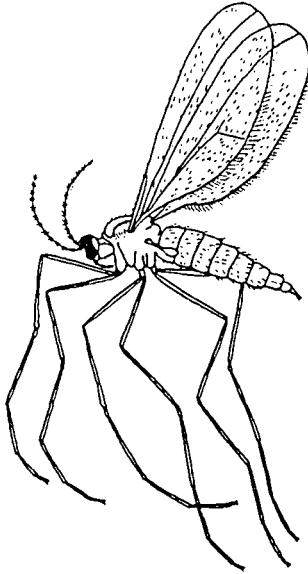


1103

ETUDE STRUCTURELLE ET DYNAMIQUE DU COMPLEXE
D'HYMÉNOPTÈRES PARASITOIDES S'ATTAQUANT AUX CECIDOMYIES DES
CÉRÉALES *SITODIPLOSI MOSSELLANA* (GÉHIN) ET *CONTARINIA TRITICI*
(KIRBY) (DIPT. CECIDOMYIIDAE)

par
Florent Affolter



THESE
présentée à la Faculté des sciences
de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

Delémont, avril 1990

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude structurelle et dynamique du complexe
d'hyménoptères parasitoïdes s'attaquant aux
cécidomyies des céréales *Sitodiplosis mosellana*
(Gehin) et *Contarinia tritici* (Kirby)
(Dipt. Cecidomyiidae)
de M.onsieur Florent Affolter

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs W. Matthey, A. Aeschlimann,
K. Carl (Delémont) et S. Keller (Zurich-
Reckenholz)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 19 avril 1991

Le doyen :


Cl. Mermod

To see our little *Ichneumon* deposit its egg in the caterpillar of the wheat fly, is a very entertaining sight.

Rev. William Kirby, F.L.S.

1797

TABLE DES MATIERES

Glossaire	1
1. INTRODUCTION	
1.1. Historique	2
1.2. Cadre et buts du travail	3
1.3. Déroulement du travail	5
2. DESCRIPTION DES MILIEUX	
2.1. Büren	6
2.2. Neunkirch	10
2.3. Deiémont	10
2.4. Autres localités	10
3. METHODES	
3.1. Méthodes d'échantillonnage	14
3.1.1. Choix des points d'échantillonnage	14
3.1.2. Echantillons d'épis	14
3.1.3. Extraction des larves matures	15
3.1.4. Echantillons de sol	18
3.1.5. Pièges d'émergence	19
3.1.6. Pièges englués	19
3.1.7. Pièges à larves matures	22
3.1.8. Filet fauchoir	23
3.2. Méthodes d'élevage	23
3.2.1. Culture de la plante-hôte	23
3.2.2. Hivernage, levée de la diapause et incubation	23
3.2.3. Elevage des cécidomyies	24
3.2.4. Elevage des parasitoïdes	26
3.3. Méthodes de préparation	27
3.4. Méthodes statistiques	28
4. BIOLOGIE DES CECIDOMYIES	
4.1. introduction	29
4.2. Biologie de <i>Sitodiplosis mosellana</i>	30
4.2.1. Taxonomie et morphologie	30
4.2.2. Distribution et spectre de plantes-hôtes	33
4.2.3. Emergence et dispersion des imagos	36
4.2.4. Ponte	38
4.2.5. Développement larvaire et dégâts	39
4.2.6. Estivation	40
4.2.7. Migration au sol et hivernage	41
4.2.8. Levée de la diapause et nymphose	44
4.2.9. Superdiapause*	44

4.3. Biologie de <i>Contarinia tritici</i>	46
4.3.1. Taxonomie et morphologie	46
4.3.2. Distribution et spectre de plantes-hôtes	47
4.3.3. Emergence et dispersion des imagos	48
4.3.4. Ponte	50
4.3.5. Développement larvaire et dégâts	51
4.3.6. Migration au sol et hivernage	52
4.3.7. Levée de la diapause et nymphose	52
4.3.8. Superdiapause*	54
4.3.9. Deuxième génération	54
4.4. Moyens de lutte contre les cécidomyies	58
4.4.1. Estimation des risques	58
4.4.2. Méthodes de lutte	59
4.5. Discussion	61
5. LE COMPLEXE PARASITAIRE	
5.1. Introduction	65
5.2. Structure du complexe parasitaire	66
5.2.1. Spécificité parasitaire	66
5.2.2. Abondance relative	68
5.2.3. Analyse de la diversité	70
5.3. Biologie des espèces	76
5.3.1. Biologie de <i>Macroglenes penetrans</i>	76
5.3.1.1. Taxonomie	76
5.3.1.2. Description des stades préimaginaux	76
5.3.1.3. Cycle de développement	80
5.3.1.3.1. Biologie des imagos	80
5.3.1.3.2. Ponte	82
5.3.1.3.3. Croissance parasitaire	84
5.3.2. Biologie de <i>Platygaster</i> sp.	86
5.3.2.1. Taxonomie	86
5.3.2.2. Description des stades préimaginaux	86
5.3.2.3. Cycle de développement	88
5.3.2.3.1. Biologie des imagos	88
5.3.2.3.2. Ponte	90
5.3.2.3.3. Croissance parasitaire	92
5.3.3. Biologie de <i>Euxestonotus error</i>	95
5.3.3.1. Taxonomie	95
5.3.3.2. Description des stades préimaginaux	95
5.3.3.3. Cycle de développement	97
5.3.3.3.1. Biologie des imagos	99
5.3.3.3.2. Ponte	99
5.3.3.3.3. Croissance parasitaire	101
5.3.4. Biologie de <i>Inostemma mosellanae</i>	105
5.3.4.1. Taxonomie	105
5.3.4.2. Description des stades préimaginaux	105
5.3.4.3. Cycle de développement	107
5.3.4.3.1. Biologie des imagos	107

5.3.4.3.2. Ponte	109
5.3.4.3.3. Croissance parasitaire	109
5.3.5. Biologie de <i>Isostasius punctiger</i>	112
5.3.5.1. Taxonomie	112
5.3.5.2. Description des stades préimaginaux	112
5.3.5.3. Cycle de développement	114
5.3.5.3.1. Biologie des imagos	114
5.3.5.3.2. Ponte	116
5.3.5.3.3. Croissance parasitaire	116
5.3.6. Biologie de <i>Plestopleura</i> spp.	119
5.3.6.1. Taxonomie	119
5.3.6.2. Description des stades préimaginaux	119
5.3.6.3. Cycle de développement	123
5.3.6.3.1. Biologie des imagos	123
5.3.6.3.2. Ponte	125
5.3.6.3.3. Croissance parasitaire	125
5.3.7. Biologie de <i>Leptaclis tipulae</i>	127
5.3.7.1. Taxonomie	127
5.3.7.2. Description des stades préimaginaux	127
5.3.7.3. Cycle de développement	129
5.3.7.3.1. Biologie des imagos	129
5.3.7.3.2. Ponte	131
5.3.7.3.3. Croissance parasitaire	133
5.4. Compétition intra- et interspécifique	134
5.4.1. Concurrence à la ponte	134
5.4.2. Superparasitisme	134
5.4.3. Multiparasitisme	136
5.4.4. Élimination des surnuméraires	138
5.4.5. Niches écologiques	140
5.5. Discussion	141
6. DYNAMIQUE DES POPULATIONS	
6.1. Introduction	143
6.2. Populations de <i>Sitodiplosis mosellana</i> et <i>Contarinia tritici</i>	146
6.3. Populations de parasitoïdes	146
6.4. Les parasitoïdes comme facteur de mortalité densité-dépendant	149
6.5. Discussion	151
7. CONCLUSIONS	156
8. REMERCIEMENTS	158
9. RESUME	159
10. SUMMARY	161
11. ZUSAMMENFASSUNG	163
12. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	165
13. ANNEXES	174

Glossaire

Autosuperparasitisme:	Parasitisme simultané par plusieurs individus issus de la même femelle.
Diapause prolongée:	Synonyme de superdiapause.
Emblavé:	Ensemencé avec du blé.
Hétérosuperparasitisme:	Parasitisme simultané par des individus de même espèce mais issus de femelles différentes.
Hyperparasite (-itisme):	parasite dont l'hôte est lui-même une espèce parasite. Synonyme de parasite secondaire, tertiaire...
Incoïncidence:	Manque de coïncidence phénologique entre un hôte et son ennemi naturel.
Intussusception:	Absorption de nourriture liquide à travers un tissu vivant.
Maturité aqueuse:	Stade repère dans la croissance des céréales. Ce stade intervient entre la floraison et la maturité laiteuse et correspond à la formation du grain. Synonyme des stades Baggiolini R et Zadoks* 80-89 .
Maturité pâteuse:	Stade repère suivant la maturité laiteuse. Le grain est pâteux et sectionnable avec l'ongle. Synonyme des stades Baggiolini T et Zadoks* 80-89 .
Multiparasitisme:	Parasitisme simultané d'un individu-hôte par au moins deux espèces différentes de parasites.
Ovo-larvaire:	Parasitoïde pondu dans un oeuf-hôte et ne complétant son développement que lorsque l'hôte a atteint le stade larvaire.
Postdiapause:	Période terminale de la diapause pendant laquelle des facteurs environnementaux favorables peuvent réactiver la morphogénèse.
Protérandrie:	Phénomène d'émergence précoce des mâles par rapport aux femelles.
Pseudogermes:	Masses cellulaires du trophamnios évoluant en tétracytes dès l'éclosion de la larve parasite. Ressemblent aux germes nés par polyembryonie.
Stochastique:	Soumis aux lois du hasard.
Superdiapause:	Diapause qui se prolonge pendant plusieurs années. Synonyme de superpause.
Superparasitisme:	Parasitisme simultané d'un individu-hôte par au moins deux individus de la même espèce de parasite solitaire. On parle de parasitisme grégaire si les individus surnuméraires ne sont pas éliminés.
Symlétiomorphie:	Présence d'homologies morphologiques convergentes chez plusieurs taxons.
Trophamnios:	Tissu embryonnaire formé de cytoplasme et de pseudogermes qui, chez les hyménoptères parasitoïdes, sert au transit des nutriments prélevés dans l'hôte.
Zadoks:	Echelle de notation décimale des stades repères dans la croissance des céréales. L'échelle de Zadoks remplace celles de Baggiolini et Feekes .

1. INTRODUCTION

1.1. Historique

La cécidomyie orange du blé *Sitodiplosis mosellana* (GÉHIN, 1857) a été introduite accidentellement en Amérique du Nord avant 1819 (FELT, 1912; SANDERSON, 1915), probablement à partir de l'Europe où elle est bien connue comme ravageur occasionnel. Après une première explosion dans les années 1850, le continent nord-américain a souffert dès 1982 d'une nouvelle pullulation de ce ravageur dans les provinces canadiennes de la Saskatchewan et du Manitoba. Les graves pertes subies en Saskatchewan en 1983 ont été estimées à 30 millions de dollars canadiens (OLFERT & al., 1985).

En Europe, *S. mosellana* a pratiquement toujours été associée à une espèce proche, la cécidomyie jaune du blé *Contarinia tritici* (KIRBY, 1798), et certains auteurs les ont étudiées globalement sous le nom de cécidomyies des céréales. Ces insectes sont bien connus par un grand nombre de travaux importants (Chapitre 4.1.) qui reflètent fidèlement leurs fluctuations d'abondance cycliques (SKUHRAVA & al., 1984).

En Suisse, les cécidomyies des céréales ne sont pas rares mais sont considérées comme des ravageurs d'importance secondaire (BOVEY & al., 1979; MEIER, 1985), notre pays étant situé en-dehors de la zone régulièrement sinistrée décrite par WETZEL & al. (1984). A notre connaissance, ces insectes n'y ont jamais été étudiés si l'on excepte une brève note de MURBACH (1962) qui recommandait de "les tenir à l'oeil".

Dès 1798, la majorité des chercheurs ayant étudié les cécidomyies des céréales ont signalé que celles-ci étaient attaquées par de nombreux hyménoptères parasites. Des travaux plus récents (Chapitre 5.1.) démontrent qu'ils jouent un rôle non négligeable dans la régulation des populations de cécidomyies. Ces parasitoides, tout en étant abondamment cités, n'ont jamais donné lieu à des études approfondies de leur biologie. Leurs stades préimaginaux et bien des aspects de leur biologie sont restés quasi-inconnus. Parmi les nombreuses informations publiées, beaucoup sont malheureusement fragmentaires, fausses ou contradictoires, surtout en ce qui concerne la spécificité parasitaire.

1.2. Cadre et buts du travail

Depuis plus de trente ans, la station européenne du C.A.B.international Institute of Biological Control (CIBC) de Delémont s'occupe avec succès de lutte biologique, classique ou non, essentiellement au profit du continent nord-américain (AESCHLIMANN & CARL, 1987; AFFOLTER & RÄTHER, 1988; GREATHEAD & al., 1988; KELLEHER & HULME, 1981).

Cet Institut est à même d'évaluer et de résoudre par des méthodes biologiques des problèmes tel que celui posé par *Sitodiplosis mosellana* au Canada, en s'appuyant sur les hypothèses fondamentales de DEBACH (1964) et HUFFAKER & MESSENGER (1976):

- a) Un ravageur introduit accidentellement dans un nouvel environnement peut pulluler et s'y révéler extraordinairement plus nuisible que dans son aire d'origine.
- b) Ces pullulations s'expliquent en partie par l'absence d'ennemis naturels dans l'aire colonisée.
- c) Les ennemis naturels ont au contraire un effet régulateur décisif sur le ravageur dans son aire d'origine, où ses populations sont stabilisées à un niveau inférieur.
- d) L'introduction d'ennemis naturels, soigneusement sélectionnés selon leur efficacité et leur innocuité vis-à-vis de l'environnement, permet un rééquilibrage permanent des populations du ravageur à un niveau économiquement acceptable dans l'aire colonisée.

Dans le cas qui nous occupe, les deux premières hypothèses semblent vérifiées:

- a) *S. mosellana* est nettement perçu comme un ravageur grave au Canada où ses populations ont atteint des sommets jamais vus sur le vieux continent (Tableau 1).
- b) D'après la littérature, il existe 27 espèces de parasitoïdes s'attaquant à *S. mosellana* en Europe (CARL & AFFOLTER, 1984) où leur action bénéfique est soulignée par plusieurs auteurs (Chapitre 5.1.), alors que *Macroglènes penetrans* (Kirby, 1800) est le seul parasitoïde spécifique connu au Canada (DOANE & al., 1988).

Nombre moyen de larves/épi	Pays	Auteur
134	Canada	OLFERT & al. (1985)
102.6	Japon	KATAYAMA & al. (1987)
12	Grande-Bretagne	BARNES (1956)
19	RDA	LÜBKE & WETZEL (1984)
26,8	Hollande	NIJVELDT & BOKHORST (1973)
environ 28	RFA	BASEDOW (1980)

Tableau 1. Quelques maxima d'infestation observés chez *S. mosellana*.

Notre travail se propose d'étudier de façon approfondie le complexe parasitaire européen de *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici*, d'apporter des précisions sur les cycles parasitaires ainsi que de vérifier et de quantifier l'efficacité de ces ennemis naturels.

Cette étude des parasitoïdes devrait déboucher sur une évaluation de leur valeur potentielle pour la lutte biologique au Canada.

Comme il n'est pas possible de dissocier les parasitoïdes de leurs hôtes, la biologie de ces derniers a aussi retenu notre attention.

Le complexe parasitaire observé dès 1985 ne comprenant qu'un nombre réduit d'espèces, plusieurs hypothèses expliquant cette faible diversité ont été envisagées:

- a) Le complexe parasitaire a été appauvri par les méthodes agressives d'une agriculture intensive et simplificatrice. Un complexe originel et complet subsisterait en-dehors de l'agroécosystème, sur des plantes-hôtes non-cultivées pouvant servir de réservoir aux ravageurs ou à leurs parasitoïdes (KELLER, 1987).
- b) De même, un complexe plus diversifié pourrait subsister dans les cultures biologiques ou biodynamiques qui sont moins perturbées.
- c) La répartition européenne des 27 espèces n'est pas uniforme et le complexe présenterait des variations géographiques.

1.3. Déroutement du travail

Suite à une analyse bibliographique (CARL & AFFOLTER, 1984) ayant relevé le rôle régulateur des parasitoïdes en Europe, le programme de recherches CIBC-WHM 660 financé dès 1985 par Agriculture Canada s'est poursuivi sous forme d'une thèse de doctorat entre 1986 et 1989.

Les principales étapes et acquls en ont été les suivants:

- 1985 Prospection et localisation des populations de cécidomyies dans et en-dehors de l'agroécosystème. Développement des méthodes d'échantillonnage.
- 1986 Focallsation sur l'agroécosystème et abandon des recherches concernant *Sitodiplosis phalaridis* ABBAS (1986). Confirmation de l'abondance d'un nombre réduit d'espèces de parasitoïdes.
- 1987 Confirmation de la stabilité et de la pauvreté du complexe parasitaire indépendamment du mode de culture et de la latitude. Mise en évidence de la spécificité parasitaire et premiers élevages.
- 1988 Elevages et description des stades préimaginaux.
- 1989 Elevages et étude des phénomènes de compétition dans le complexe parasitaire de *Sitodiplosis moseitana*.

