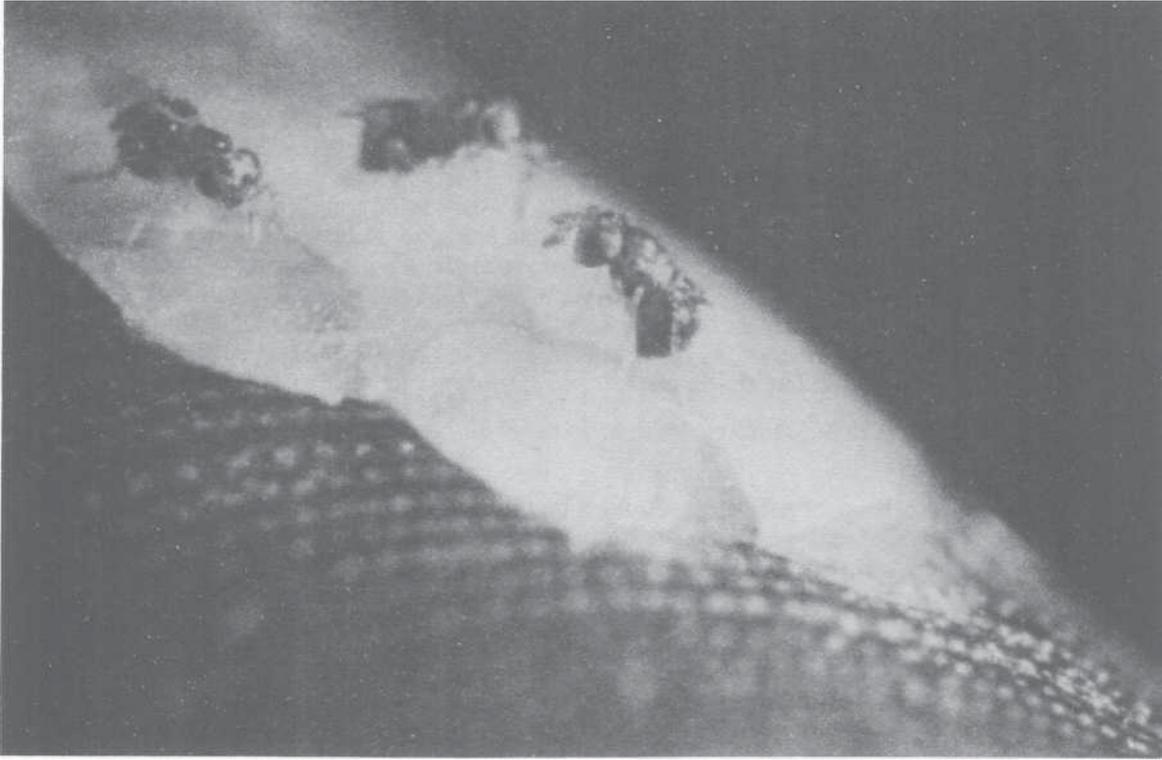


Figure 1. Trichogrammes adultes parasitant des oeufs de la Pyrale (cliché INRA Antibes)

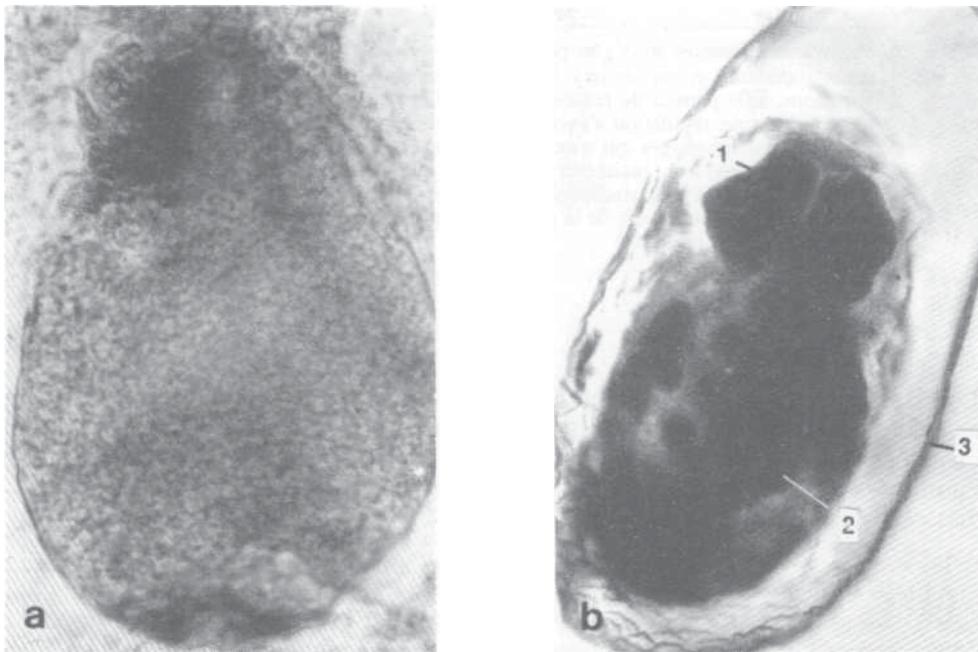


Figure 2. La larve du Trichogramme (a), après avoir dévoré le vitellus et l'embryon du Lépidoptère-hôte, se transforme en nymphe (b), qui occupe l'oeuf vide (clichés Nicole Hawlitzky)
a : larve de 3^e stade - la région céphalique est en haut, le reste du corps est occupé par un énorme tube digestif, rempli de l'hôte ; b : nymphe - les lobes céphaliques (1) et les ébauches d'appendices (2) sont visibles au travers du chorion de l'oeuf de l'hôte (3).

La pénétration de la tarière de la femelle dans l'oeuf de l'hôte pour y injecter son propre oeuf entraîne une modification du milieu hôte, ce que montrent des coupes histologiques effectuées dans des oeufs-hôtes, 12 heures après la ponte du Trichogramme : la bandelette embryonnaire est en cours de désorganisation et l'on observe de nombreux noyaux en voie de dégénérescence. Ces modifications sont certainement dues à une substance injectée en même temps que le dépôt de l'oeuf. Ainsi, dès avant son éclosion, la larve parasitoïde trouve-t-elle un milieu hôte préparé pour son alimentation. Cette désorganisation s'accroît avec le temps. Tout de suite après son éclosion, la larve de Trichogramme commence à ingérer le contenu de l'oeuf-hôte (vitellus et embryon). Tout au long de sa vie larvaire, elle se nourrit de la totalité de cet oeuf, dont le contenu sera aspiré. Ensuite, elle se nymphosera et l'adulte près d'émerger découpera un orifice dans le chorion (l'enveloppe de l'oeuf) par lequel il sortira à l'air libre. L'embryogenèse dure en moyenne 35 h 1/2 (à 23°C). De la ponte à l'éclosion, l'oeuf-hôte voit sa longueur augmenter de 20 % et sa largeur de 50 %.

Les oeufs parasités par les Trichogrammes deviennent noirs au bout de quelques jours, ce qui permet de les distinguer des oeufs sains.

Chez *T. brassicae*, la femelle peut parasiter, selon les conditions, 80 à 110 oeufs-hôtes au cours de sa vie. Non fécondée, elle pond des oeufs d'où naîtront des individus mâles ; fécondée, sa progéniture sera des 2 sexes. Mais ceci n'est pas une règle chez ce genre. Les Trichogrammes, selon l'espèce, présentent en effet une parthénogenèse arrhénotoque (comme ci-dessus) ou télythoque (les individus engendrés sans accouplement sont des femelles) avec ou pas, possibilité d'une reproduction sexuée.

Les Trichogrammes, dans la nature, parasitent des Insectes variés, appartenant à plusieurs ordres, dont nombre de ravageurs des cultures et des forêts. A ce titre, ce sont des Insectes utiles, mais dont l'impact sur les populations des prédateurs est très généralement insuffisant et, en tous cas, très irrégulier. On doit donc les multiplier en masse pour les lâcher - au bon endroit, au bon moment - à chaque fois que nécessaire, dans le cadre d'une stratégie dite d'épandages inondatifs, laquelle est appliquée pour beaucoup d'Insectes et d'Acariens entomophages. L'intérêt particulier des Trichogrammes - oophages - réside dans le fait qu'ils éliminent les ravageurs qu'ils attaquent avant que ceux-ci n'aient commencé à faire des dégâts.

Parmi les différentes stratégies possibles en lutte biologique, celle des lâchers inondatifs et saisonniers de parasitoïdes pallie efficacement deux situations. Elle permet de renforcer des populations naturelles indigènes dont l'action de régulation s'avère insuffisante ou d'introduire régulièrement des entomophages qui n'existent pas dans une région ou un pays et qui n'arrivent pas à se maintenir d'une année sur l'autre, ceci étant dû soit à une inadaptation aux conditions écologiques locales, soit à une absence d'hôtes de relais en dehors de la période d'apparition du stade-cible du ravageur visé, hôte principal.

L'élevage en masse des Trichogrammes - comme celui de beaucoup d'auxiliaires - se pratique non pas sur le ravageur-cible mais sur un hôte de substitution, beaucoup plus facile à élever lui-même en toute saison mais capable d'assurer le développement correct de l'auxiliaire. Les 2 espèces les plus fréquemment employées sont la Pyrale de la farine *Anagasta kuehniella* et l'Alucite des céréales *Sitotroga cerealella* (Lépidoptères).

Pour faciliter les élevages de masse, des études sont développées depuis plusieurs années aux Etats-Unis, en Chine et en France - à l'INRA (S. Grenier et G. Bonnot du laboratoire INRA/INSA de Biologie appliquée à Villeurbanne) - pour élaborer des oeufs et des milieux artificiels permettant aux femelles d'y pondre et aux larves de s'y développer. Sur le plan théorique, il semblerait que les Trichogrammes, par la simplicité (relative) de leur mode alimentaire oophage et la nature des aliments qu'ils ingèrent, puissent bénéficier rapidement d'un milieu artificiel. Sur le plan pratique, il en va tout autrement car les biochimistes et les biologistes qui oeuvrent en commun à cette mise au point se heurtent à de multiples problèmes.

2. Un exemple de lutte biologique à l'aide de Trichogrammes en France : la lutte contre la Pyrale du Maïs *Ostrinia nubilalis*

En France, l'importance des cultures céréalières, Maïs inclus, dont la superficie était de 3 millions d'hectares en 1983 et l'utilisation d'insecticides chimiques dont l'action néfaste sur la faune auxiliaire a été clairement montrée (Chambon, 1982), ont conduit l'INRA à entreprendre et développer des recherches de base ou finalisées sur *Ostrinia nubilalis* (Lép. *Pyralidæ*), sur des espèces de Trichogrammes parasitant ses oeufs et sur l'élaboration d'une stratégie de lutte biologique. C'est ainsi que, sous l'impulsion d'E. Biliotti (alors inspecteur général des disciplines phytosanitaires de l'INRA), un laboratoire des Trichogrammes a été créé en 1973 par J. Voegelé à la station de Lutte biologique d'Antibes (dirigé alors par P. Jourdhéuil).

J. Voegelé rentrait du Maroc, où, à Meknès, au « Laboratoire de campagne », il avait acquis une grande expérience des Insectes oophages au cours de ses travaux sur les Punaises des céréales. Il noua des collaborations d'abord avec l'INRA de Colmar (en 1974, avec J. Stengel et G. Schubert - Voegelé *et al.*, 1975) puis avec l'INRA de Versailles (en 1975, avec Y. Durand et M. Augendre, puis, en 1978, avec l'auteur du présent article). En plus de ces collaborations internes, deux partenaires privés se sont joints à l'INRA dès les premières années, dont l'UNCAA (Union nationale des coopératives agricoles d'approvisionnement). Cet organisme est actuellement le producteur et le principal commercialisateur de l'agent biologique TR16 (*Trichogramma brassicae*) en France.

La stratégie d'intervention a été élaborée entre 1974 et 1984. Plusieurs étapes se sont déroulées soit simultanément, soit successivement. Les études ont été conduites en conditions contrôlées au laboratoire, semi-contrôlées (serre ou abri) ou naturelles (plein champ) ; le choix de l'auxiliaire, l'étude de sa biologie et de sa dynamique de population, la mise au point de sa production en masse, la définition et l'ajustement des procédures d'épandage au champ ont mobilisé de nombreux spécialistes.

2.1. Identité et caractéristiques de l'Insecte

Il fut procédé au préalable à l'**inventaire** des Trichogrammes présents naturellement. Une collecte des oophages d'*O. nubilalis* dans diverses régions de France fut effectuée en 1973. Trois espèces de Trichogrammes furent trouvées, mais parasitant moins de 1 % des oeufs de la Pyrale : *Trichogramma semblidis* Aurivilius, *T. dendrolimi* Matsumura et *T. evanescens* Westwood. Par contre, il existait, en Moldavie (à l'époque en URSS), des populations beaucoup plus importantes (taux de parasitisme naturel : 90 %) d'un *Trichogramma evanescens* (ainsi nommée par les Soviétiques) qu'une mission en Moldavie a permis de récolter (Voegelé, 1986). Cette espèce, choisie pour les études et les développements ultérieurs, s'est avérée être en réalité *T. brassicae* Bezdenko (Pintureau, 1990).

C'est ainsi qu'il fallut résoudre de délicats **problèmes d'identification**. Les méthodes employées, au début de nos recherches, en matière de systématique des Trichogrammes, ne tenaient pas compte de la variabilité des individus au sein de l'espèce. Pour caractériser avec certitude *T. brassicae*, qui fait partie d'un complexe d'espèces dites jumelles, il a fallu faire appel tour à tour à des mesures de caractères morphologiques et des analyses statistiques multidimensionnelles (Russo et Pintureau, 1981) et aux profils enzymatiques (Voegelé et Berge, 1976 ; Pintureau et Babault, 1980, 1981 ; Debret *ét al.*, 1983). Cette espèce d'abord décrite comme nouvelle sous le nom de *T. maidis* Pintureau et Voegelé, 1980, a été mise en synonymie avec *T. brassicae* Bezdenko, qui appartient au groupe *evanescens* (Pintureau, 1990). *T. brassicae* peut par ailleurs s'hybrider avec *T. evanescens* Westwood. On constate alors un phénomène d'induction de la thélytoquie. L'absence d'hétérosis (effet qui se manifeste sur la descendance, à la 1^{ère} génération, de 2 individus de races différentes de la même espèce) et la présence de fortes incompatibilités observées ont conduit à la conclusion qu'il s'agissait de 2 espèces (Pintureau *et al.*, 1982).

Nomenclature...

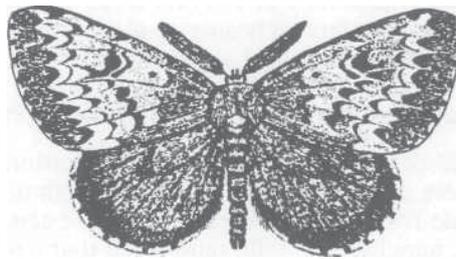
La taxinomie, science du classement des êtres vivants, suit des principes et des cheminements qui peuvent aisément dérouter le profane. Pour l'agriculteur, le « tricho » qu'il épand est *Trichogramma maidis*, nom qu'il portait lors de son homologation en 1988 et que les producteurs n'ont pas (encore) changé.

Comme tout ce qui est vivant, un Trichogramme se voit baptiser d'un « binom linnéen » (pratique due à C. von Linné) écrit en latin (de labo, parfois franchement de cuisine...), souligné dans le manuscrit, imprimé en italique : le nom du genre (commençant par une capitale) est suivi de celui de l'espèce. Le tout est complété par le nom du savant qui a procédé au baptême (sous forme d'une publication dans une revue spécialisée, dûment contrôlée). Manies de spécialistes ? Indispensable rigueur, plutôt, qui, associée au fait que cette écriture latine est en usage quelle que soit la langue du texte, permet de savoir à quel animal (ou plante) on a affaire.

Dans le cas des entomophages, l'identification précise de l'agent biologique - au niveau spécifique, voire infraspécifique - importe absolument, alors que n'existe souvent absolument aucun caractère distinctif visible entre 2 « taxons » (catégories taxonomiques) voisins, bien différents pourtant par leurs capacités. Elever et distribuer un auxiliaire inefficace à la place de l'agent dont les capacités destructrices ont été vérifiées et homologuées, est en tout cas une catastrophe économique. Et cela s'est déjà produit, dans le cadre de la lutte biologique contre le Pou de Californie, une Cochenille des agrumes.