Pendant la période considérée et qui par chance couvre une gradation de *S. mosellana*, l'auteur a consacré 75% de son temps à ces recherches selon un rythme saisonnier :

janvier-mars	élevages
avril	échantillonnage du sol (postdiapause*)
mai-juillet	piégeage à l'émergence
juillet	échantillonnage du sol (superdiapause*)
juin-août	échantillonnage des épis, dissections
septembre-décembre	éch. du sol (diapause), tri du matériel

2. DESCRIPTION DES MILIEUX

2.1. Büren

La majorité des études de terrain ont été effectuées à Büren-am-Aare, dans le Seeland bernois, sur les parcelles cadastrales 517 et 518 représentant 17 ha du domaine **Gerber** (Fig. 1).

Des données provenant de la station météorologique la plus proche (Bienne, 47°08'N/07°16'E) permettent d'apprécier le climat régnant à Büren (Fig. 2).

C'est une zone de polyculture céréalière intensive sur sols alluviaux. La moitié des terres sont emblavées* en variété **Arina**, en alternance avec de l'orge, du colza, de la betterave et une prairie de fauche, selon le plan de rotation des cultures de la Fig. 3 et le calendrier suivant:

-fumure de fond et semis	octobre
-fumure azotée	mars
-désherbage chimique	mars-avril
-traitements fongicides	juin
-moisson	fin juillet-début août
-déchaumage mécanique	août
-labour et hersage	septembre-novembre

L'agroécosystème ainsi défini est très artificialisé et pauvre en espèces qui forment des communautés fugitives et instables (PESSON, 1983). En marge de cette structure en mosaïque subsistent quelques plantes adventices ou rudérales pouvant servir de réservoir (Chapitre 5.2.3.).

Le cadre agroécologique rencontré à Neunkirch, Delémont et Engollon est similaire à celui de Büren, malgré de notables différences climatiques (Tableau 2).

Localité	Coordonnées	Altitude	Température moyenne annuelle	Précipitations annuelles moyennes
Büren	47° 09'N/07° 23'E	430 m	9,4°C (1953-1960)	1058 mm (1931-1960)
Neunkirch	47° 42'N/08° 31'E	430 m	9°C (1886-1960)	815 mm (1931-1960)
Delémont	47° 22'N/07° 20'E	420 m	8,4°C (1958-1960)	897 mm (1931-1960)
Engollon	47° 03'N/06° 05'E	730 m	6,8°C (1916-1960)	1233 mm (1901-1940)

Tableau 2. Caractéristiques des principales localités étudiées.

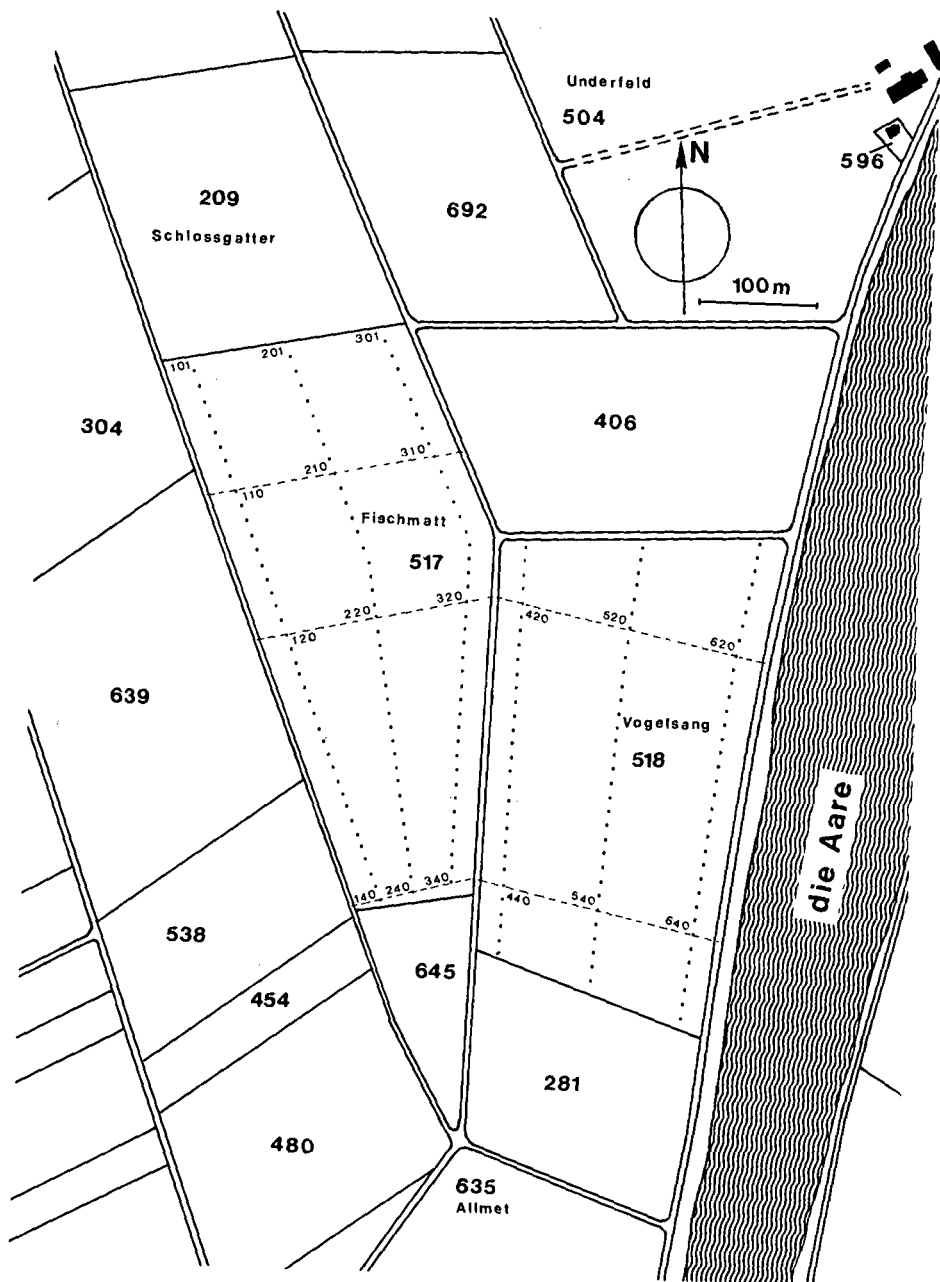


Fig. 1. Carte de la zone étudiée à Büren. (101-640: numérotation des points d'échantillonnage)

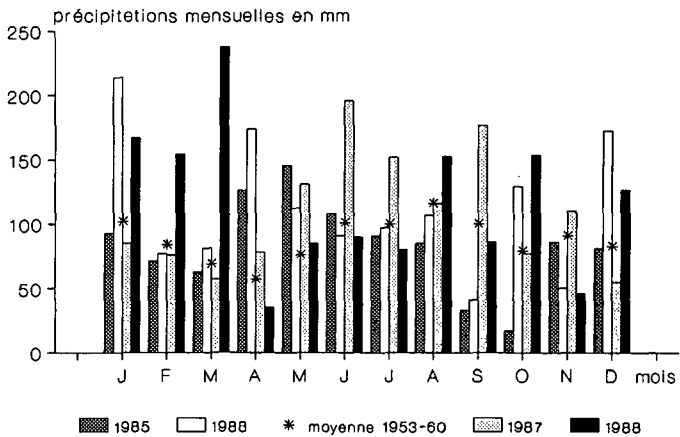
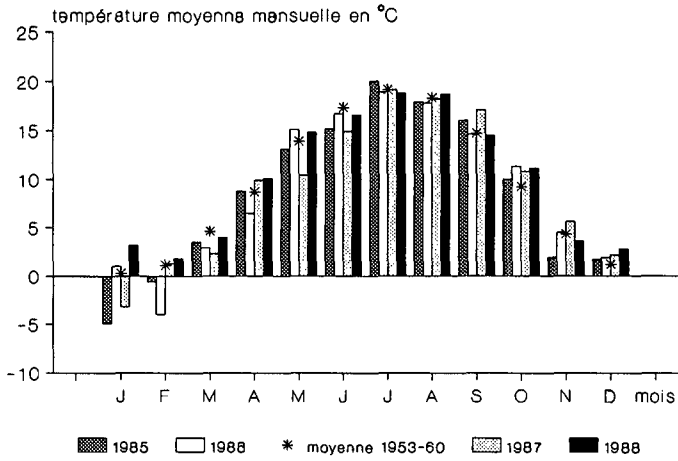


Fig. 2. Diagramme climatique enregistré à Bienne, à proximité de Büren.

en haut: parcelle 517 Fischmatt
 en bas: parcelle 518 Vogelsang

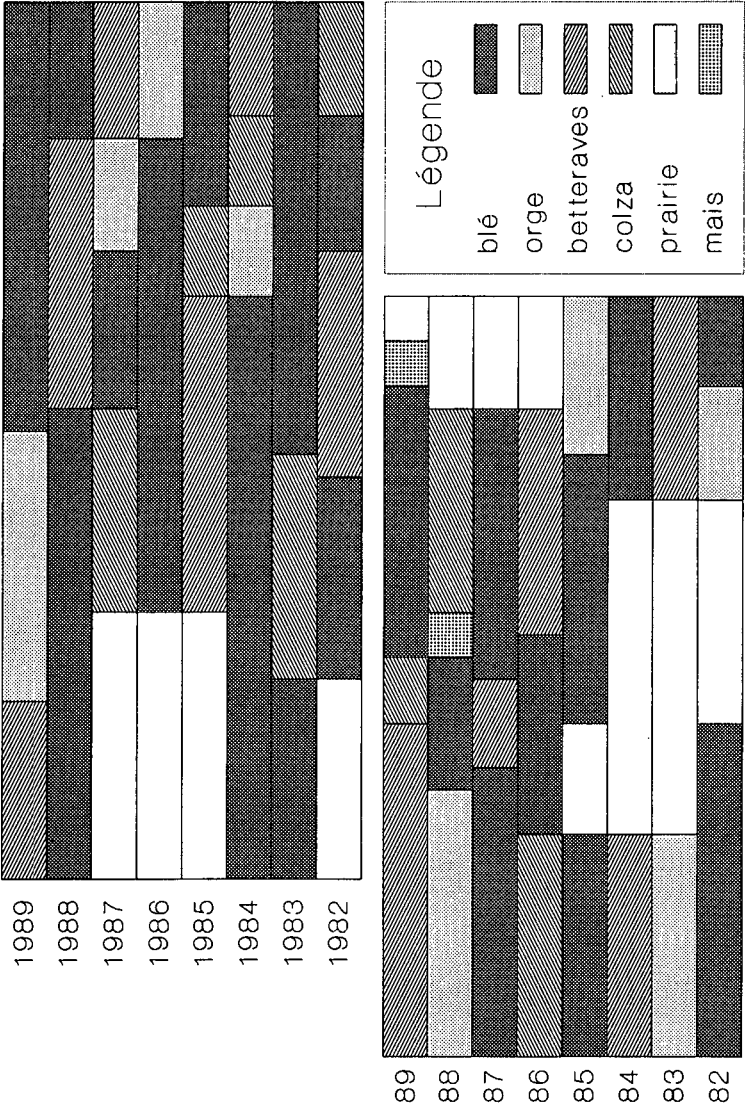


Fig. 3. Rotation des cultures à Büren.

2.2. Neunkirch

Une partie du travail de terrain a été réalisé à Neunkirch, dans le Klettgau shaffhousois. La station météorologique de Hallau (47°42'N/08°28'E) a fourni les données climatiques nécessaires (Fig. 4).

Les échantillonnages ont été effectués aux alentours de la réserve naturelle **Widen** (Fig. 5), une zone humide riche en faux-roseau *Phalaris arundinacea* L.

2.3. Delémont

Des observations ont également été faites dans les environs de Delémont (Fig. 6), localité jouissant d'un climat plus frais d'après les données de la station météorologique locale (Fig. 7).

2.4. Autres localités

Quelques échantillons ont aussi été prélevés en Suisse et dans le Nord de l'Europe (Annexe 1) dans des localités pour lesquelles nous ne disposons pas d'informations précises concernant les méthodes culturales et le climat.

Sauf mention particulière, tous les résultats présentés dans ce travail concernent la localité de Büren.

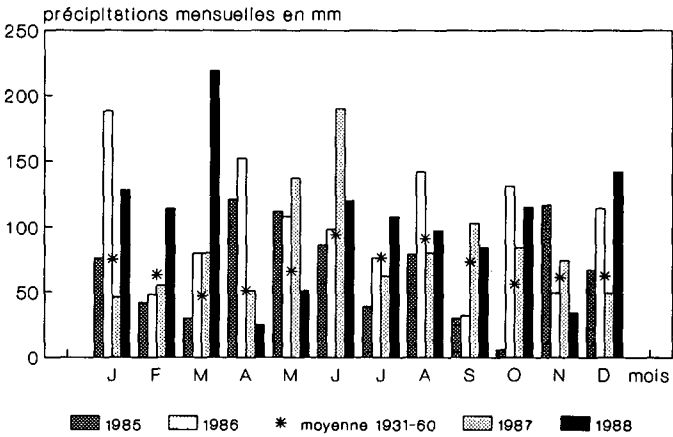
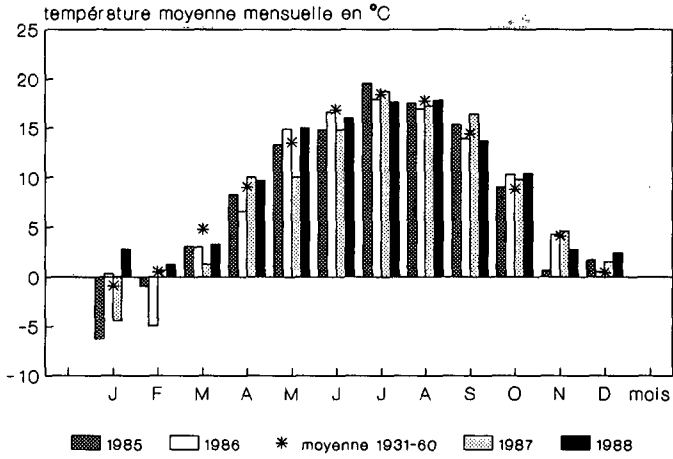


Fig. 4. Diagramme climatique enregistré à Hallau, à proximité de Neunkirch.

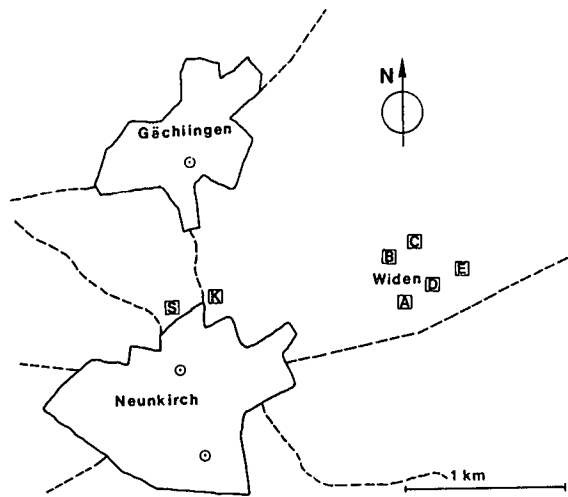


Fig. 5. Carte schématique de la région de Neunkirch. (A-S: points d'échantillonnage).

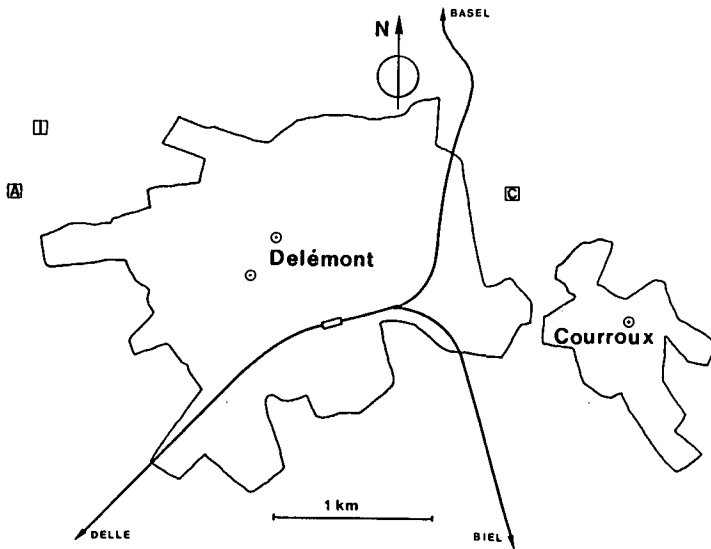


Fig. 6. Carte schématique de la région de Delémont. (A, C, I: points d'échantillonnage)

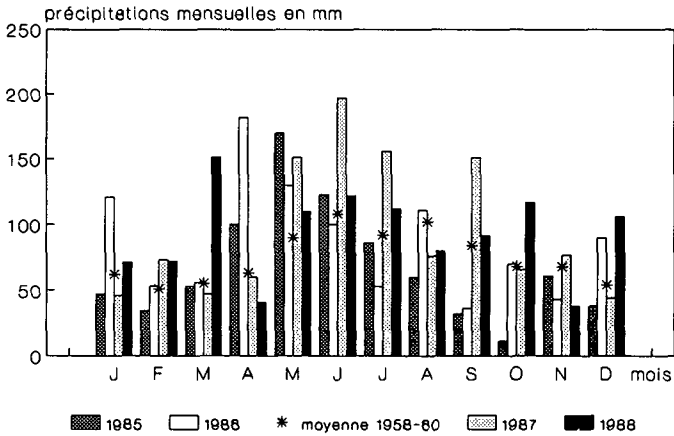
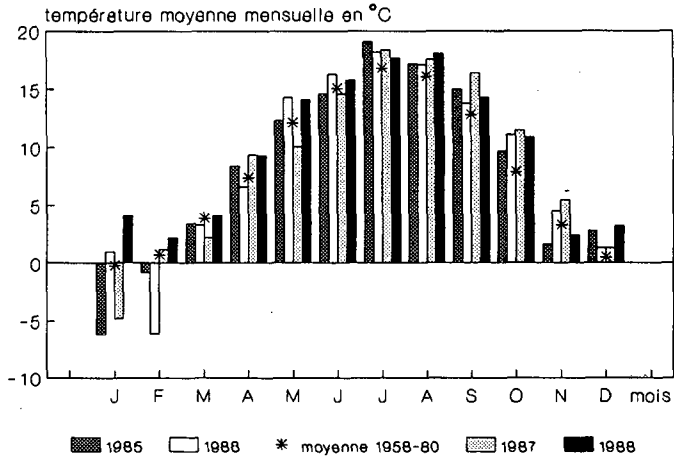


Fig. 7. Diagramme climatique enregistré à Delémont.