Les progrès des techniques d'identification sont une des (bonnes) causes des changements de nomenclature, auxquels il faut se plier. La règle de priorité, qui veut que si l'on découvre - au fond d'un grenier p. ex. - une mention de l'animal antérieure à celle d'où est issu le nom actuel, le nom (de genre) actuel disparaît au profit de celui indiqué sur la trouvaille, est beaucoup plus discutable. Un exemple de ses excès : l'auteur de ces lignes a entrepris en 1973 un travail de recherche sur *Lymantria dispar*, le Bombyx disparate (qui s'était jadis appelé *Bombyx*, *Liparis*, *Porthetria*, *Ocneria*,...); il publia en 1974 sur *Porthetria dispar*, puis, de nouveau sur *Lymantria dispar*, titre d'un livre paru en 1989; actuellement il écrit, comme tous ses confrères européens, *Porthetria dispar* tandis que ses collègues nord-américains conservent *Lymantria*... La seule ressource serait-elle alors le dessin ?

A.F.



Parmi les caractéristiques biologiques de l'agent de lutte biologique, on s'est particulièrement attaché à établir la **caractérisation biologique du Trichogramme en fonction de la température**. Celle-ci a porté, en conditions contrôlées ou naturelles, sur :

- des caractéristiques du développement préimaginal : durée du développement, seuils de développement inférieur et supérieur, température optimale, mortalité (Russo et Voegelé, 1982a) (Hawlitzky, non publié), croissance en relation avec le mode d'alimentation et métabolisme (Hawlitzky et Boulay, 1982, 1988), arrêts de développement (Voegelé, 1976) ;
- des caractéristiques biologiques des adultes : nombre d'oeufs parasités, taux sexuel, mortalité, vitalité (Russo et Voegelé, 1982b), capacité de recherche de l'hôte (Feirrer *et al.*, 1979).

2.2. La production des Trichogrammes

L'utilisation pratique des Trichogrammes repose sur une chaîne de procédures - production de l'hôte de substitution, production des Trichogrammes, lâchers de ces derniers, assortis des contrôles *ad hoc* - qu'il faut mettre au point et faire fonctionner en parfait synchronisme. Le schéma de la figure 3 décrit les cycles engrenés correspondant à ces procédures.

Dans l'attente de la disponibilité d'un oeuf-hôte artificiel qui soit compétitif avec l'oeuf d'Insecte (Grenier et Bonnot, 1988) la **multiplication de masse des Trichogrammes** est assurée actuellement sur les oeufs d'*Anagasta kuehniella*, qu'il s'agit de produire.

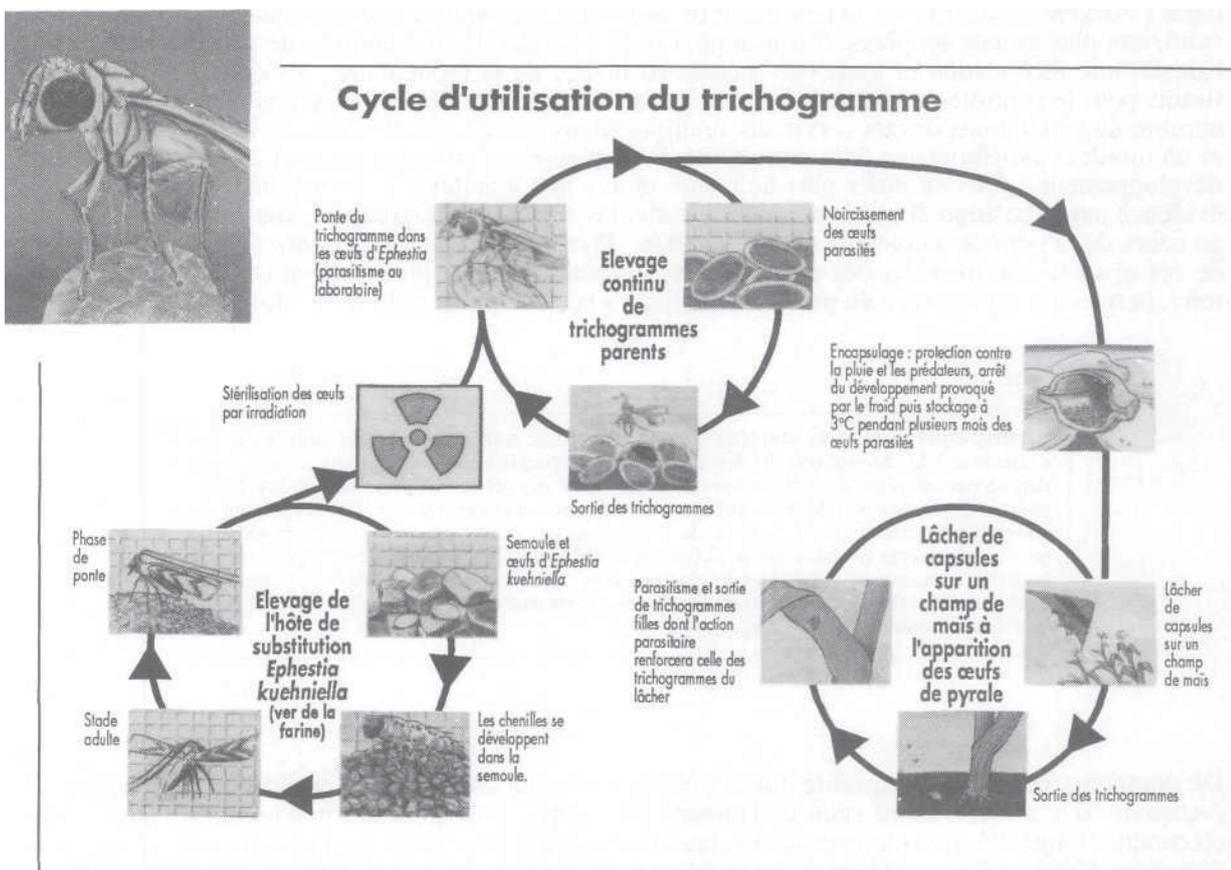


figure 3. Production et lâcher des Trichogrammes
 dessin de B. Masson pour les panneaux en vitrine du siège de l'INRA, à partir d'un schéma mis au point par L. Cario, A. Fraval et N. Hawlitzky

L'unité de production de cette Teigne de la farine a fait, depuis les travaux de Jeanne Daumal et de ses collaborateurs (à la station de Zoologie INRA d'Antibes, avant 1975), l'objet de perfectionnements constants tant au niveau de la recherche (INRA) que de son fonctionnement (UNCAA). Les quantités en jeu sont impressionnantes : durant l'année 1989-1990, la biofabrique de l'UNCAA, à Valbonne (Alpes-Maritimes) a produit près de 14 milliards d'oeufs de la Teigne, utilisés à la production de 3,5 milliards de Trichogrammes, eux-mêmes nécessaires à la protection de 10 000 ha de maïs contre *O. nubilalis* (cf. tab. III). A noter que l'UNCAA construit une nouvelle biofabrique, dont la production permettra de traiter 40 à 60 000 ha.

Les Trichogrammes destinés aux traitements contre la Pyrale du Maïs sont produits en continu, ou avec un arrêt du développement (voir ci-après). L'élevage de laboratoire, dans de petits tubes cylindriques en verre où est disposée une languette de carton portant, collés, des oeufs du papillon et des gouttelettes de miel pour la nourriture des imagos du parasitoïde, est remplacé, au stade industriel, par une production en capsules de carton, à l'intérieur desquelles s'effectue le stockage des oophages au froid et qui facilitent leur distribution sur le terrain ; ce procédé de multiplication permet de limiter considérablement le superparasitisme (plusieurs Trichogrammes peuvent se développer aux dépens d'un unique oeuf de papillon, mais ils sont alors chétifs...).

Le **stockage des Trichogrammes**, s'il n'est pas absolument indispensable, offre de nombreux avantages (Voegele *et al.*, 1986) : la possibilité de distribuer le produit à grande distance par la chaîne du froid, une plus grande souplesse d'utilisation, l'amortissement des installations de production sur toute l'année, une fécondation et longévité accrues au niveau de la progéniture, des délais de temps suffisants pour le contrôle de qualité lors de la production de masse des entomophages, une limitation du nombre de générations devant servir aux multiplications successives (et donc de la dérive génétique) et un meilleur synchronisme hôte-parasitoïde. Pour réaliser ce stockage, on met à profit les arrêts de développement - pouvant durer plus de quatre mois - que manifeste *T. brassicae*, et qu'on a mis en évidence par exposition et suivi journalier d'individus au stade embryonnaire, sous abri sur le terrain, au cours de la période automnale (Voegele, 1976 ; Pizzol, 1978 ; Voegele *et al.*, 1988). On a, à partir de ces résultats, pu instaurer des arrêts de développement chez *T. brassicae* en conditions de laboratoire, permettant un stockage du produit biologique à l'état de prénymphe à 3°C durant 3 à 8 mois.

Le degré-jour (que l'on abrégera ici en DJ) est une unité pratique très utile pour qui s'intéresse à la chronologie du développement des poïkilothermes (animaux à sang froid, dépourvus de régulation thermique aussi efficace que celle des Oiseaux et des Mammifères), très dépendante des conditions thermiques. La vitesse de leur développement est souvent proportionnelle à la dose de chaleur reçue, qu'on exprime en DJ, produit du nombre de degrés excédant un seuil (en dessous duquel il n'y a aucun développement) par la durée exprimée en jours. Les Insectes suivent - généralement - une telle loi, tout à fait analogue de celle qui régit la cinétique des réactions chimiques (loi de Vant'Hoff). En jargon de spécialiste, le seuil est appelé « base ».

De nombreux **contrôles de qualité** doivent être réalisés tout au long de la production de masse de *T. brassicae*. Il y a tout d'abord celui de l'identité de l'espèce, puis celui des potentialités des individus (fécondité, longévité, taux de parasitisme, taux d'émergence et proportions respectives de mâles et de femelles). Celui de l'état de l'hôte de substitution est également important. On sait par exemple (Pizzol et Voegele, 1988) que ce sont les oeufs d'*A. kuehniella* âgés de 24 h, pondus au cours des premiers jours et stockés au froid moins de 7 jours qui conviennent le mieux au développement de l'oophage, particulièrement dans le cas où l'on bloquera le développement de l'auxiliaire par le froid, pour le stocker. Le contrôle de la multiplication en capsule est doublement important ; il y a lieu en effet de vérifier, d'une part, que les gouttelettes de miel, nourriture indispensable aux Trichogrammes adultes, sont bien présentes et que le diamètre des trous pratiqués dans les capsules est suffisant pour leur sortie et, d'autre part, que les valeurs des taux de parasitisme et de superparasitisme sont normaux. Ce dernier peut en effet subir des modifications d'ordre génétique (Wajnberg et Pizzol, 1989). Il y a lieu également, toujours au niveau des préoccupations d'ordre génétique, d'éviter la consanguinité, laquelle fait

que les mâles sont de plus en plus nombreux, amenant l'extinction de la population. La dérive génétique (démontrée par Bigler *et al.*, 1982 sur *T. brassicae*) est également à contourner, ce qui peut être réalisé en constituant des lignées isofemelles à partir de populations naturelles (une centaine). Le rythme des successions de générations - on l'a déjà indiqué - peut être ralenti grâce à l'induction des arrêts de développement ; les lignées seront réhomogénéisées juste avant les multiplications intensives. Chaque année, la moitié environ des lignées sont renouvelées à partir de recaptures effectuées dans les champs de Maïs et l'on veille, en outre, à leur ménager des conditions changeantes : retour sur hôte naturel, conditions thermiques fluctuantes. A défaut, on risquerait d'aboutir à des « trichos d'usine », peut-être très bien adaptés, par sélection, à leur vie en capsule mais ayant perdu une partie des compétences pour lesquelles on les emploie : trouver les oeufs de la Pyrale du Maïs et les parasiter.

2.3. L'épandage des Trichogrammes

Les Trichogrammes, utilisés en lâchers inondatifs, doivent être présents - et actifs - au champ au début de la période de ponte du ravageur. Celle-ci étant assez étalée dans le temps, des « vagues » supplémentaires de Trichogrammes viendront assurer une « couverture de la ponte » suffisante dans le temps. Les capsules d'autre part, sont à répartir dans le champ suivant un schéma qui minimise leur nombre et le travail de dépôt, tout en assurant une dispersion homogène des parasitoïdes.

Parallèlement à des études de la répartition spatiale des pontes de la Pyrale dans les champs (Vaillant, 1985) et sur la plante (Vaillant et Hawlitzky, 1990), on a recherché des éléments prévisionnels ou indicateurs de l'apparition du stade oeuf du ravageur et de l'évolution de la ponte. Ces travaux de dynamique des populations (Stengel, 1982 ; Hawlitzky, 1986) ont permis de retenir un critère thermique basé sur la somme des degrés-jours enregistrés : par exemple 370 DJ, avec un seuil de 10 °C, à compter du 1^{er} janvier, l'utilisation de ce critère a permis, pour les régions concernées, un meilleur ajustement de la date du premier lâcher aux premières pontes mais, lors de l'extrapolation à d'autres régions, le succès a été moins probant (Hawlitzky *étal.*, 1987).

L'activité des Trichogrammes une fois lâchés dans le champ de Maïs a été suivie en conditions naturelles ou artificielles d'infestation par la Pyrale et, à partir de la date de lâcher d'une génération de l'entomophage, les durées de dispersion et d'activité des individus de cette dernière, celles du développement puis d'activité de ceux de la génération-fille ont été mesurées, par des observations journalières ou pluri-hebdomadaires, sur plusieurs années climatiques, en particulier dans le Bassin parisien. Ainsi a-t-on pu préciser le laps de temps devant s'écouler entre deux lâchers et le nombre de ceux-ci à réaliser avant que les générations-filles correspondantes interviennent et renforcent cette action de régulation. En outre, l'impact de la répartition des points de lâcher dans un champ et de leur nombre en relation avec le taux de parasitisme a permis de mieux connaître la dispersion des Trichogrammes et de procéder à une réduction progressive du nombre de ces points (Voegele, 1986). On a complété ces données au moyen d'études biologiques et biométriques très précises portant sur la répartition du parasitisme en fonction des différents niveaux foliaires et apporté par là des informations sur la cinétique et l'aire d'activité des adultes de Trichogrammes (Hawlitzky et Vaillant, non publié).

Tableau I. Evaluation du synchronisme entre les 1^{ères} pontes d'*Ostrinia nubilalis* et l'émergence des adultes de *Trichogramma brassicae* du 1^{er} lâcher
 Résultats obtenus en région parisienne ; SDJ : somme de DJ calculée en base 10 à partir du 1^{er} janvier = date de sortie du froid de *T. brassicae* et de leur installation en abri

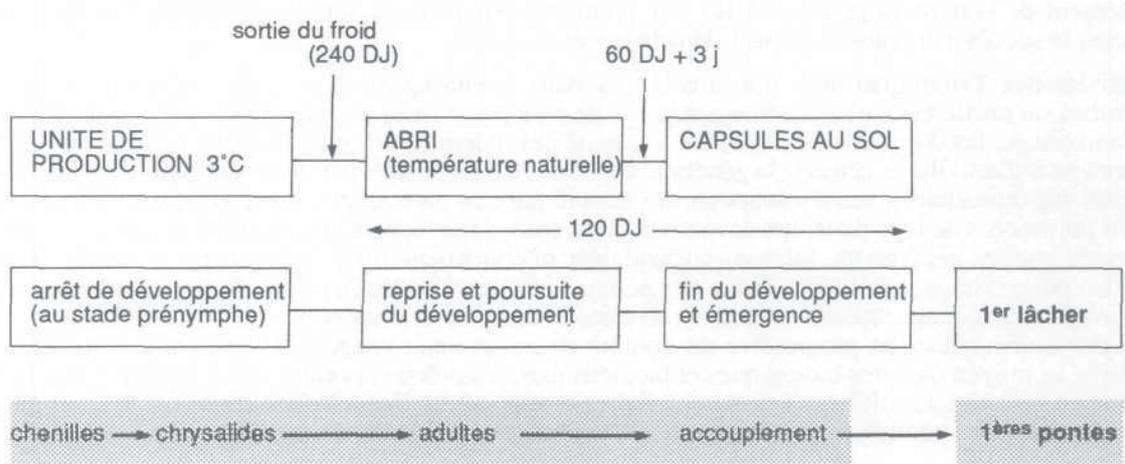
année	SDJ	émergence de <i>T. brassicae</i>	1 ^{ères} pontes d' <i>O. nubilalis</i>
1984	240	7 juillet	9 juillet
1987	240	5 juillet	3 juillet
1988	240	26 juin	24 juin
1989	240	16 juin	14 juin

L'élaboration de la stratégie de lutte a reposé sur l'étude, dans les conditions naturelles du plein champ, de 9 composantes des lâchers, considérées chacune sous différentes expressions, et testées seules ou en combinaison avec une ou plusieurs des 8 autres (Hawlitzky *et al.*, 1986 ; 1987 ; Kabiri *et al.*, 1990 ; 1991). Ces composantes sont relatives : - aux caractéristiques biologiques de *T. brassicae* (type de développement lors de la production, stades lors du dépôt sur le terrain) ; - à la présentation de ce matériel biologique (oeufs parasités épanchés nus ou protégés) ; - aux caractéristiques des lâchers (dose à l'hectare, dose par lâcher, nombre de lâchers, intervalle de temps entre deux lâchers, date du premier lâcher par rapport à la ponte du ravageur, répartition et nombre des points de lâcher).