3. METHODES

3.1 Méthodes d'échantillonnage

3.1.1. Choix des points d'échantillonnage

Les deux parcelles étudiées à Büren ont été munies dès 1986 de repères permettant de localiser, à quelques mètres près, 228 points d'échantillonnage numérotés de 101 à 646 (Fig. 1).

Les différents échantillonnages ont été effectués de façon systématique selon le schéma [SYS], les points d'échantillonnage étant choisis à équidistance de trois numéros et uniformément répartis sur la surface considérée à raison de 4/ha.

112		109		106		103		
	211		208		205		202	
		310		307		304		301

Schéma d'échantillonnage [SYS]

3.1.2. Echantillons d'épis

Pour BARKER (1986), l'épi de blé mûr est l'unité d'échantillonnage de base. Des échantillons d'épis de blé ont donc été prélevés hebdomadairement de juin à août dans différentes localités (Annexe 1).

La taille minimale d'un échantillon admise par NIJVELDT & BOKHORST (1973), BARKER (1986) et MUKERJI & *al.* (1988) est de 100 épis, mais ces auteurs recommandent 300-500 épis pour l'estimation correcte des basses densités rencontrées dans notre cas.

Selon la formule (2.7) de SOUTHWOOD (1978) appliquée à nos échantillons, un nombre de 100 épis suffit dans la moitié des cas à une estimation correcte (au coefficient de sécurité de 95%) de la densité des L3 de céclomyies. Un nombre de 600 épis suffit dans tous les cas.

A Büren, l'échantillonnage s'est fait de façon systématique à raison de 10, 20 ou 50 épis (individuellement pris au hasard) par point défini selon le schéma [SYS]. Tous les épis prélevés sur une parcelle ont été regroupés pour l'extraction en un seul échantillon considéré comme représentatif.

Dans les autres localités et pour les autres graminées, l'échantillonnage s'est fait en suivant les traces du tracteur et en prélevant au hasard un épi tous les deux mètres environ (Annexe 2).

La densité du blé a été estimée à 349 ± 37 épis/m² d'après 22 surface-échantillons de 47 x 47 cm prises au hasard. De même, le nombre moyen de grains par épi disséqué a été estimé à 41 ± 2 (n=34). Ces chiffres permettent la conversion des densités relatives (N/grain, N/épi) en densités absolues (N/m², N/ha) pour la comparaison avec d'autres travaux.

Trente épis ont été laborieusement disséqués pour repérer et compter tous les stades de cécidomyies présents, et les larves des stades L2 et L3 ont été disséquées pour l'estimation du taux de parasitisme.

3.1.3. Extraction des larves matures

Selon le voeu de BARNES (1956), une méthode d'extraction des L3 matures a été mise au point pour récolter rapidement et facilement le grand nombre d'hôtes requis pour l'étude et l'élevage des parasitoïdes.

La méthode consiste à imiter les averses qui sont le stimulus naturel incitant les larves matures à migrer au sol, grâce à un appareillage d'arrosage particulier (Fig. 10).

Il s'agit d'un système de 8 buses nébulisant de l'eau sur les épis infestés placés dans 16 entonnoirs débouchant sur des récipients collecteurs à chicanes. Les larves sortant des épis sont entraînées par le flux d'eau et coulent au fond du récipient collecteur où elles sont retenues dans les chicanes par gravité. Ces larves inactivées peuvent survivre jusqu'à 40 jours en immersion (BARNES, 1956).

Les meilleurs résultats ont été obtenus en interrompant cycliquement l'arrosage toutes les 12 h et en récupérant les animaux extraits tous les deux jours. Les larves ainsi extraites ont été séparées selon leur espèce, comptées et réactivées par filtration sous vide, puis conditionnées pour l'hivernage ou disséquées.

L'extraction des L3 matures est rapide et complète après une dizaine de jours (Fig. 8). Sauf exception, l'extraction a été volontairement limitée à 6 jours pour l'estimation comparative des populations larvaires sur lesquelles se baseront nos résultats de phénologie, de parasitisme et de dynamique des populations. Six jours d'extraction permettent de récupérer 90% des L3 matures de *Sitodiplosis mosellana* et 86% de celles de *Contarinia tritici*.

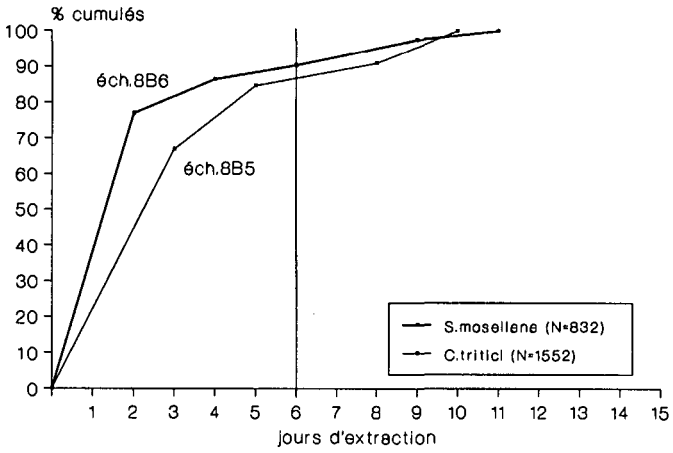


Fig. 8. Evolution de l'extraction des larves matures.

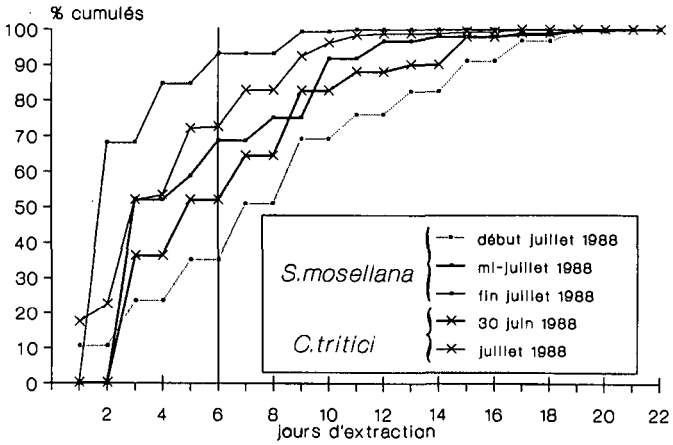


Fig. 9. Evolution de l'extraction des larves immatures.

Le nombre moyen de L3 matures par épi estimé d'après cette méthode d'extraction a été comparé à celui obtenu par la dissection des épis infestés. Dans le cas de *Sitodiplosis mosellana*, il n'y a pas de différence entre les deux méthodes (Tableau 3), mais il y en a apparemment une dans le cas de *Contarinia tritici* (Tableau 4). Elle s'explique par le fait que le nombre de larves de *C. tritici* vraiment matures a certainement été surestimé à la dissection par manque de critères distinctifs sûrs.

Méthode	Echantillon	886	884	782
Dissection	Nombre d'épis disséqués	11	10	9
	Nombre de L3 observées	28	60	35
	Population larvaire en nombre moyen de L3/épi	2.54	6	3.8

Extraction	Nombre d'épis traités	50	596	294
	Nombre de L3 extraites	99	4612	1450
	Population larvaire en nombre moyen de L3/épi	1.98	7.7	4.9

	khi-carré	0.4	0.55	0.39
		n.s.	n.a.	n.s.

Tableau 3. Comparaison des méthodes d'estimation des populations larvaires de *S. mosellana*.

Méthode	Echantillon	886	884	782
Dissection	Nombre d'épis disséqués	11	10	9
	Nombre de L3 observées	197	26	108
	Population larvaire en nombre moyen de L3/épi	17.9	2.6	12

Extraction	Nombre d'épis traités	50	596	294
	Nombre de L3 extraites	45	2255	416
	Population larvaire en nombre moyen de L3/épi	0.9	3.78	1.4

	khi-carré	90.9	1.01	49.2
		p<0.01	n.s.	p<0.01

Tableau 4. Comparaison des méthodes d'estimation des populations larvaires de *C. tritici*.

Cette méthode d'estimation des populations larvaires par extraction est fiable et présente un excellent rapport coût/bénéfice. Elle a permis d'obtenir plus de 58.000 larves de *S. mosellana* et 105.000 de *C. tritici* en cinq ans.

Les cécidomyies immatures continuant à se développer dans les épis ainsi traités, des larves matures peuvent être extraites en nombre décroissant pendant environ 20 jours (Fig. 9), ce qui permet également d'estimer la population totale au moment de l'échantillonnage. Lors du maximum d'infestation, la fraction extraite en 6 jours représente environ 70% de la population totale de *Sitodiplosis moseilana* et 50% de celle de *Contarinia tritici*. En fin de saison, ce pourcentage grimpe respectivement à 90% et 70% .

3.1.4. Echantillons de sol

Des échantillons de sol ont été prélevés selon le schéma [SYS] pour l'étude des insectes en diapause dans les zones infestées (Annexe 3).

D'après GOLIGHTLY (1952), BASEDOW & SCHÜTTE (1971) et BASEDOW (1980), le nombre minimum d'échantillons nécessaires dans notre cas avoisinerait respectivement 60, 50 et 100. Selon la formule (2.7) déjà mentionnée et appliquée aux 54 échantillons du 11 Mai 1987, le nombre d'échantillons nécessaires à une estimation correcte de la densité de *C. tritici* serait de 160. Nos échantillons sont trop peu nombreux pour une analyse quantitative et n'ont qu'une valeur indicative.

Un échantillon représente une surface de 20 cm² et se compose de 2-4 carottes de 12 cm prélevées à des profondeurs croissantes à l'aide d'une tarière pour sols pierreux. Les carottes sont dégagées au couteau et placées dans des sacs en polyéthylène. Les quelques échantillons de plus grandes dimensions ont été prélevés à la bêche. Les échantillons de sol sont conservés à 2°C jusqu'au moment de l'extraction mécanique par lavage-fiottation.

Cette méthode en deux étapes développée par Salt & Hollick (SOUTHWOOD, 1978, BASEDOW & SCHÜTTE, 1971) a été adaptée comme suit:

- a) L'échantillon est désagrégé et lavé au jet d'eau à travers une série de quatre tamis de 50 x 40 cm à maille décroissante. Le dernier tamis est en toile de laiton à maille de 0,5 mm.
- b) Le mélange de particules minérales, de débris organiques et d'arthropodes obtenu par tamisage est plongé dans une solution saturée de carbonate de potassium, d'une densité de 1,5. Après agitation, les cécidomyies qui surnagent parmi d'autres débris sont récupérées sous faible grossissement à l'aide de brucelles souples.

La méthode est très laborieuse puisqu'un seul échantillon nécessite plus de deux heures de travail. Elle est en revanche très efficace: GOLIGHTLY (1952) et DOANE & *al.* (1987) ont expérimentalement montré qu'une telle méthode permet de récupérer respectivement 95% et 94-99% des cécidomyies présentes dans le sol.

3.1.5. Pièges d'émergence

Des pièges d'interception du type "photoélecteur" ont été utilisés pour l'étude de la répartition et de la phénologie des insectes à l'émergence (Annexe 4).

Selon la formule (2.7) déjà mentionnée, le nombre de pièges nécessaires à une estimation correcte de la densité de *Contarinia tritici* serait de 317. Le nombre de pièges utilisés étant insuffisant, nos densités à l'émergence n'ont qu'une valeur indicative.

Un piège (Fig. 11) se compose d'un entonnoir en plastique (ϕ 20 cm) muni d'ouvertures d'aération et surmonté d'un récipient collecteur contenant 50 ml de liquide conservateur. Il s'agit d'une solution aqueuse à 33% d'éthylène glycol, 0,25% de détergent et 0,125% d'acide picrique.

Les pièges sont fixés au sol par deux sardines et couvrent chacun 314 cm². Ils sont placés de façon systématique selon le schéma [SYS].

Les pièges sont relevés hebdomadairement durant la période d'émergence. Les insectes capturés sont triés et comptés sous la loupe binoculaire.

3.1.6. Pièges englués

Cinq pièges englués ont été utilisés entre le 27 mai et le 21 juillet 1986 pour l'étude des déplacements aériens des parasitoïdes.

Un piège est constitué de deux vitres de 20 x 20 cm recouvertes sur le terrain de glu aérosol *Soveurode*[®], glissées dans une armature en aluminium fixée sur un tuteur en acier (Fig. 12). Quatre pièges ont été placés aux points cardinaux de la parcelle 517 à environ 20 cm au-dessus des épis de blé en fleur, le cinquième au milieu des betteraves de la parcelle 518. Ils ont été relevés hebdomadairement et posés sur une grille de comptage sous la loupe binoculaire où les insectes intéressants sont détachés au pinceau, identifiés et comptés. Les grands nombres de mâles de *Macroglenes penetrans* ont été estimés d'après l'examen de portions prises au hasard et représentant 10% de la surface du piège.

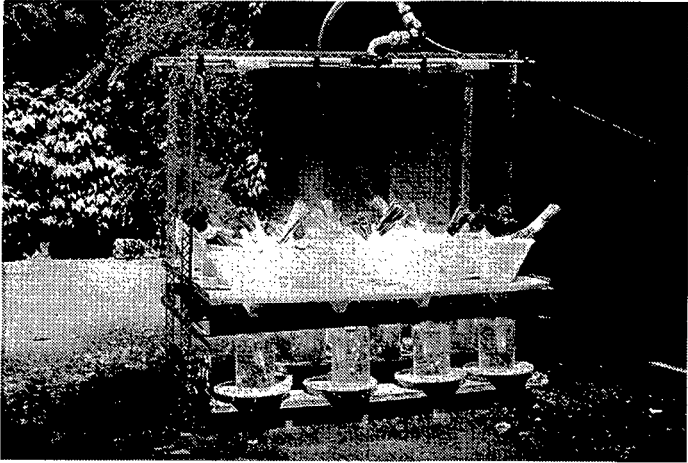


Fig. 10. Système d'arrosage utilisé pour l'extraction des larves matures.



Fig. 11. Piège d'émergence mis en place à Büren.



Fig. 12. Piège englué utilisé pour la capture des imagos volant au-dessus des épis de blé.

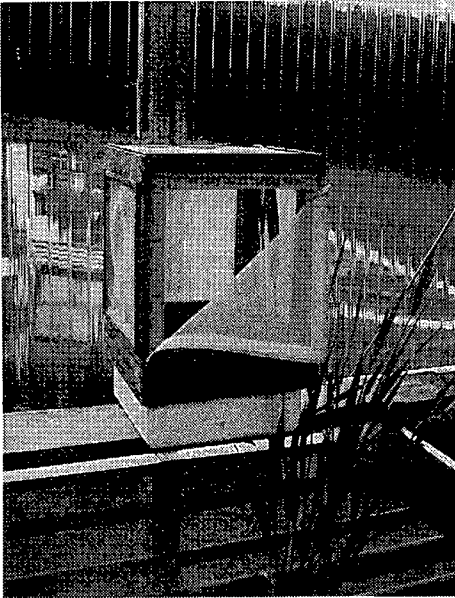


Fig. 13. Cage d'élevage pour les cécidomyies. Le fond de la cage est percé pour l'introduction des épis de blé en pots.

Après examen, les vitres sont nettoyées en un clin d'oeil au dichlorométhane et réutilisées.

Les pièges étant systématiquement recouverts d'une énorme majorité de mâles de *Macroglenes penetrans*, leur éventuelle attractivité a été testée en les confrontant à la classique glu **Tanglefoot**[®]. Les nombres capturés par deux paires de pièges utilisés parallèlement le 9 juin 1988 entre 10 h et 14 h ne montrent aucune différence significative entre les deux sortes de glu (Tableau 5).

espèce	type de glu position du piège	Tanglefoot [®]		Soveurode [®]	
		Nord	Nord	Est	Est
<i>Macroglenes penetrans</i> ♂♂		724	348	56	307
<i>M. penetrans</i> ♀♀		2	2	0	2
<i>Platygaster</i> sp.		1	0	0	0
<i>Euxestonotus error</i>		6	5	4	3
<i>Piestopleura</i> spp.		2	1	0	0
total des parasitoïdes		735	356	60	312
khi-carré		0,56 n.s.		0,36 n.s.	