En 1984, **la stratégie initiale** était la suivante : on effectuait 3 lâchers, constitués chacun de 2 vagues de *T. brassicae* déposées simultanément différant par un stade de développement de l'agent. Les lâchers étaient séparés par 10 jours et les vagues par 5 jours (Hawlitzky *et al.*, 1987), ou par 50 DJ (Kabiri *et al.*, 1990 ; 1991).

Son **évolution** résulte des inconvénients qui sont apparus et des solutions qu'on a su y apporter. Quatre problèmes furent identifiés, relatifs aux points suivants : - le synchronisme entre les premières pontes à *O. nubilalis* et premières émergences de *T. brassicae* ; - la couverture régulière et totale de la ponte par les différents lâchers ; - la présentation des Trichogrammes en capsules et le mode d'épandage ; - l'influence du développement de la végétation (importance du volume foliaire) sur l'efficacité parasitaire.

Figure 4. Principe assurant la coïncidence entre les 1^{ères} pontes d'*Ostrinia nubilalis* et le 1^{er} lâcher de *Trichogramma brassicae*
Cas de la région parisienne
Encadrés : étapes de la production des Trichogrammes ; grisé : développement de la Pyrale du Maïs
DJ : degré-jour

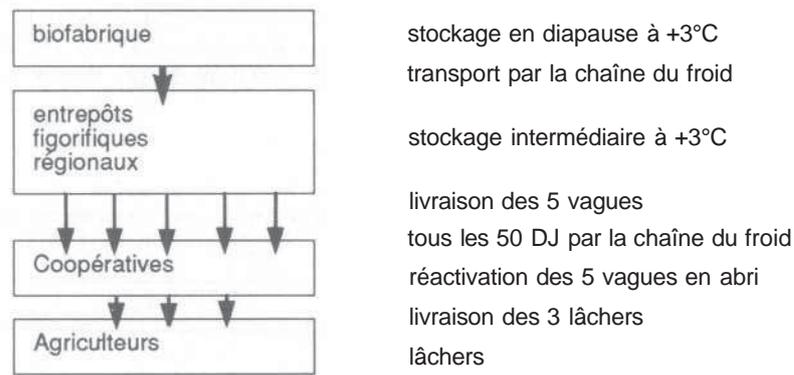


1 : Synchronisme

A l'exception de l'Alsace, où une prévision à trois semaines du début de ponte d'*O. nubilalis* s'est avérée possible, aucun élément suffisamment prévisionnel ou constant n'a été trouvé dans les différentes régions de France où sévit la Pyrale. On a donc recherché une méthode permettant d'assurer le synchronisme le plus exact possible entre les premières pontes de la Pyrale et l'émergence des Trichogrammes du premier lâcher (Hawlitzky *et al.*, 1987). Les Trichogrammes, rappelons-le, sont stockés au froid, au stade prénymphe. Une fois installés à température ambiante, leur développement reprend, le temps nécessaire à l'émergence des imagos dépendant de cette température (pratiquement, au bout d'un nombre déterminé de degrés-jours). Ces mêmes conditions thermiques s'imposent aux Pyrales, dont la ponte n'intervient qu'au bout d'un certain nombre (connu) de degrés-jours. Ces informations permettent de déterminer la date à laquelle il convient de sortir les capsules de la chambre froide (fig. 4). La fiabilité de la méthode est illustrée par le tableau I.

Dans la pratique de la lutte, toutes les informations concernant l'évolution de la Pyrale sont centralisées à la biofabrique. En fonction de ces données, qui sont complétées par le suivi des températures (reçues d'un serveur Minitel), les différentes « vagues » de Trichogrammes du traitement sont acheminées une à une et tous les 50 DJ, de l'entrepôt frigorifique vers la coopérative pour un réveil en conditions naturelles (fig. 5).

Figure 5 : Schéma de distribution des Trichogrammes

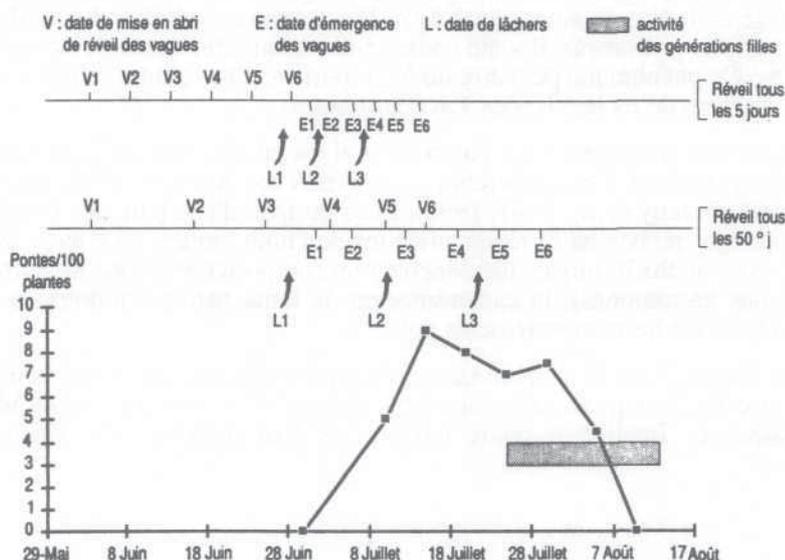


Le coût de ce type de traitement est actuellement plus élevé que celui d'une intervention avec un insecticide chimique. Cependant, la protection de l'environnement est assurée : les Insectes auxiliaires sont épargnés et les Vertébrés (dont l'Homme) n'encourent aucun risque.

2 : Couverture de la ponte

Il n'est pas possible de maintenir constant à 5 jours l'intervalle d'émergence des vagues successives. En effet, l'émergence des Trichogrammes est fonction de la température extérieure au moment de la fin du développement pré-imaginal, les capsules étant dans un abri de type météorologique. Aussi, pour un premier lâcher à effectuer début juillet 1987, en Eure-et-Loir, les trois premières vagues ont-elles été séparées chacune respectivement par 2 jours seulement (donc 4 jours au total au lieu de 15). Dès 1988, les vagues ont été sorties de 50 DJ en 50 DJ, correspondant à des intervalles allant en diminuant (en juillet, une journée = 10 à 15 DJ) et la couverture de la ponte a été régulière et totale par les différentes vagues d'émergence qui, elles aussi, ont été séparées par cette même somme de degrés-jours (fig. 6).

Figure 6. Comparaison de deux protocoles de réveil des Trichogrammes cas de la Seine-et-Marne, en 1985

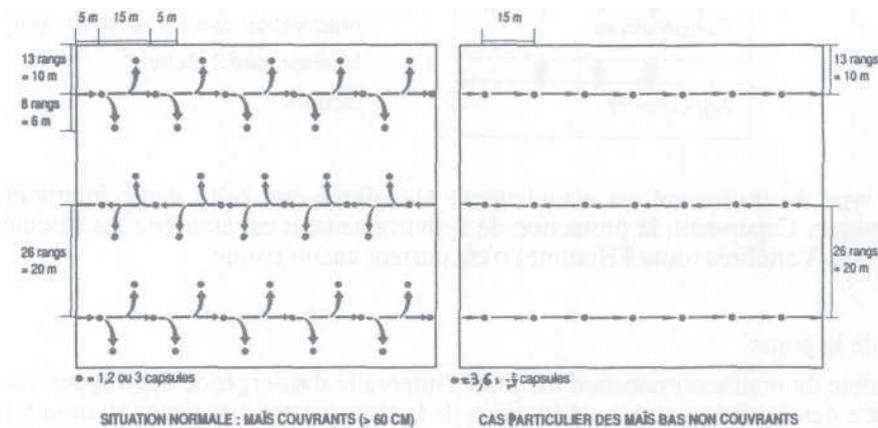


3 : Conditionnement des Trichogrammes en capsule et mode d'épandage

Depuis quelques années et dans certaines régions telles que l'Isère et la Charente-Maritime, où sont utilisées des variétés tardives de Maïs, les premières pontes de la Pyrale ont lieu et le lâcher est pratiqué lorsque le maïs a encore une petite taille (15 à 35 cm). Par suite du faible couvert foliaire, les capsules déposées au sol, exposées aux rayons solaires, voient leur température intérieure s'élever jusqu'à plus de 44°C, ce qui entraîne la mort des parasitoïdes. Les éventuels survivants ont un potentiel biologique réduit et la génération-fille a son taux sexuel modifié (Chihrane *et al.*, 1990). Une première parade a été trouvée et est appliquée depuis 1988 : lors du 1^{er} lâcher, la 2^e vague est supprimée ; en effet, demeurant plusieurs jours sur le sol pour y achever leur développement pré-imaginal, ce sont les Trichogrammes de cette vague qui encourent le plus de risques. La dose qu'elle représente est alors reportée sur la 1^{ère} vague du 3^e lâcher, qui émerge au moment du pic de ponte de la Pyrale (stratégie à 5 vagues).

Figure 7 : Schéma d'épandage des capsules

a : situation normale, Maïs couvrants (hauteur > 60 cm) ; b : cas particulier des Maïs bas non couvrants



Une seconde parade consiste à déposer les capsules sur les plantes, ce qui demande un travail supplémentaire mais il a été montré que sur des Maïs de moins de 60 cm, le lâcher peut être fait en 33 points seulement (1 point = 3, 6 ou 9 plantes selon le numéro du lâcher), au lieu de 100 ; le faible volume de végétation permet en effet une meilleure dispersion des Trichogrammes dans le champ (fig. 7). Pour ce qui est des lâchers aériens sur maïs bas, des études sont en cours.

4 : Efficacité parasitaire et volume foliaire

Lorsque les lâchers les plus tardifs ont lieu dans des régions où les variétés utilisées sont alors de grande taille (comme en Italie) ou au moment de la 2^e génération de la Pyrale du Maïs (stade phénologique mature, Sud-Est de la France), il a été constaté une diminution notable de l'efficacité parasitaire des Trichogrammes. Ce phénomène peut être dû à l'importance du volume foliaire, intervenant comme obstacle au comportement de recherche des Trichogrammes.

Or, dans la nature, ce comportement n'est pas connu ; il est en effet très difficile à observer, vu la très petite taille du Trichogramme. Les recherches, entreprises par Kaiser (1988), se poursuivent actuellement (Frenoy, 1990, Frenoy *et al.*, 1991, 1992). Elles portent, d'une part, sur l'analyse des comportements de l'entomophage (recherche et reconnaissance de l'hôte, ponte), et d'autre part, sur la mise en évidence de substances allélochimiques (déclenchant un comportement chez un autre animal) émanant de l'hôte (ce sont des kairomones), la caractérisation de leurs natures biologique et biochimique et l'examen de leurs effets sur les comportements précités.

Ces travaux visent l'acquisition de connaissances fondamentales sur les mécanismes de la communication chimique entre les deux partenaires du couple insecte-hôte - insecte-parasitoïde ; ils ont aussi un objectif agronomique et finalisé à court terme : les kairomones, ainsi mises en évidence et

caractérisées, devraient permettre de manipuler le comportement de l'oophage et d'augmenter son efficacité parasitaire dans des situations limitantes telles que celles décrites plus haut.

Des résultats excellents ont été obtenus depuis 1990 dans cette voie. Une kairomone a été mise en évidence, dont le rôle est d'orienter et d'attirer le *Trichogramme* vers la ponte de la Pyrale ; elle réduit nettement le temps qu'il met à trouver son hôte.

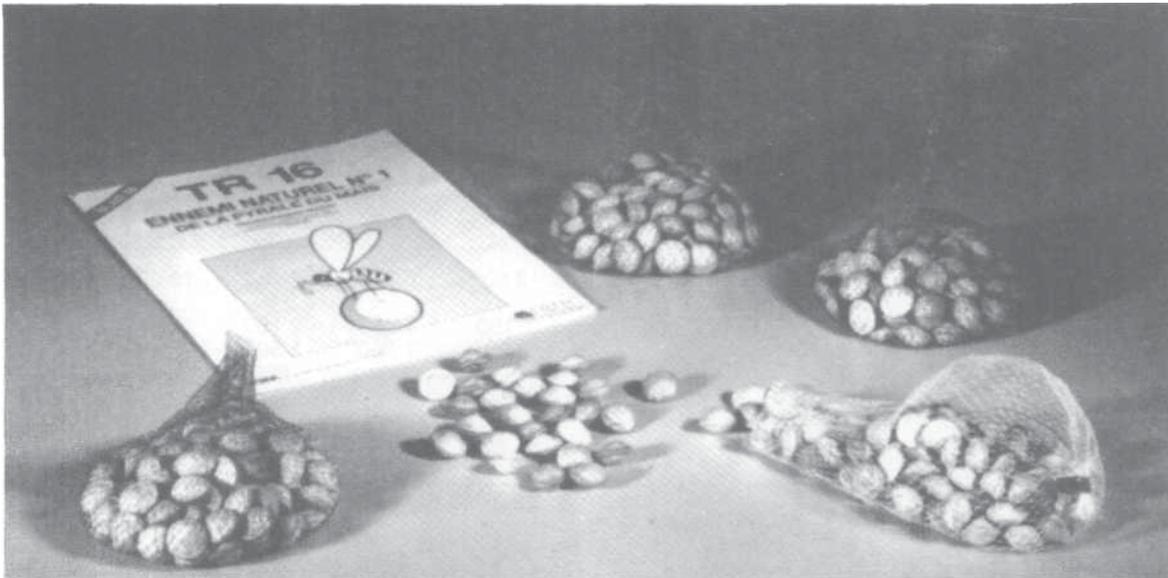


Figure 8 : Capsules conditionnées par l'UNCAA

Des études se poursuivent afin de caractériser un certain nombre de paramètres liés au mode d'action et à l'utilisation de cette kairomone tant au niveau de la production de masse que de la stratégie de lâchers.

2.4. Conclusion

Les travaux de mise au point effectués, selon la démarche que l'on a exposée, par les différentes équipes de recherche impliquées, INRA, Université et firmes, ont permis d'aboutir à une méthode de lutte biologique fiable. Cette fiabilité repose sur le vaste éventail des connaissances acquises tant dans des conditions contrôlées que semi-contrôlées et naturelles et sur la complémentarité des champs d'investigation.

L'exemple de *Trichogramma brassicae*, présenté en détail, confirme qu'une stratégie de lutte biologique nécessite de nombreuses années de mise au point et requiert la concentration et la coordination des efforts de plusieurs spécialistes. Une fois élaborée et testée en vraie grandeur, elle nécessite un affinement par le développement d'études en laboratoire pour comprendre les mécanismes d'action de facteurs abiotiques ou facteurs biotiques tels que ceux décrits sur l'effet des températures élevées et sur l'intervention de kairomomes. Ainsi peut-on progressivement étendre le champ d'action du procédé de lutte biologique et l'appliquer dans des conditions où elle n'était pas assez efficace.

3. Perspectives

Pour ce qui est de la Pyrale du Maïs, des chercheurs de l'INRA, de son partenaire privé, l'UNCAA, et d'organismes étrangers, réunis dans le cadre d'un projet CEE « Sprint », concentrent leurs efforts sur la lutte contre la 2^e génération (Sud-Est de la France, Italie et Espagne) et contre la 3^e (Italie, Espagne) de ce ravageur. Il s'agit de garantir l'efficacité de la lutte par *Trichogrammes* dans les régions chaudes.

Tableau II. Coûts comparés des traitements chimique et biologique

AS : agriculteur opérant sans intervention extérieure ; A+ : agriculteur confiant le travail à une entreprise (p. ex. de travaux aériens)

traitement chimique		traitement biologique
AS	A+	AS
150 F/ha	250 à 280 F/ha	280 à 300 F/ha

Tableau III. Evolution des surfaces traitées par *Trichogramma brassicae* (en ha)

	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991
France	300	560	1 000	900	3 500	6 845	7 950	10 000
Allemagne					150	1 480	2 150	2 400
Suisse					1 200	1 260	1 500	1 600
Autriche							200	200
Italie				400				
total étranger				400	1 350	2 740	3 850	4 200



Figure 9. Une partie de l'installation d'élevage des *Trichogrammes*
Unité de stockage des capsules (cliché UNCAA)

A l'heure actuelle, deux autres ravageurs sont visés par cette méthode.

Le premier est le Carpacse de la châtaigne, *Cydia splendana* (Lépidoptère *Tortricidae*). Les producteurs cévenols souhaitent aboutir à une solution biologique de ce problème et soutiennent les efforts de l'équipe INRA d'Antibes qui l'étudie.