Tableau 5. Comparaison des captures aux pièges englués.

Des pièges d'interception du type "fenêtre" et "girouette" ont été essayés sans succès.

3.1.7. Pièges à larves matures

Les larves de cécidomyies matures quittant les épis infestés en se laissant tomber au sol ont été interceptées sur le terrain par trois types de pièges (Annexe 5):

- X. Gouttières en feuille de polyéthylène de 1 m² tendue en V entre des piquets et débouchant sur un récipient collecteur contenant du sol stérilisé. Des épis couvrant ½ m² sont penchés et attachés au-dessus du piège.
- Y. Entonnoirs de plastique (φ 20 cm) fixés sur un piquet et débouchant aussi sur un récipient collecteur, 150 épis étant attachés au-dessus du piège.
- Z. Soucoupes en plastique posées sur le sol entre les chaumes et contenant soit du sol stérilisé, soit de l'eau avec un peu de mouillant photographique (BASEDOW & SCHÜTTE, 1982).

Les pièges ont été disposés selon le schéma [SYS] et n'ont été relevés qu'une fois en fin de période. Aucun modèle n'a donné satisfaction en raison de problèmes de dessiccation, d'inondation et de prédation. Ils n'ont permis d'intercepter qu'environ 25% des L3 migrant au sol.

3.1.8. Filet fauchoir

Les parasitoïdes fréquentant les épis ont été capturés au filet fauchoir, utilisable par beau temps et en absence de rosée (JOHANSSON, 1937, MATTHEY & al., 1984).

Les parasitoïdes s'échappant très vite, le filet est rapidement vidé à l'aide d'un aspirateur électrique après chaque série de dix coups énergiques donnés au niveau des épis (Annexe 6). Le tri se fait au laboratoire, les insectes vivants ou congelés étant manipulés au pinceau.

3.2. Méthodes d'élevage

3.2.1. Culture de la plante-hôte

Les élevages de cécidomyies nécessitent du blé en fleurs qui a été cultivé hors-saison en jardin expérimental ou en serre chauffée.

Nous avons utilisé du blé de printemps des variétés **Besso** et **Albis**, semé dans des pots à fleurs de 15 cm de diamètre et fertilisé aux doses recommandées d'un engrais complet pour céréales. Sa croissance a partiellement été gênée par des attaques cryptogamiques, de pucerons ou de rongeurs.

Dans le jardin, les semis étalés d'avril à juillet ont fleuri après respectivement 65 et 48 jours.

En serre, sous conditions constantes de $20 \pm 5^\circ\text{C}$, $80 \pm 10\%$ d'humidité relative et 16 h de photophase à 8000 ± 2000 lux, les semis étalés sur trois semaines ont fleuri après 40 à 60 jours.

3.2.2. Hivernage, levée de la diapause et incubation

Les larves matures de cécidomyies provenant d'échantillonnages ou d'élevages et qui entrent en diapause sont déposées par lots d'environ 500 sur du sol tamisé, stérilisé et humidifié, dans des boîtes carrées et aérées en polystyrène de 0,5 l. Ces boîtes sont incluses dans des sacs de polyéthylène à atmosphère saturée d'humidité.

En quelques heures, les larves s'insinuent dans le sol et y font leur cocon. Après l'émergence en laboratoire de la deuxième génération de *Contarinia tritici* en août, les larves en diapause sont placées pendant deux semaines en incubateur dont la température est abaissée en deux étapes à 15°C et 10°C. Elles sont ensuite stockées entre quatre mois et trois ans dans une chambre froide non-éclairée maintenue à 2°C.

Les Insectes dont la diapause est levée par au moins quatre mois d'hivernage à cette basse température passent une semaine en deux étapes à 10°C et 15°C avant d'être incubés en conditions constantes à 22 ±1°C et 16 h de photophase. Les lots contenant une majorité de larves parasitées sont mis en incubation dix jours avant les autres afin d'obtenir une parfaite synchronisation entre parasitoïdes, hôtes et plantes-hôtes. Les imagos de cécidomyies, très fragiles et mobiles à l'éclosion, sont manipulés à l'aspirateur à bouche alors que les parasitoïdes le sont au pinceau.

Après émergence, les lots contenant encore des insectes en superdiapause* sont replacés à 2°C pour une autre période de froid. La mortalité des L3 hivernées est malheureusement élevée: 50,8% chez *Sitodiplosis mosellana* et 80,5% chez *C. tritici*.

3.2.3. Elevage des cécidomyies

L'élevage séparé des deux espèces a été réalisé en laboratoire d'après les maigres indications de BASEDOW (1977a) et les expériences parallèles de HINKS & DOANE (1988) au Canada.

Les imagos fraîchement éclos ont été relâchés par centaines dans des cages A (Tableau 6; Fig. 13) ou B (Tableau 6), humectées chaque jour et maintenues en laboratoire à 25 ±1°C et 65 ±10% HR ou en serre à 20 ±2°C et 90 ±10% HR.

Des épis, au stade de végétation 55 d'après ZADOKS* & al.(1974) pour *C. tritici* et 60 pour *S. mosellana*, sont introduits dans les cages. Ils sont renouvelés chaque jour, utilisés pour la ponte des parasitoïdes puis cultivés jusqu'au stade de maturité pâteuse* avant d'être disséqués. Les oeufs et larves de tous stades sont comptés et les larves matures récupérées pour être hivernées.

De bons résultats ont été obtenus au jardin en juillet 1987 (Tableau 7a) dans des cages C (Tableau 6), méthode abandonnée par la suite en raison de la surcharge saisonnière de travail de terrain.

type de cage	matière	dimensions
A	cadre en bois & parois en organdi	25 x 25 x 30 cm
B	cadre en bambou & parois en organdi	30 x 40 x 150 cm
C	cadre en bois & parois en organdi	40 x 40 x 70 cm
D	cadre en fil de fer & sac en organdi	6 x 6 x 15 cm
E	sac en organdi	2 x 2 x 15 cm
F	bac en polystyrène transparent	25 x 20 x 40 cm
G	boîte de Petri	φ 5,5 cm

Tableau 6. Description sommaire des cages d'élevage.

environnement et type de cage	espèce	<i>Sitodiplosis mosellana</i>		<i>Contarinia tritici</i>	
		Nombre d' imagos relâchés	Nombre de L3 obtenues	Nombre d' imagos relâchés	Nombre de L3 obtenues
Laboratoire (épis coupés)	D	1160	356	900	343
Jardin	D	95	1	120	47
Jardin	C	100	400	1120	520
Serre	B	621	355	1159	862
Laboratoire	A	225	3		
Laboratoire	A	1226	118	1929	725
Serre	A	2111	8149		
total		5538	9382	5228	2497

Tableau 7a. Nombres de cécidomyies-hôtes élevées.

Les tentatives d'élevages réalisées dans des cages D (Tableau 6) ainsi que sur des épis coupés se sont soldées par un échec relatif, malgré l'utilisation de la solution nutritive de **Hoagland** préconisée pour les céréales coupées par WETTER & CONSTABEL (1982).

Les pontes de cécidomyies étant très sensibles à la dessiccation, les résultats obtenus en serre sont légèrement meilleurs qu'en laboratoire.

Le médiocre bilan des élevages est en partie dû à des pertes occasionnées par les rongeurs.

3.2.4. Elevage des parasitoïdes

Les parasitoïdes fraîchement éclos ont été placés par lots d'une vingtaine dans des cages en polystyrène carrées et aérées de 0,5 l. Une couche de cellulose mouillée de 4 mm est disposée au fond de la cage, ainsi que quelques pastilles nutritives. Il s'agit d'une solution aqueuse à 7,5% de miel, 5% de sucre et 1% d'agar-agar déposée bouillante en gouttes sur un support cartonné, solidifiée et conservée au congélateur.

Ces cages de longévité, emballées dans des sacs en polyéthylène maintenant $90 \pm 10\%$ HR, sont gardées au laboratoire à $20 \pm 2^\circ\text{C}$ et 16 h de photophase. La longévité des parasitoïdes destinés à la reproduction est allongée par l'utilisation de températures nocturnes de 10°C ou 15°C .

Des femelles gravides, âgées d'un à quinze jours ont été relâchées en grand nombre dans les cages décrites au paragraphe précédent et contenant des épis fraîchement infestés. Elles n'ont montré quasi aucun intérêt pour ceux-ci, y compris dans de minuscules cages E (Tableau 6). Leur comportement était presque exclusivement dominé par une réaction de fuite phototactique.

Cette difficulté, due à l'environnement non-naturel du laboratoire, a été surmontée en suivant les indications de HINKS & DOANE (1988) et en plaçant au pinceau les hyménoptères directement sur des épis infestés, dans des cages F (Tableau 6). Après avoir pondu avec succès (Tableau 7b) sous observation à 22°C et 65% HR, les femelles fuient sur les parois de la cage où elles sont récupérées.

La réponse fonctionnelle a été étudiée dans ces conditions en plaçant chaque fois une femelle sur un épi variablement infesté pendant exactement une heure.

La ponte du parasitoïde larvaire *Leptacis tipulae* (Kirby, 1798) a été obtenue en offrant directement des larves de *Contarinia tritici* à des femelles maintenues en cages de longévité, ainsi que sous une petite boîte de Petri G (Tableau 6) posée sur un papier-filtre humide.

Les hôtes parasités ont ensuite été élevés de la manière décrite au chapitre 3.2.2.

Environnement et type de cage	Nombre d'imagos relâchés								Nombre d'hôtes parasités						
	espèce	PP	PL	EE	IN	IP	PI	LT	PP	PL	EE	IN	IP	PI	LT
Laboratoire D	170	200	220			13		19	4	0	0		0		0
Jardin D	20	6	5						3	0	0				
Jardin C	100	42	60			15	5		14	0	24		25	0	
Serre B	2	99	64		5	4	4		0	4	22		0	22	0
Laboratoire E						5	9						0	0	
Laboratoire F			15	19	14	3				3	5	0	6		
Laboratoire G								6							67
Laboratoire F	135	102	96	10					331	184	229	56			
Total	427	464	464	29	40	18	25		352	191	280	56	53	0	67

PP= *Macroglenes penetrans*

PL= *Platygaster* sp.

EE= *Euxestonotus error*

IN= *Inostemma mosellanae*

IP= *Isiostasus punctiger*

PI= *Piestopleura* spp.

LT= *Leptacis tipulae*

Tableau 7b. Nombres de parasitoïdes élevés.

3.3. Méthodes de préparation

Les taux de parasitisme ont été calculés sur la base des stades préimaginaux des parasitoïdes obtenus par la dissection de 22.000 cécidomyies au stade L2 ou L3.

La dissection est effectuée sous la loupe binoculaire à l'aide de brucelles extra-fines dans une goutte d'eau distillée posée sur une lame microscopique. La larve de cécidomyie est décapitée et vidée de ses organes internes, ainsi que des éventuelles formes parasites qui sont mises en évidence sur fond noir.

Certaines larves parasites ont été montées *in toto* dans une goutte de solution de Faure (LANGERON, 1949), mesurées et dessinées agrandies 200x à la chambre claire sur microscope.

Les oeufs ont été obtenus par la dissection de femelles gravides dans une goutte de solution de Ringer, colorés à l'éosine à 1% avant d'être comptés, mesurés et dessinés 800x agrandis.

3.4. Méthodes statistiques

Le traitement des données et du texte a été réalisé sur PC à l'aide des logiciels Lotus 1-2-3[®], Harvard Graphics[®], Statgraphics[®], dBase3+[®] et WordStar5[®].

Nos moyennes sont accompagnées de l'écart standard et du nombre d'observations, sous la forme $m \pm sm$ ($n=$) avec $sm = \sigma/n-1$.

Le lecteur calculera les intervalles de confiance $m \pm t \cdot sm$ en fonction du coefficient de sécurité désiré.

Les autres formules statistiques utilisées sont:

variance	$s^2 = 1/n-1 \sum(x_i-m)^2$
écart-type	$s = \sqrt{s^2}$
différence non significative	n.s.
degré de signification (ici 95%)	$p < 0.05$
population, nombre total	(N)

Des rapports annuels détaillés et une copie des résultats informatisés bruts sont déposés au CIBC où ils peuvent être consultés.

Les termes d'usage peu courant sont munis d'un astérisque* et définis dans le glossaire de la page 1.

4. BIOLOGIE DES CECIDOMYIES

4.1. Introduction

Les cécidomyies des céréales *Stodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* sont des ravageurs bien connus et étudiés depuis longtemps. Les deux espèces sont assez proches par leur biologie, elles se manifestent presque toujours simultanément et attaquent le même organe des céréales: le grain. C'est pourquoi certains auteurs les ont étudié globalement sous le nom de cécidomyies des céréales. Elles ont même été longtemps confondues, particulièrement en Amérique du Nord (BARNES, 1928, 1956; FELT, 1912).

Le nombre de publications qui les concerne est élevé et reflète fidèlement leurs fluctuations d'abondance cycliques (SKUHRAVA & *al.*, 1984). Ce sont des ravageurs directs de type temporaire (DAJOZ, 1974), à fluctuations rythmiques basées sur un cycle de 5 ans mais souvent masquées par des conditions climatiques défavorables (BARNES, 1956).

Il y a pullulation lorsqu'un pic coïncide avec des conditions climatiques favorables, ce qui provoque des dégâts qui se chiffrent en millions (NIJVELDT & BOKHORST, 1973) avec jusqu'à 5-10% de pertes à la récolte (SKUHRAVA & *al.*, 1984). Les gradations ne durent pas plus de 3-5 ans, puis ces ravageurs ne font plus parler d'eux pendant une phase de latence qui peut durer de 20 à 25 ans (DOEKSEN, 1938).

Largement distribuées en Eurasie, elles n'ont fait l'objet d'importantes études que dans les pays régulièrement sinistrés (WETZEL & *al.*, 1984). Parmi les plus importants de ces travaux, citons ceux de KLEE (1936), BASEDOW & SCHÜTTE (1982) et LÜBKE (1982) en Allemagne, de DOEKSEN (1938) en Hollande, de MÜHLOW (1936) et WALLENGREN (1937) en Suède et de BARNES (1956) en Grande-Bretagne. Récemment, des pullulations ont été signalées en RDA par LÜBKE & WETZEL (1984), en Autriche par FABER (1970), en Tchécoslovaquie par SKUHRAVY & SKUHRAVA (1978), en Pologne par GOLEBIEWSKA (1981), en France par BAYON & *al.* (1983) et en Finlande par KURPPA (1989).

Les deux espèces sont considérées comme univoltines; les imagos apparaissent en juin et pondent dans les épis. Les larves se nourrissent des grains et arrivent à maturité après 3-4 semaines. Elles descendent alors dans le sol et y tissent un cocon où elles passent une à plusieurs années en diapause.

Comme beaucoup d'autres cécidomyies, ces deux espèces n'ont aucune action cécidogène.

Les particularités de leur biologie sont:

- un cycle de développement très bref et bien synchronisé avec les plantes-hôtes (Fig. 36; Fig. 37),
- une diapause de longue durée dans le sol,
- d'importantes fluctuations rythmiques de populations.

Nos recherches étant prioritairement consacrées aux parasitoïdes, ce chapitre 4. fera largement appel à la littérature pour compléter nos résultats limités sur la biologie des cécidomyies. Ceux-ci confirment les travaux précédents tout en apportant de nouveaux éléments biologiques et phénologiques pour la Suisse.

4.2. Biologie de *Sitodiplosis mosellana*

4.2.1. Taxonomie et morphologie

Découverte en Lorraine au dix-neuvième siècle, la cécidomyie orange du blé *Sitodiplosis mosellana* (GÉHIN, 1857) a été classée dans la tribu des *Contariini* et la subtribu des *Myrmecomyiina* par KIEFFER (1913).

Elle est également connue sous d'autres noms génériques (*Cecidomyia*, *Diplosis*, *Clinodiplosis*, *Thecodiplosis*, *Itonida*) et spécifiques (*aurantiaca* WAGNER, 1866; *tritici* Fitch, 1861) dont la synonymie a été compilée par LÜBKE (1982).

Les imagos sont des moucheron velus de couleur rouge-orangée mesurant 1,5-3 mm, aux longues pattes fragiles et aux antennes moniliformes et plumeuses (Fig. 14A). Chez les femelles, les 12 derniers articles antennaires présentent un étranglement égal au 1/3 de leur longueur. Elles possèdent une courte tarière rétractile munie de deux lobes elliptiques (Fig. 16A).

Chez les mâles, les 12 derniers articles antennaires présentent un double étranglement allongé qui les divise en 24 nodules; ils portent deux verticilles de soies et d'arceaux, contrairement aux affirmations de BALACHOWSKY & MESNIL (1935) déjà corrigées par BASEDOW (1971). Les soies antennaires sont très longues et atteignent presque le milieu du nodule suivant. Les mâles (1,5-2,5 mm) sont plus petits que les femelles (2-3 mm) et possèdent une large pince génitale dont la gonocoxa semble écornée (Fig. 17A).