Par ailleurs, un groupe de travail s'est mis en place en 1991 pour faire converger un certain nombre d'études sur les couples vers de la grappe - Trichogrammes sur lesquels les travaux avaient été lancés, il y a plusieurs années, à Antibes par J. Voegelé et son équipe et par la station INRA de Colniar. En effet, les vers de la grappe, Eudémis et Cochylis, demeurent des ravageurs phytophages économiquement très importants dans tous les vignobles français (Alsace, Bordeaux, Champagne, Côtes du Rhône, Languedoc-Roussillon, Provence). Ces trois dernières années, ils ont posé d'importants problèmes, en particulier l'Eudémis car, malgré 6 interventions avec des insecticides de synthèse (2 par génération sur certains sites), les dommages produits ont dépassé le seuil économique, dans certaines régions viticoles, sans compter les effets indésirables de ces produits chimiques.

Sont impliquées plusieurs équipes du département de Zoologie de l'INRA (Antibes, Avignon, Colmar, Lyon, Versailles), l'UNCAA et l'ITV (Institut technique de la vigne), ainsi que d'autres partenaires privés et publics. Les recherches entreprises visent à acquérir des connaissances de base - dans les domaines de la dynamique des populations, de la biologie, de l'écophysiologie, de la variabilité génétique entre populations de caractères biologiques et/ou éthologiques, du comportement - tant sur les ravageurs que sur les Trichogrammes, agents de lutte biologique. Cela doit permettre de déterminer une stratégie d'intervention fiable et de rassembler les éléments de connaissance qui permettront d'expliquer les éventuelles déviations dans les résultats et donc d'y porter remède.

Enfin, il faut signaler l'existence en France d'un groupe actif de travail national liant l'INRA et l'Université, débordant le groupe précédant, et qui concentre ses recherches sur des aspects plus fondamentaux que ceux décrits ci-dessus et qui compte étendre ses investigations à d'autres Insectes oophages. Il s'agit d'enrichir la panoplie d'amies biologiques contre les déprédateurs des cultures. L'intérêt des Trichogrammes, entrés dans la pratique agricole et matière première d'une bio-industrie en plein essor, n'est plus à démontrer»



Figure 10. Nicole Hawlitzky, à la loupe binoculaire

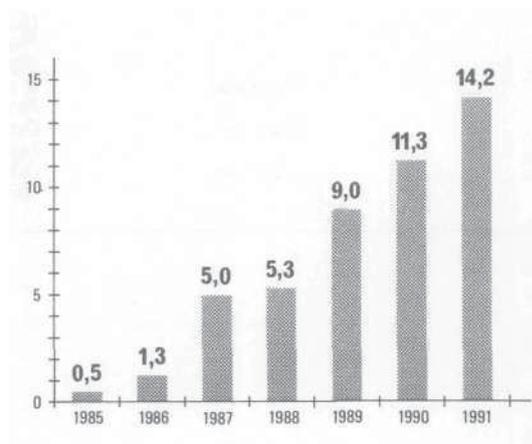


Figure 11. Evolution de la production de Trichogrammes de l'unité de Valbonne de 1985 à 1991 (abscisse), en milliers d'ha traités (ordonnée)

Annexe

Les Trichogrammes dans le monde : les exemples du Brésil et de la Chine
(d'après *Trichogramma news* n° 5)

Rapporteur	Espèce de <i>Trichogramma</i>	Hôte	Culture	Indigène (I) ou importé (X)	Disponible en élevage	
Brésil						
C.L. Hohmann	<i>T. pretiosum</i>	<i>Heliothis</i> spp.	Cotonnier	I	oui	
		<i>Alabama argillaceae</i>	Cotonnier	I	oui	
		<i>Heliothis zea</i>	Mais	I	oui	
		<i>Erynnis ello</i>	Manioc	I	oui	
		<i>Anticarsia gemmatalis</i>	Soja	I	oui	
		<i>Dionne juno juno</i>	Passiflore	I	non	
		<i>E. ello</i>	Manioc	I	non	
		<i>Dionne juno juno</i>	Passiflore	I	non	
		<i>Diatraea saccharalis</i>	Canne à sucre	I	non	
		<i>Trichogramma</i> sp.				
	Probabl ^a une nouvelle espèce <i>Trichogramma</i> sp. (? = <i>tuentesi</i>)	<i>T. ello</i>	Manioc	I	non	
	<i>Trichogrammatoidea annulata</i>	<i>A. argillacea</i>	Cotonnier	I	non	
	<i>Trichogrammatoidea</i> sp.	<i>Heliothis</i> sp.	Cotonnier	I	non	
Chine						
Feng Jian-guo	<i>T. dendrolimi</i>	<i>Adoxophyes orana</i>	Pommier	I	oui	
Li Li-ying	<i>T. maidis</i>	<i>Ostrinia nubilalis</i>	Mais	X	oui	
		<i>Heliothis armigera</i>	Cotonnier	X	oui	
	<i>T. nubilale</i>	<i>Ostrinia nubilalis</i>	Mais	X	oui	
	<i>T. chilitraea</i>	foreurs de la Canne à sucre	Canne à sucre	X	oui	
	<i>T. cordubensis</i>	<i>Ostrinia nubilalis</i>	Mais	X	oui	
Pu Tiansheng	<i>T. contusum</i>	(1) <i>Cnaphalocrocis medinalis</i>		I	oui	
		(2) <i>Tryporyza incertulas</i>				
		(3) <i>Jaspidia stygia</i>				
		(4) <i>Proceras venosatum</i>				
		(5) <i>Parnara guttata</i>				
<i>T. dendrolimi</i>	(1), (2), (5)		I	oui		
<i>T. japonicum</i>	(1), (2), (5)		I	oui		
<i>T. ostrinae</i>	<i>Ostrinia furnacalis</i>					
Wang Gui-jun	<i>T. dendrolimi</i>	<i>Dendrolimus superans</i>	<i>Larix olgensis</i>	I	oui	
		<i>Botyodes diniasalis</i>				
		<i>Leucoma</i> sp.				
		<i>Philosamia cynthia</i>				
	<i>T. closterae</i>	<i>Ostrinia furnacalis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>			
		<i>D. superans</i>				
		<i>Pandemis heparana</i>				
<i>T. chilonis</i>	<i>Ostrinia furnacalis</i>					
<i>T. ostrinae</i>	<i>Leguminivora glycinivorella</i>					
	<i>Ostrinia furnacalis</i>					
		<i>Mampava bipunctella</i>				

Références et orientation bibliographiques

- BOURARACH K., 1990. *Lutte biologique contre les noctuelles au Maroc : Relations hôtes-parasitoïdes et biologie de Trichogramma bourarachae Pintureau et Babault (Hym. Trichogrammatidae)*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université Paris VI, 194 pp.
- BIGLER F., BALDINGER J., LUISONI L., 1982. L'impact de la méthode d'élevage et de l'hôte sur la qualité intrinsèque de *Trichogramma evanescens* Westw. Les Trichogrammes, Antibes (France), 20-23 avril 1982. *Les colloques de l'INRA*, 9, 167-180.
- CHAMBON J.P., 1982. Recherches sur les biocénoses céréalières. II. Incidence des interventions insecticides sur les composants de l'entomofaune. *Agronomie*, 2 (5), 405-416.
- CHHIRANE J., LAUGE G., HAWLITZKY N., DURIER C., BARRY P., 1991. Effects of high temperature shocks applied during pupal instar on characteristics of *Trichogramma brassicae* Bezd. (Hym. Trichogrammatidae). Trichogramma and other egg parasites. San Antonio (USA), 23-27 sept. 1990. *Les Colloques de l'INRA*, 56, 63-61.
- DAUMAL J., VOEGELE J., BRUN P., 1975. Les Trichogrammes. II : Unité de production massive et quotidienne d'un hôte de substitution *Ephestia kuehmella* Zell. (Lepidoptera Pyralidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 7, 45-59.
- DEBRET B., PINTUREAU B., BABAULT M., 1983. Quelques données sur les estérases de *Trichogramma maidis* (Hym. Trichogrammatidae) utilisées en systématique. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 56, 383-388.
- FERREIRA L., PINTUREAU B., VOEGELE J., 1979. Un nouveau type d'olfactomètre. Application à la mesure de la capacité de recherche et à la localisation des substances attractives de l'hôte chez les Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 11(2), 271-279.
- FRENOY C., 1990. *Mise en évidence, rôle et nature de kairomones émises par la pyrale du maïs, Ostrinia nubilalis Hbn. (Lep. Pyralidae) sur le comportement de Trichogramma brassicae (Hym. Trichogrammatidae) utilisé en lutte biologique*. Thèse doct. sci. Biologie des Organismes et des Populations (Biologie du comportement), univ. Paris Nord. 142 pp.
- FRENOY C., HAWLITZKY N., DURIER C., 1992. Effect of kairomones from egg adult stages of *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lep. Pyralidae) on *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hym. Trichogrammatidae) female kinesis. *Client. Ecol.*, 18(5), 761-773.
- FRENOY C., FARINE J.P., HAWLITZKY N., DURIER C., 1991. Rôle of kairomones in the relations between *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lep. Pyralidae) and *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hym. Trichogrammatidae). VIth European Workshop Insect Parasitoids, Pérouse, Italie, 3-5 avril 1991. *Redia*, 74(2).
- GRENIER S., BONNOT G., 1988. Development of *Trichogramma dendrochmi* and *T. maidis* (Hymenoptera. Trichogrammatidae) in artificial média and artificial host eggs. Trichogramma and other egg parasites. IInd International Symposium, Guangzhou (Chine), 10-15 nov. 1986. *Les Colloques de l'INRA*, 43, 319-326.
- HAWLITZKY N., 1986. Etude de la biologie de la pyrale du maïs. *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep. Pyralidae) en région parisienne durant quatre années et recherche d'éléments prévisionnels du début de ponte. *Acta oecol. Oecol. appl.*, 7, 47-68.
- HAWLITZKY N., BOULAY C., 1982. Régimes alimentaires et développement chez *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegele (Hym. Trichogrammatidae) dans l'oeuf d'*Anagasta kuehniella* Zeller (Lep. Pyralidae). Les Trichogrammes, Antibes, 20-23 avril 1982. *Les Colloques de l'INRA*, 9, 101-106.
- HAWLITZKY N., BOULAY C., 1988. Comparative study on the metabolism of "laboratory" or captured *Trichogramma. Trichogramma* and other egg parasites. IInd International symposium Guangzhou (Chine), 10-15 nov. 1986. *Les Colloques de l'INRA*, 43, 199-205.
- HAWLITZKY N., VOEGELE J., 1991. Démarche utilisée pour élaborer une stratégie de lutte biologique par lâchers inondatifs d'entomophages contre un ravageur du maïs. Problèmes apparus lors de la pratique et solutions apportées. *Ann. Soc. Zool. Fr.*, 116 (3-4), 319-329.
- HAWLITZKY N., STENGEL M., VOEGELE J., CROUZET B., RAYNAUD B., 1986. Strategy used in France in the biological control of the european corn borer *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep. Pyralidae) by oophagous insects : *Trichogramma maidis* Voeg. et Pint. (Hym. Trichogrammatidae). *Meded. Landbouwwet Rijksuniv. Gent*, 51/3a, 1029-1032.
- HAWLITZKY N., VOEGELE J., STENGEL M., RAYNAUD B., CROUZET B., 1987. *Utilisation de parasitoïdes oophages, les Trichogrammes, dans la lutte contre la pyrale du maïs, Ostrinia nubilalis Hbn (Lep. Pyralidae) : méthodologie adoptée lors du passage de l'état expérimental à l'utilisation en vraie grandeur*. ANPP, Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture. Paris, 1-3 déc. 1987, 11, 191-197.
- JOURDHEUIL P., 1986. Lutte biologique à l'aide d'insectes entomophages. *Cahiers de liaison OPIE*, NS 20(2), n° 61.
- JOURDHEUIL P., GRISON P., FRAVAL A., 1992. La lutte biologique : un aperçu historique. *Cour. Cell. Emir. INRA*, 15, 37-60.
- KABIRIF., FRANDONJ., VOEGELE J., HAWLITZKY N., STENGEL M., 1991. Lâchers inondatifs de Trichogrammes. Stratégie évolutive contre la pyrale du maïs. *Phytoma*, 428, 23-26.
- KABIRIF., FRANDONJ., VOEGELE J., HAWLITZKY N., STENGEL M., 1990. Stratégie évolutive des lâchers inondatifs de *Trichogramma brassicae* Bezd. (Hym. Trichogrammatidae) contre la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* Hbn (Lep. Pyralidae). *Ann. ANPP*, 3(3), 1225-1232.
- KAISER L., 1988. *Plasticité comportementale et rôle des médiateurs chimiques dans la sélection de l'hôte par Trichogramma maidis Pint. et Voeg. (Hym. Trichogrammatidae)*. Thèse doct. sci., univ. Paris XI, 190 pp.
- PINTUREAU B., 1990. Polymorphisme, biogéographie et spécificité parasitaire des Trichogrammes européens (Hym. Trichogrammatidae). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 95(1-2), 17-38.
- PINTUREAU B., BABAULT M., 1981. Caractérisation enzymatique de *Trichogramma evanescens* et de *T. maidis* (Hym. Trichogrammatidae) : étude des hybrides. *Entomophaga*, 26(1), 11-22.
- PINTUREAU B., VOEGELE J., PIZZOL J., 1982. A propos du statut de *Trichogramma maidis* (Hym. Trichogrammatidae). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 87, 319-321.

- PIZZOL J., 1978. *La diapause chez Trichogramma evanescens* Westw. (Hym. Trichogrammatidae), écotype moldave parasite ooplage de la Pyrale du Maïs. Dipl. EPHE, Montpellier, 78 pp.
- PIZZOL J., VOEGELE J., 1988. The diapause of *Trichogramma maidis* Pintureau et Voegelé in relation to some characteristics of its alternative host *Ephesia kuehniella*. Parasitoid insects, Lyon, sept. 7-10, 1987. *Les Colloques de l'INRA*, 48, 93-94.
- Russo J., PINTUREAU B., 1981. Etude biométrique de quatre espèces de *Trichogramma* Westw. (Hym. Trichogrammatidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, NS 17(2), 241-258.
- Russo J., VOEGELE J., 1982a. Influence de la température sur quatre espèces de Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae) parasites de la Pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* (Lep. Pyralidae). I. Développement pré-imaginal. *Agronomie*, 2(6), 509-516.
- Russo J., VOEGELE J., 1982b. Influence de la température sur quatre espèces de Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae) parasites de la Pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* (Lep. Pyralidae). II. Reproduction et survie. *Agronomie*, 2(6), 517-524.
- STENGEL M., 1982. Essai de mise au point de la prévision des dégâts pour la lutte contre la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) en Alsace (Est de la France). *Entomophaga*, 27 (n° HS), 105-114.
- VAILLANT J., 1985. Etude statistique des répartitions spatiales et temporelles des pontes de la pyrale (*Ostrinia nubilalis*) dans le Bassin parisien. Problèmes d'échantillonnage. Th. 3^e cycle univ. Paul-Sabatier, Toulouse. 284 pp.
- VAILLANT J., HAWLITZKY N., 1990. Statistical analysis of occupancy rates for overdispersed populations by redistribution procedures : application to the European corn borer egg masses distribution. *Res. Popul. Ecol.*, 32. 289-301.
- VOEGELE J. 1976. La diapause et l'hétérogénéité du développement chez les *Aelia* (Heteroptera, Pentatomidae) et les Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 8(3), 367-371.
- VOEGELE J. 1986. Lutte biologique en grandes cultures : les Trichogrammes. *Les Colloques de l'INRA*, 34, 113-129.
- VOEGELE J., STENGEL M., SCHUBERT C., DAUMAL J., PIZZOL J., 1975. Les Trichogrammes. Va : Premiers résultats sur l'introduction en Alsace sous forme de lâchers saisonniers de l'écotype moldave de *Trichogramma evanescens* Westw. contre la Pyrale du Maïs *Ostrinia nubilalis* Hubn. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 7(4), 535-551.
- VOEGELE J., BERGER J.B. 1976. Les Trichogrammes (Insectes Hym. Chalcidiens Trichogrammatidae). Caractéristiques isoesterasiques de deux espèces *Trichogramma evanescens* Westw. et *T. acheae* Nagaraja, Nagarkatti. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 283, 1501-1503.
- VOEGELE J., PIZZOL J., BABI A., 1988. The overwintering of some *Trichogramma* species. *Trichogramma* and other egg parasites. IInd International Symposium. Guangzhou (Chine), 10-15 nov. 1986. *Les Colloques de l'INRA*, 43, 275-282.
- VOEGELE J., PIZZOL J., RAYNAUD B., HAWLITZKY N., 1986. La diapause chez les Trichogrammes et ses avantages pour la production de masse de la lutte biologique. *Mede. Fac. Landbouww Rijksuniv. Gent*, 51/3 a, 1033-1039.
- WAINBERG E., PIZZOL J., 1989. The problem of superparasitism in the production of natural enemies for inundative biological control : a genetical approach. *Ministerio Agric. Pesca y Alimentation Madrid, Parasites*, 88, 437-444.