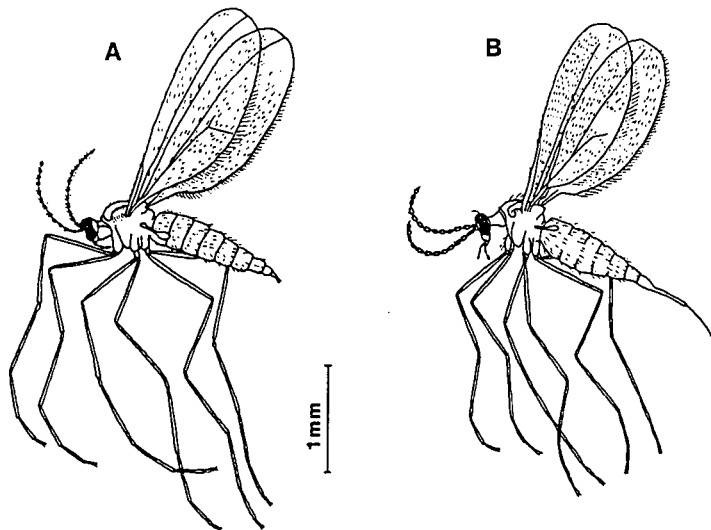


Fig. 14. Femelle de *Sitodiplosis mosellana* (A) et de *Contarinia tritici* (B) (d'après ACTA, 1981).

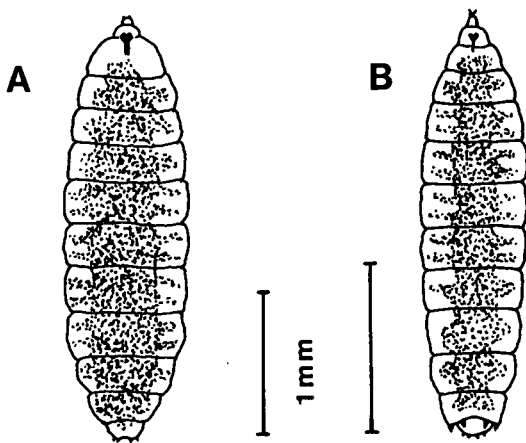


Fig. 15. Troisième stade larvaire de *Sitodiplosis mosellana* (A) et de *Contarinia tritici* (B) en vue ventrale.

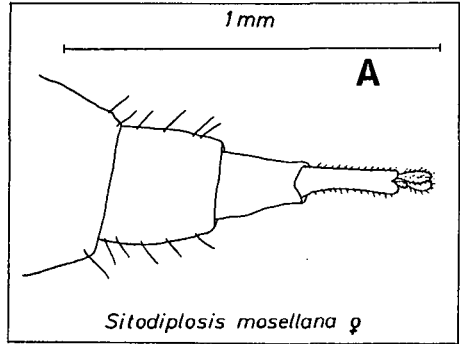
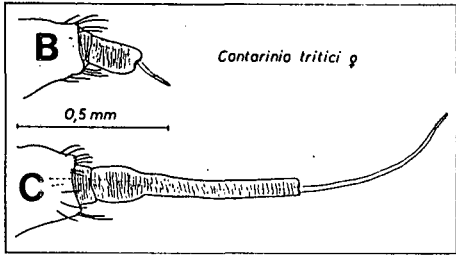


Fig. 16. Ovipositeur de *Sitodiplosis mosellana* (A) et de *Contarinia tritici* (B, C) en vue latérale. B: rétracté C: à demi-dévaginé. (d'après BASEDOW, 1971)

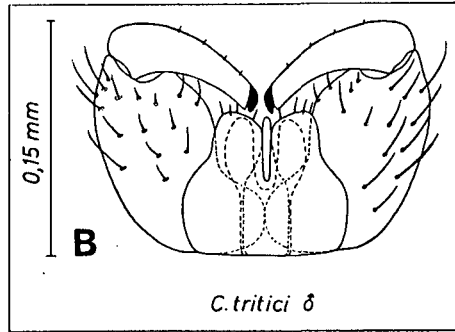
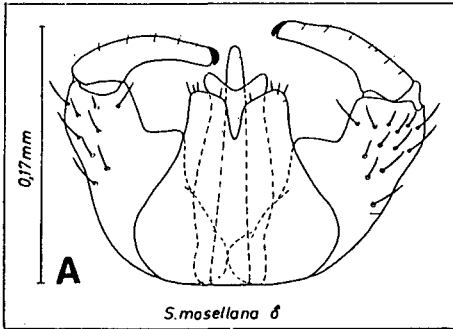


Fig. 17. Genitalia mâle de *S. mosellana* (A) et de *C. tritici* (B) en vue dorsale. (d'après BASEDOW, 1971).

Les oeufs bacilliformes sont lisses, brillants, translucides puis rougeâtres et mesurent 0,35 x 0,09 mm (SPEYER, 1957). Les larves hémipneustiques et les nymphes sont également colorées en orange. Il y a trois stades larvaires (4 d'après BORKENT, 1989) :

la L1, blanchâtre à la naissance, mesure entre 0,4 et 1,3 mm de long, la L2 croît rapidement pour atteindre 1,5 à 2,5 mm et la L3 mesure entre 2 et 3,1 mm (Fig. 15A). L'examen de la spatule sternale (Fig. 18A) et de la région anale (Fig. 19A) permet l'identification spécifique du troisième stade larvaire. Les nymphes sont oranges et mesurent 2 mm.

D'autres détails morphologiques ont été publiés par BARNES (1928), BASEDOW (1971) et BORKENT (1989).

4.2.2. Distribution et spectre de plantes-hôtes

Sitodiplosis mosellana est une espèce paléarctique largement distribuée entre les 42^e et 62^e parallèles de l'Irlande au Japon, plus rare au Sud et en Afrique du Nord (CIE, 1985; WETZEL & al., 1984). Elle n'est pas présente en Australasie où elle a été confondue avec *Mayetiola destructor* (Say, 1817) (WETZEL, comm. pers.). Elle a été introduite accidentellement en Amérique du Nord où elle a envahi les plaines céréalières des USA et du Canada (FELT, 1912; SANDERSON, 1915; BORKENT, 1989). BORKENT avance des arguments historiques suggérant qu'elle a pu être introduite indépendamment à l'est et à l'ouest des Montagnes Rocheuses.

Nous avons rencontré *S. mosellana* dans toutes les localités échantillonnées en Suisse et dans le nord de l'Europe (Tableau 8), souvent dans des zones où l'espèce n'avait jamais été signalée. Les taux d'infestation observés sont généralement restés faibles tout en variant passablement selon la localité et l'année. Ces observations confirment celles des services phytosanitaires de Suisse, France, Belgique, Hollande, RFA, Autriche, Angleterre, Suède et Finlande que nous avons consultés en 1985-87: *S. mosellana* est présente partout, mais elle se maintient à si faible densité qu'elle passe généralement inaperçue. Des foyers de pullulation peuvent donc apparaître partout si les conditions climatiques le permettent, ce qui semble plus fréquent dans l'aire d'influence atlantique délimitée par LÜBKE (1982) et WETZEL & al. (1984).

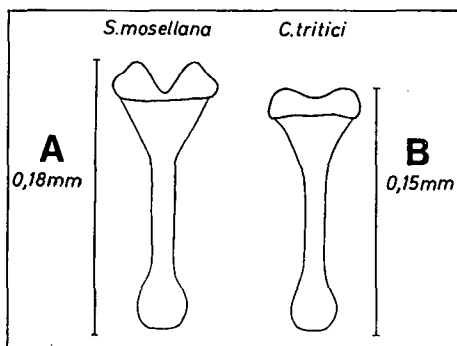


Fig. 18. Spatule sternale des L3 de *Sitodiplosis mosellana* (A) et de *Contarinia tritici* (B) (d'après BASEDOW, 1971).

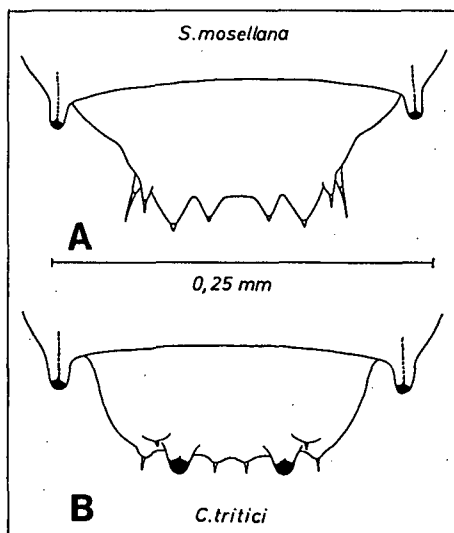


Fig. 19. Papilles terminales des L3 de *S. mosellana* (A) et de *C. tritici* (B) en vue dorsale (d'après BASEDOW, 1971).

Localité et pays	Année	Nombre de L3 par épi	
		<i>S. mosellana</i>	<i>C. tritici</i>
Büren CH	1985-89	0,01-7,4	0,2-11,8
Neunkirch CH	1985-89	0,2-6,2	0,1-12,4
Delémont CH	1985-89	0,6-6,1	0,5-3
Crassier CH	1986	0,44	0
Therwil CH	1986	2,98	0,39
Engollon CH	1987-89	0,39-0,6	17,07-47,8
Montezillon CH	1987	0,7-2,2	0,6-6,6
Oberwil/Büren CH	1987	0,57-1,6	0,66-1,8
Prêles CH	1989	0,07	2,8
Courtelary CH	1989	1	2,4
Tavannes CH	1989	0,33	4,7
Le Pâquier CH	1989	0,01	0,6
Châtillon CH	1989	0,52	1,1
Rossemaison CH	1989	0,25	0,2
Montsevelier CH	1989	0,87	1
Poppenwind DDR	1987	0,01	0,73
Kiel D	1987	0,3	0,01
Rothamsted GB	1987	1,11	0,07
Liljendal SF	1987	3,61	0
Anjala SF	1987	9,14	0
Angelholm S	1987	0,07	0,03

Tableau 8. Taux d'infestation observés sur le blé en Suisse et dans le Nord de l'Europe.

Sitodiplosis mosellana s'attaque de préférence aux blés *Triticum vulgare* Vill., *T. compactum* Host, *T. durum* Desf., *T. Spelta* L., *T. dicoccon* Schrank, et, dans une moindre mesure, à l'orge *Hordeum vulgare* L., au seigle *Secale cereale* L., à l'avoine *Avena sativa* L., au vulpin *Alopecurus myosuroides* Hudson et aux chiendents *Agropyron repens* (L.) P.B., *A. ciliare* et *A. tsukushiense*. Certaines de ces données sont sujettes à caution et nécessiteraient une confirmation (BARNES, 1956; YUKAWA, 1971, LÜBKE, 1982). Ces auteurs s'accordent à dire que les préférences observées résultent plus de différences de disponibilité que d'un choix des femelles à la ponte. Le blé serait "préféré" parce qu'il présenterait la meilleure coïncidence phénologique pour l'insecte.

En Suisse, nous avons trouvé les larves de *S. mosellana* sur le froment *T. vulgare*, l'épeautre *T. Spelta* et le chiendent *A. repens*, mais pas sur l'orge ni sur l'avoine.

Le faux-roseau *Phalaris arundinacea* étant mentionné comme plante-hôte-réservoir pour *S. mosellana* et ses parasitoïdes par KELLER & WILDING (1985), nous avons inclus cette espèce dans nos recherches entre 1985 et 1986.

Les importantes différences biologiques et phénologiques observées entre les populations de cécidomyies sur blé et sur *Phalaris arundinacea* ont conduit à un réexamen taxonomique. Celui-ci a révélé l'existence d'une espèce très proche récemment décrite en Angleterre sous le nom de *Sitodiplosis phalaridis* ABBAS, 1986.

Outre *S. phalaridis*, nous avons également rencontré dans les épillets de *P. arundinacea* la cécidomyie *Coniophora graminicola* NIJVELDT, 1959 et les parasitoïdes

- Pirene paludum* GRAHAM, 1969 (Hym. Pteromalidae)
- Synopeas ciliatus* Thomson, 1859 (Hym. Platygastridae)
- Aprostocetus verutus* Graham, 1961 (Hym. Eulophidae)
- Aprostocetus pausiris* (Walker, 1839) (Hym. Eulophidae)
- Aprostocetus vacuna* (Walker, 1839) (Hym. Eulophidae)
- Aprostocetus* ? *charoba* (Walker, 1839) (Hym. Eulophidae)

A notre connaissance, tous ces insectes sont nouveaux pour la Suisse où ils sont largement distribués: Neunkirch, Büren, Pieterlen, Delémont, Basel. Leur biologie a partiellement été décrite par ABBAS (1984).

4.2.3. Emergence et dispersion des imagos

La période d'émergence printanière de *Sitodiplosis mosellana* couvre 6 semaines en Suisse (Fig. 20). Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum (50% d'émergence) aux environs du 20 juin. En 1987, l'émergence a été retardée d'environ 10 jours par une période froide et pluvieuse en mai et juin (Fig. 2 Diagramme climatique). L'émergence est inhibée en-dessous de 11°C (BASEDOW, 1972).

En laboratoire, la période d'émergence dure 4 à 5 semaines et présente un maximum après 22 jours d'incubation (Fig. 21).

Dans ce cas et contrairement à l'opinion de BARNES (1956), l'émergence a lieu surtout durant les 8 premières heures de photophase (Tableau 9).

Le sex-ratio observé sur le terrain à l'émergence est de 1 ♂ : 0,53 ♀ (N=1603), mais de 1:1 (N=1356) en laboratoire. Selon BARNES (1956), le sex-ratio varie entre 1:2 et 1:0,75 ; l'accouplement a lieu au niveau du sol immédiatement après l'émergence et les imagos ne vivent que 2-3 jours, sans se nourrir (FRÖHLICH, 1960). Les mâles se cantonnent aux strates inférieures des lieux d'émergence alors que les femelles fécondées se déplacent vers les cultures de céréales les plus proches pour pondre.

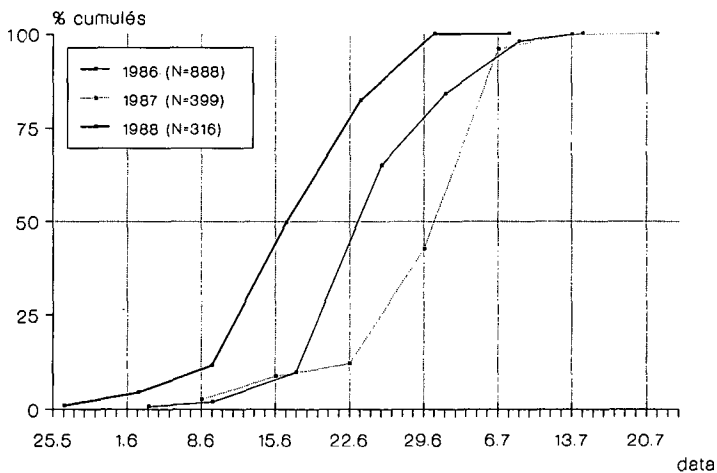


Fig. 20. Emergence cumulative de *Sitodiplosis mosellana* observée à Büren.

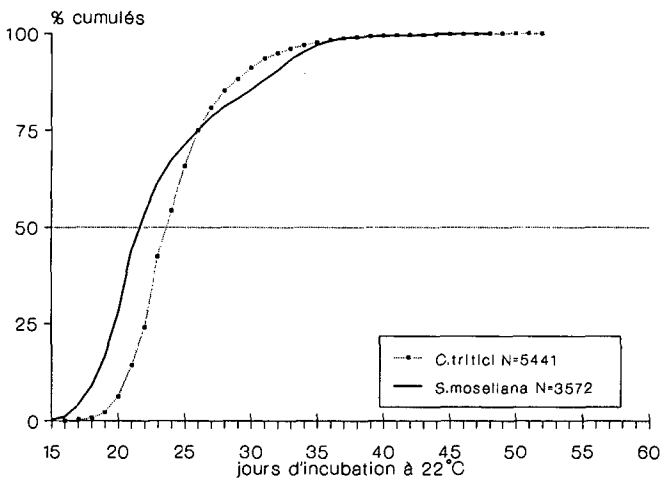


Fig. 21. Emergence cumulative de *S. mosellana* et *C. tritici* observée en laboratoire.

période	espèce : : <i>S. mosellana</i>	: : <i>M. penetrans</i>	: : <i>Platygaster</i> sp.	: : <i>E. error</i>
8 premières heures de photophase	: 1104	: 25	: 172	: 27
8 dernières heures de photophase et nuit	: 361	: 94	: 377	: 104

Tableau 9. Répartition temporelle de l'émergence observée en laboratoire, en nombre d'individus par période.

BARNES (1956) et BASEDOW (1977b) signalent que *Sitodiplosis mosellana* peut se déplacer sur d'assez grandes distances (3 km) dans le sens du vent, mais dans une moindre mesure que *Contarinia tritici*. Les voils massifs décrits au chapitre 4.3.3. sont moins nets et plus rares chez *S. mosellana*. Par ailleurs, *S. mosellana* a progressé d'environ 14 km par an lors de son invasion du continent nord-américain (BORKENT, 1989) et serait même capable de migrer à travers la Mer Baltique (SVÄRDSON, 1940).

4.2.4. Ponte

Les femelles fécondées pondent surtout le soir et tôt le matin (Fig. 24). Durant la journée, elles se tiennent en position de repos dans les strates inférieures des cultures. Le vol et la ponte sont inhibés en-dessous de 15°C et si le vent dépasse 10 km/h (NECC, 1983). Elles choisissent comme support de ponte des épis entièrement dégagés mais non encore fleuris (au stade Zadoks* 60, Feekes 14-15). Elles peuvent aussi pondre pendant ou après la floraison, mais BASEDOW & SCHÜTTE (1973) ont montré que dans ce cas les larves n'arrivaient pas à se développer normalement.

Les exigences phénologiques de *S. mosellana* ne sont pas toujours satisfaites, mais BASEDOW (1972) et BASEDOW & SCHÜTTE (1982) ont trouvé certaines adaptations phénologiques à une localité ou une plante donnée en étudiant le manque de coïncidence entre plantes-hôtes et cécidomyies.

La femelle insère en général son court ovipositeur entre les glumes ou les glumelles et dépose ses oeufs sur ces organes, voire sur le grain en formation (BARNES, 1956). Nous avons également fréquemment observé des oeufs déposés sur les arêtes des glumes et sur le rachis. Les pontes étant très sensibles à la sécheresse, celles qui ne sont pas insérées dans les épillets souffrent probablement d'une mortalité élevée.

Les oeufs sont déposés isolément ou par petits paquets de 2-3, en moyenne 1,7 ±0,08 (n=181) par épillet attaqué. En cas de forte infestation, plusieurs femelles peuvent pondre successivement dans le même épillet qui peut abriter ainsi jusqu'à 7-8 oeufs.

BARNES (1956) et BASEDOW & SCHÜTTE (1973) ont observé que les pontes étaient inégalement réparties dans l'espace avec une préférence marquée pour les zones ombragées (haies) et le bord des champs.

Une analyse de variance dans nos échantillonnages dénonce une répartition en agrégats répartis sur l'ensemble des zones emblavées, sans préférence marquée pour le bord ou le centre.

BARNES (1956) réfute une soi-disant préférence pour un secteur défini de l'épi, "préférence" qu'il explique avec raison par la maturation asynchrone des épillets.

La fécondité de *Sitodiplosis mosellana* a été estimée à 40-42 oeufs/femelle par BASEDOW (1977b), mais elle peut grimper jusqu'à 133 en laboratoire (REEHER, 1945).

BASEDOW (1977b) a également décrit un "upwind appetitive flight" chez les femelles ayant commencé de pondre et qui se déplacent contre le vent, sous le couvert des cultures de céréales, à la recherche d'épis à leur convenance.

4.2.5. Développement larvaire et dégâts

Les oeufs éclosent après 4 à 10 jours selon la température ambiante (OAKLEY, 1981; BASEDOW, 1977a).

Dès l'éclosion, les larves du premier stade se dirigent vers le grain au stade de maturité aqueuse* à la surface duquel elles vont se nourrir. Elles prélèvent par piqûres et succion une partie de la riche sève qui gonfle le grain en maturation.

Leur croissance est rapide: en serre, le 2^e stade larvaire est atteint 14-17 jours après la ponte et le 3^e stade larvaire 17-20 jours après la ponte. Sur le terrain et d'après SKUHRAVA & al.(1984) et KATAYAMA & al. (1987), le développement larvaire complet nécessite de 2 à 4 semaines selon la température ambiante, 15-18 jours (1986) et 19-23 jours (1988) à Büren . La majorité des larves atteignent la maturité à une date qui varie selon la localité et l'année considérée (Tableau 10).

Les L3 ne se nourrissent que peu ou pas du tout s'il y a estivation. On peut fréquemment observer une réduction de la taille des L3 qui vivent à plusieurs dans le même épillet.

Localité Année	Büren	Neunkirch	Delémont	Engollon
1985	12 juillet	16 juillet	-	-
1986	14 juillet	-	-	-
1987	6 juillet	28 juillet	-	-
1988	14 juillet	9 juillet	14 juillet	-
1989	27 juin	6 juillet	19 juillet	18 juillet

Tableau 10. Dates d'observation des maxima d'infestation chez *S. mosellana*.

Une attaque par *Sitodiplosis mosellana* ne se traduit par aucun symptôme visible au champ, mais les grains attaqués sont facilement identifiables à maturité. Ils sont de petite taille, rabougris ou déformés en J, avec un pérlcarpe ridé ou fendu qui laisse apparaître l'albumen et le germe. Outre une baisse de rendement, *S. mosellana* provoque une altération de la qualité meunière et boulangère, les grains attaqués étant pauvres en réserves nutritives et fréquemment sujets à des infections cryptogamiques secondaires dont les spores polluent les farines (DOEKSEN, 1938; HEINZE, 1955). Les récoltes infestées par plus de 3 L3/épi devraient être déclarées impropres à la consommation humaine et déclassées selon la directive N° 1397/69 de la CEE (NIJVELDT & BOKHORST, 1977). Dans la production de semences, une attaque de *S. mosellana* se traduit par une sévère diminution des facultés germinatives (FRITSCHÉ & WOLFGANG, 1959).

4.2.6. Estivation

Les périodes de sécheresse étant fréquentes en juillet, les L3 ont la possibilité d'y échapper en formant des pseudococons à l'intérieur des épillets infestés. Ces pseudococons sont constitués d'une enveloppe fusiforme et parcheminée, qui n'est rien d'autre que l'ecdysie du 2^e stade larvaire, à l'intérieur de laquelle se tient la L3, immobile et léthargique. Ces larves en quiescence survivent 1-2 mois (SKUHRAVA & al., 1984; HARRIS & al.), voire plus de 10 mois en laboratoire (WELLSO & FREED, 1982).

C'est probablement grâce à cette astuce que *S. mosellana* a pu coloniser l'Amérique du Nord avec les semences transportées par les pionniers.

Dans le passé, ces larves en léthargie étaient emportées avec les gerbes et éliminées sur l'aire de battage. Depuis l'apparition des moissonneuses-batteuses, elles ont la possibilité de bouclier leur cycle en retournant massivement au sol lors du battage au champ.

La mécanisation agricole pourrait ainsi avoir favorisé *Sitodiplosis mosellana* qui a pris de plus en plus d'importance par rapport à *Contarinia tritici*, l'espèce historiquement dominante (SKUHRAVA & al., 1984).

4.2.7. Migration au sol et hivernage

Sous l'influence des précipitations, les L3 estivantes sont réactivées et abandonnent leurs pseudococons, puis quittent les épis en rampant le long des chaumes ou en se laissant tomber au sol. Ce phénomène a lieu en continu lorsque les précipitations sont régulières, mais il peut prendre une forme explosive lors des premières pluies survenant après une période sèche durant laquelle des pseudococons se sont accumulés dans les épis. Nous l'avons mis à profit dans notre méthode d'extraction massive (chapitre 3.1.3.).

Il existe une corrélation entre précipitations estivales et migration au sol démontrée par KATAYAMA & al. (1987) et BASEDOW (1977a). Nous n'avons pas pu la mettre en évidence en Suisse, bien que la date à laquelle les L3 abandonnent les épis varie d'une localité et d'une année à l'autre (Fig. 22; Fig. 23).

Arrivées au sol, les L3 s'y insinuent rapidement (10 minutes) et s'enfoncent plus ou moins profondément en utilisant leur spatule sternale comme outil de forage (MILNE, 1961). Si le sol est compacté par la sécheresse, il leur faut plus de trois heures pendant lesquelles elles sont particulièrement exposées aux prédateurs (BASEDOW, 1973; BASEDOW & SCHÜTTE, 1982).

Arrivées à faible profondeur, elles tissent alors un cocon soyeux et sphérique (ϕ 0,7-2 mm) dans lequel elles se recroquevillent en C et entrent en diapause obligatoire. Bien que la mortalité hivernale puisse être élevée (BASEDOW, 1980), les insectes en diapause dans leur cocon résistent très bien aux pires conditions: sécheresse, inondation, gel (BARNES, 1956).

Les labours d'hiver provoquent un brassage qui enfonce certains cocons à plus grande profondeur, entre 12 et 24 cm, et en amène d'autres en surface où ils seront moins bien protégés du gel (Fig. 25).

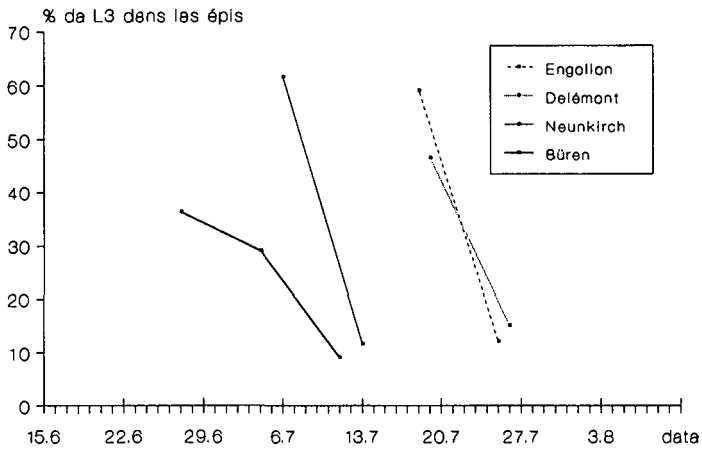


Fig. 22. Variation de la date de migration au sol des L3 de *Sitodiplosis mosellana* dans les différentes localités observées en 1989.

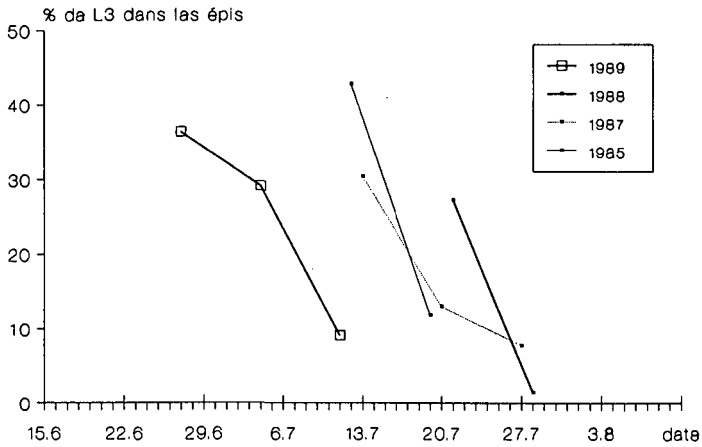


Fig. 23. Variation annuelle de la date de migration au sol des L3 de *S. mosellana* à Büren.

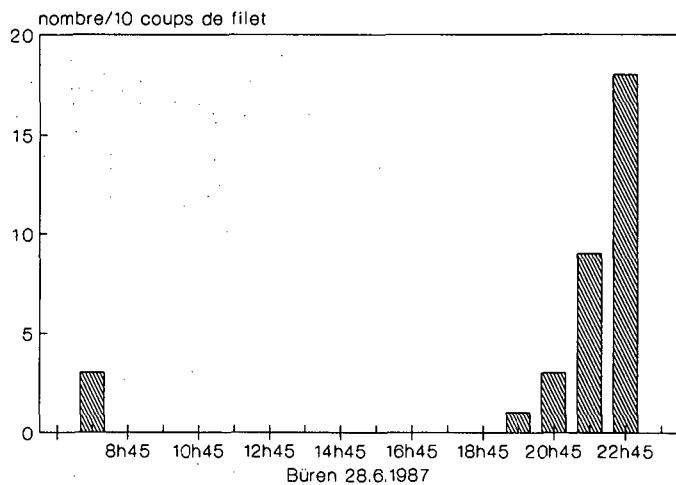


Fig. 24. Activité horaire de *S. mosellana* par capture au filet fauchoir.

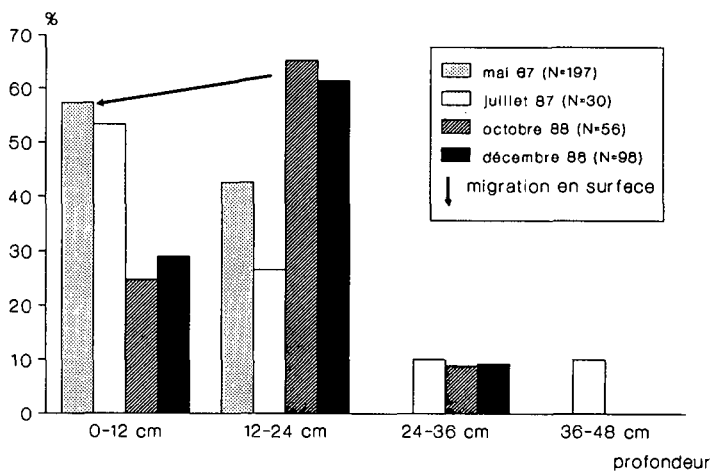


Fig. 25. Distribution verticale saisonnière des L3 de *S. mosellana* dans le sol à Büren.

4.2.8. Levée de la diapause et nymphose

La diapause hivernale est levée en trois phases étudiées expérimentalement par BASEDOW (1977a). Pour qu'elle soit effectivement levée, il faut:

- a) une période d'au moins 120 jours à basse température (en-dessous de 10°C).
- b) une période non précisée à température normale (plus de 0°C)
- c) une période de 5 semaines durant laquelle l'humidité au sol doit atteindre une valeur très élevée.

Sur le terrain, ces conditions ne sont remplies qu'aux alentours du mois de mai.

Les larves dont la diapause est levée quittent leur cocon sphérique et migrent vers la surface du sol (Fig. 25) où elles subissent la nymphose qui dure environ deux semaines (BORKENT, 1989) à la température optimale de 20°C (BASEDOW, 1977a). En général, la nymphe est nue et se trouve à environ 1 mm en-dessous de la surface du sol. Elle ne franchit cette dernière distance qu'au moment de l'éclosion, et on peut observer les ecdysies nymphales fichées dans le sol après une émergence massive.

Si l'humidité au sol n'est pas très élevée, la nymphose a alors lieu dans un cocon protecteur allongé tissé par la L3 à proximité immédiate de la surface (WAEDE, 1959).

4.2.9. Superdiapause*

On a décrit chez *Sitodiplosis mosellana* une diapause prolongée* pouvant atteindre 7 ans (GOLIGHTLY, 1952) ou même 13 ans (BARNES, 1952a).

Celle-ci intervient plus spécialement lorsque la condition c) susmentionnée n'est pas remplie. Dans ce cas, les L3 prolongent leur diapause d'une année jusqu'au printemps suivant, et ainsi de suite... La proportion de larves superdiapausantes varie entre 20 et 83% et dépend de la quantité de pluie tombée entre le 1^{er} mai et le 15 juin (BASEDOW & SCHÜTTE, 1971). Même si les conditions printanières sont optimales pour la levée de la diapause, une faible proportion de la population larvaire prolonge toujours sa diapause. En conséquence, les vols de *S. mosellana* sont toujours constitués d'un mélange de plusieurs générations (BARNES, 1956) et forment des cohortes au sens de DAJOZ (1974) et BEGON & MORTIMER (1981).

En laboratoire, dans des conditions de levée de la diapause optimisées, nous n'avons obtenu que 39% (30-57%) d'émergence après une année et 1,2% après deux ans.

Sur le terrain, nous avons pu estimer à l'aide du plan de rotation des cultures (Fig. 3) que les larves superdiapausantes participaient aux vols de 1986 et 1987 pour respectivement 40% et 17,2% (Fig. 26).

Le phénomène de superdiapause* relève d'une stratégie qui avantage l'insecte par:

- une répartition et une dilution des risques d'accidents climatiques ou phénoïogiques (DANKS, 1987),
- un renforcement génétique par back-crossing des diverses générations (BARNES, 1956).

Cette même stratégie réduit les possibilités de lutte par rotation des cultures et complique singulièrement la prévision des vols et les études de dynamique des populations. Les larves en superdiapause* constituent une importante réserve occulte du ravageur *Sitodiplosis mosellana*.

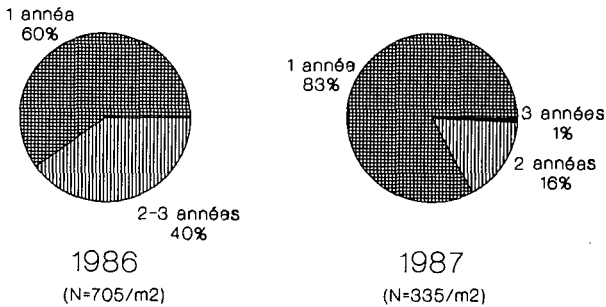


Fig. 24. Structure d'âge des vols de *S. mosellana* en 1986 et 1987. Les individus âgés de 2-3 années proviennent de L3 en superdiapause*.

4.3. Biologie de *Contarinia tritici*

4.3.1. Taxonomie et morphologie

Découverte en Angleterre au dix-huitième siècle, la cécidomyie jaune du blé *Contarinia tritici* (KIRBY, 1798) a été classée dans la tribu des *Contariini* et la subtribu des *Contarinina* par KIEFFER (1913).

On la connaît également sous d'autres noms génériques (*Tipula*, *Cecidomyia*, *Diplosis*, *Mayetiola*) et spécifiques (*venturii* Vimmer, 1936) dont la synonymie a été complétée par LÜBKE (1982).

Les imagos sont des moucheron velus de couleur jaune-citron, au thorax brun-roux, mesurant 1,5-2,5 mm, aux longues pattes grêles et aux antennes monilliformes et plumeuses (Fig. 14B). Chez les femelles, les 12 derniers articles antennaires présentent un étranglement égal au 1/5 de leur longueur. Elles possèdent une fine tarière rétractile qui est deux fois plus longue que l'abdomen lorsqu'elle est complètement dévaginée (Fig. 16B & 16C).

Chez les mâles, les 12 derniers articles antennaires présentent un double étranglement allongé qui les divise en 24 nodules et ils portent deux verticilles de soies et d'arceaux. Les soies antennaires sont plus courtes que chez *Sitodiplosis mosellana* et atteignent à peine le nodule suivant.

Les mâles (1,5-2 mm) sont plus petits que les femelles (2-2,5 mm) et ils possèdent une forte pince génitale dont la gonocoxa est ovoïde et très velue (Fig. 17B).

Les oeufs diffèrent de ceux de *S. mosellana* par la taille et la coloration: ils ne mesurent que 0,25 x 0,06 mm et sont blanchâtres ou jaunâtres. Il y a trois stades larvaires: la L1 est métapneustique, blanchâtre et mesure 0,3 x 0,05 mm à l'éclosion; la L2 est jaune-citron et atteint une taille de 1,5 mm alors que la L3 hémipneustique est jaune-soufre pour une taille de 2,5 x 0,5 mm (Fig. 15B). Même décoloré, le troisième stade larvaire de *C. tritici* est identifiable par l'examen de la spatule sternale (Fig. 18B) et de la région anale (Fig. 19B) qui diffèrent notablement par rapport à *S. mosellana*. Les nymphes sont jaunes et mesurent 2 x 0,4 mm.

Pour plus de détails, nous renvoyons le lecteur à la magistrale étude morphologique de VENTURI (1938) et aux travaux de BARNES (1928) et BASEDOW (1971).

4.3.2. Distribution et spectre de plantes-hôtes

Contarinia tritici est une espèce paléarctique largement distribuée entre les 42^e et 62^e parallèles de l'Irlande au Japon, plus rare au Sud et en Afrique du Nord (CIE, 1964; WETZEL & al., 1984). Elle a été signalée à tort en Australasie et en Amérique du Nord suite à des confusions avec *Mayetiola destructor* et *Sitodiplosis moseiana* (WETZEL, comm. pers.; BARNES, 1928, 1956).

Nous avons rencontré *C. tritici* dans 85% des localités échantillonnées en Suisse et dans le nord de l'Europe (Tableau 8), souvent dans des zones où l'espèce n'avait jamais été signalée. Les taux d'infestation observés sont généralement restés faibles tout en variant passablement selon la localité et l'année. Ces observations confirment celles des services phytosanitaires mentionnés au chapitre 4.2.2.: la cécidomyie *C. tritici* est présente presque partout, mais elle se maintient à faible densité et passe souvent inaperçue. Des foyers de pullulations sporadiques pouvant atteindre 300 L3/épi (BARNES, 1956) apparaissent surtout dans la zone délimitée par LÜBKE (1982) et WETZEL & al. (1984).

C. tritici s'attaque de préférence aux blés (espèce collective *Triticum aestivum* L. et à l'orge, dans une moindre mesure au seigle, à l'avoine, au chiendent et au vulpin *Alopecurus myosuroides* (BARNES, 1956; LÜBKE, 1982).

Les remarques du chapitre 4.2.2. sur les préférences de *S. moseiana* s'appliquent également à *C. tritici*.

En Suisse, nous avons rencontré les larves de *C. tritici* sur le froment *Triticum vulgare*, l'épeautre *T. Spelta* et le chiendent *Agropyron repens*, mais pas sur les graminées suivantes:

orge	<i>Hordeum vulgare</i>
avoine	<i>Avena sativa</i>
faux-roseau	<i>Phalaris arundinacea</i>
roseau	<i>Phragmites communis</i> Trin
-	<i>Calamagrostis Epigeios</i> Roth
ivrale	<i>Lolium temulentum</i> L.
ray-grass	<i>Lolium perenne</i> L.
chiendent	<i>Agropyron caninum</i> (L.)P.B.

Les deux dernières espèces ainsi que la fléole *Phleum pratense* L. avaient déjà été exclues par BARNES en 1956.

4.3.3. Emergence et dispersion des imagos

La période d'émergence printanière de *Contarinia tritici* couvre 5-6 semaines en Suisse (Fig. 25), mais seulement 4 semaines dans le nord de l'Europe (BASEDOW, 1972; WALLENGREN, 1935). Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum (50% d'émergence) aux alentours du 16 juin, soit environ 4 jours plus tôt que *Sitodiplosis mosellana*. En 1987, l'émergence a été retardée d'environ 12 jours par le climat froid et pluvieux des mois de mai et juin (Fig. 2 Diagramme climatique). L'émergence est inhibée en dessous de 11°C (BASEDOW, 1972) et intervient en majorité durant la solrée (BARNES, 1956).

Dans la Fig. 27, les inflexions visibles sur les courbes de 1987 et 1988 correspondent à une première vague d'émergence distincte, issue des cultures sarclées où le sol dénudé se réchauffe relativement plus vite.

En laboratoire, la période d'émergence dure 5 semaines et présente un maximum après 24 jours d'incubation (Fig. 28).

Le sex-ratio observé durant 3 ans à l'émergence est de 1:0,55 (N=2623), soit un excès de mâles par rapport aux observations de SPEYER & WAEDE (1956) et BARNES (1956).

Ce dernier signale que l'accouplement a lieu au niveau du sol immédiatement après l'émergence et que les imagos ne vivent que 2-3 jours, sans se nourrir (FRÖHLICH, 1960). En règle générale, les mâles ne se rencontrent que dans les strates inférieures des lieux d'émergence, alors que les femelles fécondées se déplacent vers les cultures de céréales les plus proches pour pondre.

En outre, par temps chaud et calme, on peut observer en soirée de véritables nuages de cécidomyies jaunes qui se déplacent relativement haut (3-16 m) et loin (3 km) dans le sens du vent, à une vitesse d'environ 1m/s. Ce phénomène de "downwind transit flight", signalé par WALLENGREN (1935) et MÜHLOW (1935), a été mieux étudié par SVÄRDSON (1940) et BASEDOW (1977b). Nous n'avons pas observé de tels vols en Suisse où les lieux de ponte et d'émergence ne sont pas éloignés de plus de 200 m les uns des autres.

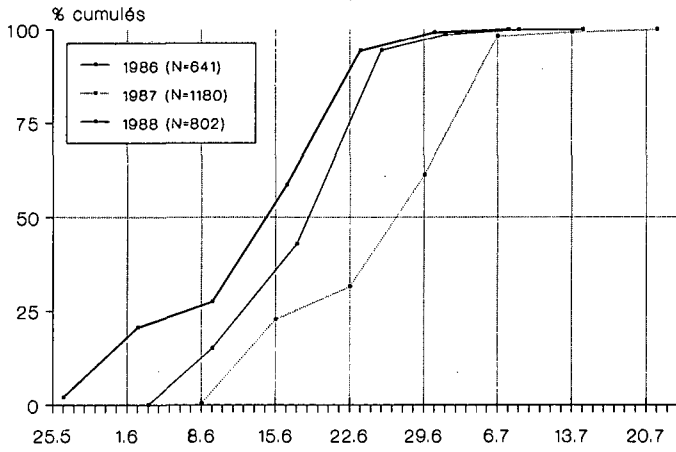


Fig. 27. Emergence cumulative de *Contarinia tritici* observée à Büren.

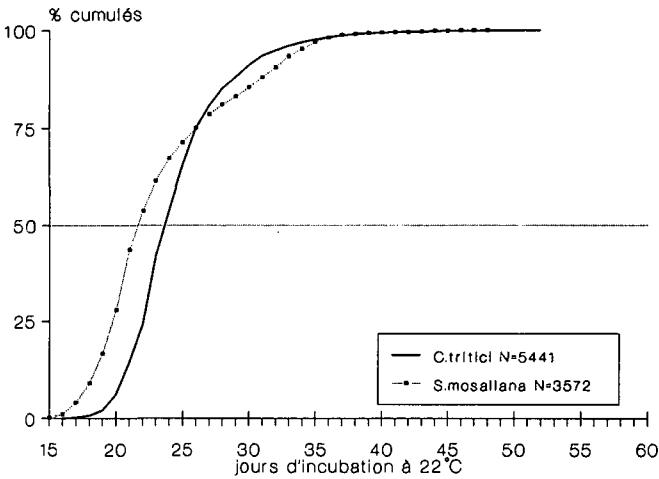


Fig. 28. Emergence cumulative de *C. tritici* et *S. mosellana* observée en laboratoire.

4.3.4. Ponte

Les femelles fécondées pondent surtout le soir et tôt le matin (Fig. 35). BARNES (1956) a observé un maximum d'activité entre 19h30 et 21h30. Il signale aussi que durant la journée elles se tiennent en position de repos dans les strates inférieures des cultures, et que la pluie, le vent et le froid sont des facteurs inhibant la ponte.

Comme support de ponte, elles choisissent des épis à demi dégagés (au stade Zadoks* 55, Feekes 11-14) dont les glumes et glumelles sont encore molles. Les épis plus avancés dont les glumelles sont durcies ou parcheminées représentent un obstacle mécanique et sont rejetés. Ces exigences phénologiques sont parfois difficilement satisfaites et BASEDOW (1972) et BASEDOW & SCHÜTTE (1982) ont souligné l'importance d'un manque de coincidence entre plantes-hôtes et cécidomyiles dans la régulation de ces dernières.

La femelle de *Contarinia tritici* insère son long ovipositeur profondément entre les glumelles et dépose ses oeufs à proximité de l'ovaire, voire sur les anthères. Dans ce cas, les oeufs meurent par dessiccation au moment de l'éventuelle saillie des anthères. Les oeufs sont agglutinés en paquets de 8-20, en moyenne $10 \pm 1,1$ (n=95) par épillet attaqué. En cas de forte infestation, plusieurs femelles peuvent pondre successivement dans le même épillet qui peut ainsi abriter jusqu'à 51 oeufs. Sur le chiendent *Agropyron repens*, les pontes ne comportent que 4-8 oeufs par épillet (BARNES, 1956; VENTURI, 1938).

Les pontes sont inégalement réparties sur l'épi puisque seule la face dégagée est attaquée (WALLENGREN, 1935). BARNES (1956), BASEDOW & SCHÜTTE (1973) et BASEDOW (1977b) ont aussi observé une préférence marquée pour les zones ombragées (haies) et le bord des champs.

Une analyse de variance dans nos échantillonnages dénonce une répartition en agrégats répartis sur l'ensemble des zones emblavées, sans préférence marquée pour le bord ou le centre.

La fécondité de *C. tritici* a été estimée à 40-42 oeufs/femelle par BASEDOW (1977b) qui a également décrit un "upwind appetitive flight" chez les femelles ayant commencé à pondre et qui se déplacent, sous le couvert des cultures de céréales, à la recherche d'épis qui leur conviennent.

4.3.5. Développement larvaire et dégâts

Les oeufs éclosent après 4-10 jours selon la latitude (VENTURI, 1938; WALLENGREN, 1935; BARNES, 1956).

Dès l'éclosion, les larves du premier stade se dirigent vers l'ovaire aux dépens duquel elles vont se nourrir en prélevant par piqûres et succion la quasi-totalité de la riche sève destinée au grain. Les larves sont grégaires et vivent en colonies de 6-15 dans les épillets attaqués. Une colonie de cinq larves suffit à inhiber complètement la floraison ou la croissance du grain (SKUHRAVA & *al.*, 1984); une colonie moins importante induit de graves déformations chez le grain qui reste nain.

La croissance des larves est rapide: en serre, le 2^e stade larvaire est atteint 15-19 jours après la ponte et le 3^e stade larvaire 19-22 jours après la ponte. Sur le terrain, le développement larvaire nécessite de 12-13 jours (Büren, 1986) à 13-16 jours (Büren, 1988) et la majorité des larves atteint la maturité à une date variable selon la localité et l'année considérée (Tableau 11).

Localité Année	Büren	Neunkirch	Delémont	Engollon
1985	25 juin	16 juillet	-	-
1986	1 ^{er} juillet	-	-	-
1987	6 juillet	28 juillet	-	-
1988	30 juin	20 juin	21 juin	-
1989	20 juin	29 juin	5 juillet	18 juillet

Tableau 11. Dates d'observation des maxima d'infestation chez *C. tritici*.

En cas de surinfestation, on observe une réduction de la taille des L3 et la mort de L2 attardées. Cette compétition intraspécifique est particulièrement aiguë dans les colonies de plus de 30 larves.

Une attaque par *Contarinia tritici* ne se traduit par aucun symptôme visible au champ, sauf si l'infestation est extrêmement forte. Dans ce cas, les épis attaqués apparaissent plats et creux à maturité parce que les épillets infestés sont vides de grain, celui-ci ayant avorté, et présentent des taches chlorotiques sur les glumes. En règle générale, l'avortement du grain attaqué induit une surcroissance compensatrice chez le grain voisin. Outre une baisse relative de rendement, *C. tritici* provoque aussi une altération de la qualité meunière et boulangère de la récolte (chapitre 4.2.5).

4.3.6. Migration au sol et hivernage

Sous l'influence des précipitations, les L3 matures quittent les épis dont elles s'éjectent par temps humide. Les L3 de *Contarinia tritici* peuvent effectuer des sauts de quelques cm (VENTURI, 1938) selon une technique décrite chez d'autres espèces par SÉGUY (1951). Si les épis sont recouverts d'un film aqueux, les L3 ne peuvent plus bondir et doivent atteindre le sol en rampant le long des chaumes. En général, les larves migrent au sol dès qu'elles sont matures, mais une migration de type explosif peut accompagner les premières pluies survenant après une période de sécheresse.

La date à laquelle les L3 abandonnent les épis varie d'une localité et d'une année à l'autre (Fig. 29; Fig. 30).

Arrivées au sol, les L3 s'y insinuent rapidement (10 minutes) et s'enfoncent plus ou moins profondément en utilisant leur spatule sternale comme outil de forage (MILNE, 1961). Si le sol est compacté par la sécheresse, il leur faut plus de trois heures pendant lesquelles elles sont particulièrement exposées aux prédateurs (BASEDOW, 1973; BASEDOW & SCHÜTTE, 1982).

Arrivées à faible profondeur, elles tissent alors un cocon soyeux et sphérique (ϕ 0,7-1,4 mm) dans lequel elles se recroquevillent en C et entrent en diapause facultative. Quoique la mortalité hivernale puisse être élevée (BASEDOW, 1980), les insectes en diapause dans leur cocon résistent très bien aux pires conditions: sécheresse, inondation, gel (BARNES, 1956).

Les labours d'hiver provoquent un brassage qui enfonce certains cocons à plus grande profondeur, entre 12 et 24 cm, et en amène d'autres en surface où ils seront moins bien protégés du gel (Fig. 31).

4.3.7. Levée de la diapause et nymphose

La diapause hivernale est levée en trois phases étudiées expérimentalement par BASEDOW (1977a). Pour qu'elle soit effectivement levée, il faut:

- a) une période d'au moins 150 jours à basse température (en-dessous de 10°C).
- b) une période de 220 degrés-jours à plus de 3°C.
- c) une période de 5 semaines durant laquelle la capacité de saturation en eau du sol doit atteindre au moins une fois 70% .

Sur le terrain, ces conditions ne sont remplies qu'aux alentours du mois de mai.

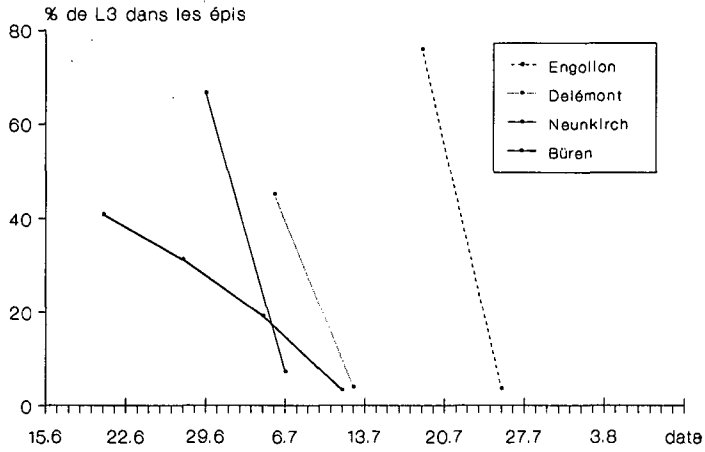


Fig. 29. Variation de la date de migration au sol des L3 de *Contarinia tritici* dans les différentes localités observées en 1989.

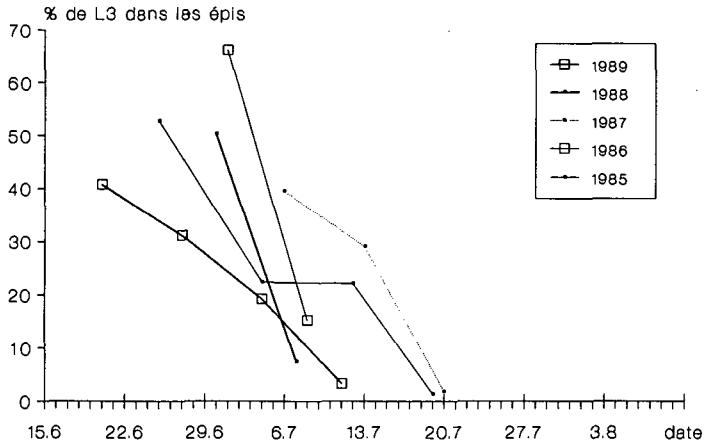


Fig. 30. Variation annuelle de la date de migration au sol des L3 de *Contarinia tritici* à Büren.

Les larves dont la diapause est levée quittent leur cocon sphérique et migrent vers la surface du sol où elles subissent la nymphose qui dure 7-14 jours (Fig. 31).

En général, la nymphe est nue et se trouve à environ 1 mm en-dessous de la surface du sol. Elle ne franchit cette dernière distance qu'au moment de l'éclosion qui dure 1 h, et on peut observer les ecdysies nymphales fichées dans le sol après une émergence massive.

Si l'humidité au sol n'est pas très élevée, la nymphose a alors lieu dans un cocon protecteur allongé tissé par la L3 à proximité immédiate de la surface (WAEDE, 1959).

4.3.8. Superdiapause

Les larves de *Contarinia tritici* peuvent aussi prolonger leur diapause pendant 3-4 ans (GOLIGHTLY, 1952).

Selon l'importance des précipitations du mois de mai, entre 20 et 96% des larves de *C. tritici* entrent en superdiapause* lorsque la condition c) évoquée ci-dessus n'est pas remplie (BASEDOW & SCHÜTTE, 1971). Même si les conditions printanières sont optimales pour la levée de la diapause, un certain nombre de larves prolongent toujours leur diapause. En conséquence, les vols de *C. tritici* forment des cohortes où les générations se mélangent, ce qui complique leur prévision et les études de dynamique des populations.

En laboratoire, dans des conditions optimisées de levée de la diapause, nous n'avons obtenu que 19% (10-50%) d'émergence après une année et 0,5% après deux ans.

Sur le terrain, nous avons pu estimer à l'aide du plan de rotation des cultures (Fig. 3) que les larves superdiapausantes participaient aux vols de 1986 et 1987 pour respectivement 3,5% et 3% (Fig. 32).

4.3.9. Deuxième génération

Une 2^e génération décrite chez *C. tritici* par BARNES (1952a, 1953, 1956), BOUCHET & DAGNEAUD (1969) et OAKLEY (1981) a été mise en doute par BASEDOW (1972). Il est vrai qu'elle est facultative et numériquement faible.

En laboratoire, nous avons observé qu'une partie des larves de *C. tritici* récoltées n'entraient pas en diapause mais produisaient des imagos émergeant du 10 juillet au 1^{er} septembre, avec un maximum le 30 juillet.

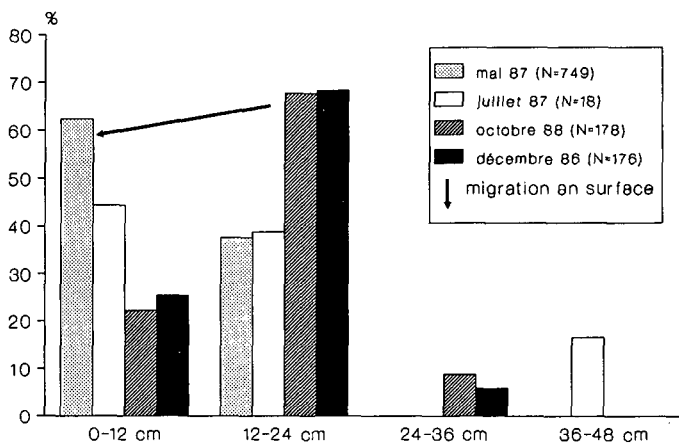


Fig. 31. Distribution verticale saisonnière des L3 de *C. tritici* dans le sol à Büren.

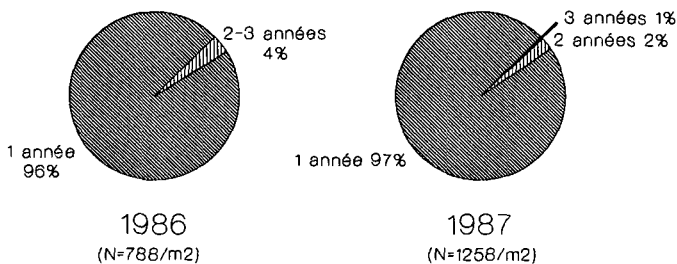


Fig. 32. Structure d'âge des vols de *C. tritici* en 1986 et 1987. Les individus âgés de 2-3 années proviennent de L3 en superdiapause*.

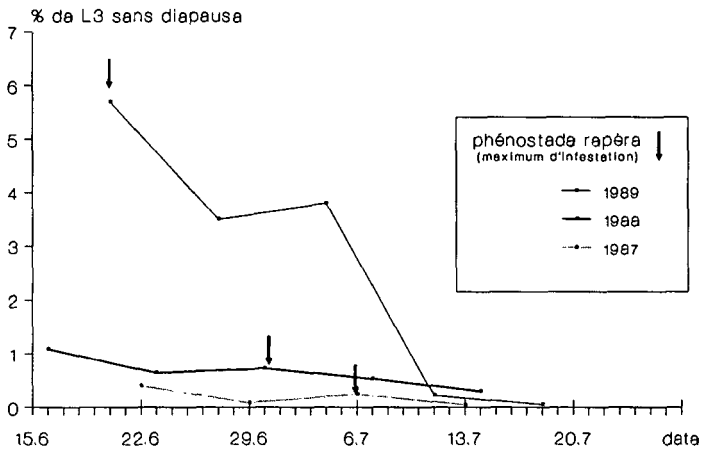


Fig. 33. Influence de la phénologie sur la proportion de L3 qui n'entrent pas en diapause chez *Contarinia tritici*.

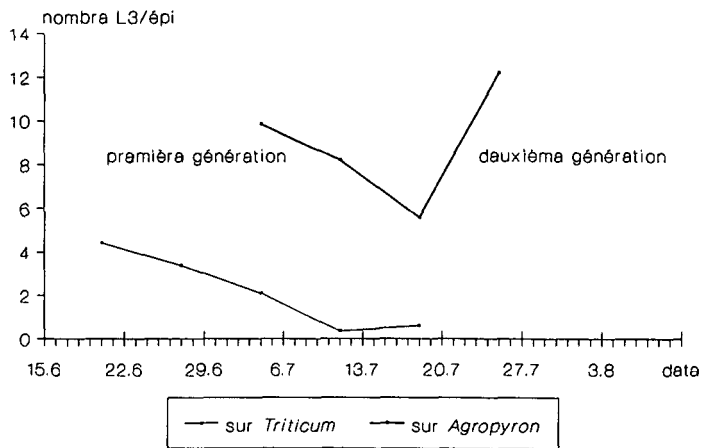


Fig. 34. Evolution des populations larvaires de *C. tritici* à Büren en 1989.

La proportion de larves non-diapausantes est faible et d'autant plus élevée que la saison est précoce. De plus, cette proportion décroît rapidement au fur et à mesure que la saison avance (Fig. 33).

Nous n'avons pas pu observer cette émergence sur le terrain, mais des oeufs et des L1 y ont été trouvés le 28 juillet 1988. Ceux-ci ne pouvaient provenir que d'un 2^e vol, les émergences printanières ayant cessé vers le 7 juillet.

Cette 2^e génération s'attaque aux rejets de blé et au chiendent *Agropyron repens* qui fleurissent tardivement. Le taux d'infestation sur chiendent était même particulièrement élevé en 1989, cette plante servant aussi d'hôte préférentiel pour les imagos de 1^{ère} génération les plus attardés (BASEDOW, 1972; Fig. 34). La majorité de ces larves de deuxième génération est détruite au moment des moissons car elles ne sont pas matures avant la mi-août.

Contrairement à BARNES (1956), nous ne pensons pas que la 2^e génération contribue beaucoup à l'augmentation des populations de *Contarinia tritici*.

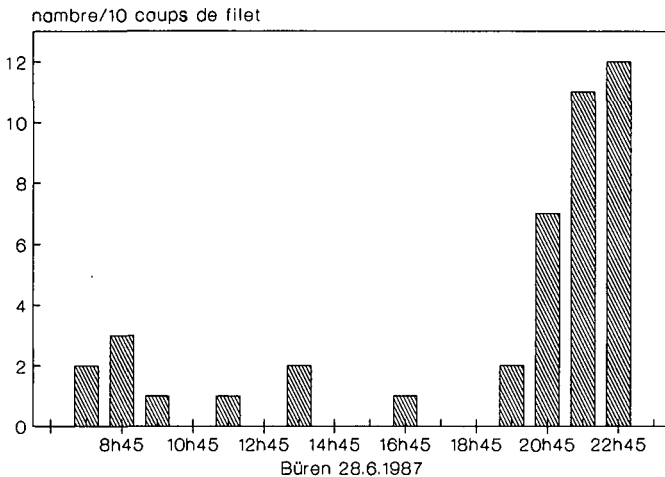


Fig. 35. Activité horaire de *C. tritici* par capture au filet fauchoir.

4.4. Moyens de lutte contre les cécidomyies

Vu leur importance économique, les cécidomyies des céréales ont surtout été étudiées dans le but de les combattre. Ce chapitre 4.4. n'est qu'un condensé de l'abondante littérature consacrée à ces aspects pratiques.

4.4.1. Estimation des risques

L'estimation des dégâts dus aux cécidomyies des céréales nécessite la dissection d'un grand nombre d'épis mûrs. Cette méthode assez laborieuse a permis à LÜBKE & WETZEL (1984), OLFERT & *al.* (1985) et BARKER (1986) d'établir une relation mathématique entre les pertes à la récolte et les taux d'infestation (N/épi, N/épillet) observés dans des circonstances précises. Des méthodes plus simples ont aussi été essayées par WETZEL (1974) et LÜBKE (1982). Si les cécidomyies ont déjà quitté les épis au moment de l'analyse, il existe un risque de confusion avec des dégâts similaires dus aux thrips ou au gel (DOEKSEN, 1938; HARRIS & *al.*).

De nombreuses méthodes de surveillance, d'alarme et de prévision des vols ont été proposées. Un échantillonnage estival des populations larvaires dans les épis ou au sol permet d'estimer les risques à long terme (BUHL & SCHÜTTE, 1971). Si la cote d'alerte est dépassée, on devrait estimer les risques à plus court terme par

- l'échantillonnage des L3 ayant levé leur diapause (méthode laborieuse),
- l'analyse des facteurs météorologiques déterminants d'après différents modèles régionaux (BOUCHET & DAGNEAUD, 1969; BASEDOW, 1977a; KURPPA, 1989),
- le suivi des émergences par pièges d'émergence, assiettes colorées ou filet fauchoir (BARNES, 1956; ACTA, 1981; HARRIS & *al.*).

A ce stade, même des émergences massives ne sont pas synonymes de dégâts. Les cécidomyies sont encore susceptibles de migrer ou de ne pas pondre selon les conditions météorologiques ambiantes et le stade de développement atteint par les céréales (incoïncidence*).

La prévision à très court terme nécessite un comptage visuel du nombre de femelles pondant en soirée lorsque la majorité des épis est au stade critique. Seul ce dernier contrôle permet de prendre une décision raisonnable quant à la nécessité d'un traitement insecticide. Dans l'affirmative, le traitement doit intervenir dans les 24 h pour avoir un certain succès.

En lutte intégrée, les prises de décision s'appuient sur le concept de seuil de tolérance dont il existe toute une gamme. Ces seuils ne sont pas faciles à établir pour les cécidomyies des céréales et dépendent de nombreuses variables écologiques et économiques: méthodes culturales, variétés, climats, sois, coûts de traitement, rendements, prix du marché, subventions... On doit admettre que les seuils proposés (Tableau 13) n'ont qu'une valeur régionale ou nationale.

4.4.2. Méthodes de lutte.

a) Mesures culturales

La rotation des cultures défavorise les cécidomyies en les privant de supports de ponte. Elle est peu efficace à petite échelle ou à court terme en raison des facultés de migration (qu'on peut réduire par la plantation de haies hautes) et de superdiapause* des ravageurs, mais elle devrait être envisagée dans les vastes monocultures (OAKLEY, 1981).

La sélection de variétés précoces ou tardives permettant d'accroître l'incoïncidence* a été étudiée par HELENIUS & al. (1984), BASEDOW & SCHÜTTE (1974), WRIGHT & DOANE (1987), DOEKSEN (1938), NIJVELT & BOKHORST (1973), mais son efficacité a été contestée par FELT (1921) et BARNES (1956) parce que les émergences de cécidomyies couvrent une période de 4-6 semaines et que ces insectes sont capables d'adaptations phénologiques (BASEDOW, 1972).

Le brûlis des pailles permet de détruire les larves estivantes de *Sitodiplosis mosellana* (GOLIGHTLY, 1952; HARRIS & al.).

Une certaine proportion des larves en diapause peut être détruite par des labours profonds d'automne ou de printemps (HEINZE, 1955; HARRIS & al.), ainsi que par l'application de diverses substances d'amendement ou toxiques (FRICKINGER, 1932; MÜHLOW, 1936; KLEE & RADEMACHER, 1935; SJÖBERG, 1936). KLEE (1932) et BOLLOWS (1952) ont respectivement obtenu une mortalité de 65% et 43-80% par l'application de kainite ou de cyanamide de calcium.

b) Lutte chimique

Environ 25 insecticides reflétant toute l'histoire des pesticides ont été utilisés pour combattre les cécidomyies, depuis la nicotine et l'arsenic jusqu'au modernes pyréthroides en passant par le DDT.

Seuls des insecticides de contact à courte ou moyenne rémanence sont efficaces contre les imagos et les pontes de cécidomyies (BOUCHET & DAGNEAUD, 1969; KURPPA & HUSBERG ; BASEDOW & SCHÜTTE, 1973; ELLIOT, 1988; ACTA, 1981; OAKLEY, 1981). Les larves dans les épis ne pourraient être détruites que par un insecticide systémique (HARVEY, 1985). Parmi les insecticides de contact, les plus utilisés sont le malathion, le methoxychlor, le chlorpyrifos et le fénitrothion. Signalons qu'aucun de ceux-ci n'est homologué en Suisse pour la lutte contre *Contarinia tritici* ou *Sitodiplosis mosellana*.

Outre leurs inconvénients écologiques et économiques (VAN DEN BOSCH & AESCHLIMANN, 1986), ces insecticides sont d'application assez délicate car étroitement limitée dans le temps aux stades **Zadoks*** susmentionnés. Une application trop tardive est inutile et néfaste puisqu'elle élimine les parasitoïdes qui s'attaquent aux pontes à ce moment-là (SPEYER & WAEDE, 1956; ACTA, 1981; OAKLEY, 1981).

c) Lutte biologique

Les cécidomyies *C. tritici* et *S. mosellana* ont de nombreux ennemis naturels: pathogènes, parasitoïdes, prédateurs (chapitre 6.1.). L'utilité de ces auxiliaires a souvent été soulignée et FLOATE (1987), OAKLEY (1981), FABER (1970) et BASEDOW & *ai.* (1976) ont émis des recommandations pour les préserver ou les favoriser. L'importation de parasitoïdes aux USA a été proposée par FITCH (1856), et c'est l'optique que nous avons adoptée en prospectant les possibilités de lutte biologique classique.

4.5. Discussion

Des caractères morphologiques permettent de différencier *Contarinia tritici* et *Sitodiplosis mosellana* à tous les stades: couleur, antennes, ovipositeur, *genitalia*, spatule sternale et papilles anales (Figs. 14-19). La confusion est difficile (BARNES, 1928; BASEDOW, 1971).

Malgré une certaine similitude, les deux espèces présentent également d'importantes différences biologiques, phénologiques et comportementales (Tableau 12; Fig. 36; Fig. 37). Celles-ci suffisent à définir deux niches écologiques assez bien séparées (BASEDOW & SCHÜTTE, 1982) qui expliquent aussi le peu de concurrence interspécifique observée.

	<i>Contarinia tritici</i>	<i>Sitodiplosis mosellana</i>
Emergence des imagos	précoce	tardive
Stade phénologique attaqué	Zadoks* 55 épi à demi dégagé	Zadoks* 60 épi entièrement dégagé
Ponte	profonde	superficielle
Organe attaqué	fleur; castrée	grain; déformé
Mode de vie larvaire	grégaire	solitaire
Migration au sol	précoce avec bonds de quelques cm	tardive après estivation
Voltinisme	2 ^e génération partielle	strictement univoltine
Superdiapause	2-4 ans	2-13 ans

Tableau 12. Différences biologiques entre *C. tritici* et *S. mosellana*.

La concurrence n'intervient qu'en cas de forte infestation simultanée. En 1988, les deux espèces n'ont été trouvées vivant côte à côte que dans 4,4% (N=181) des épis infestés alors que 77% (N=22) des épis étaient simultanément attaqués. L'attaque précoce de *C. tritici* castré en principe la fleur et prive *S. mosellana* de sa source de nourriture, mais cette supériorité de *C. tritici* reste hypothétique.

Les deux espèces présentent en plus des différences au niveau du complexe parasitaire (chapitre 5.) et des fluctuations d'abondance (chapitre 6.).

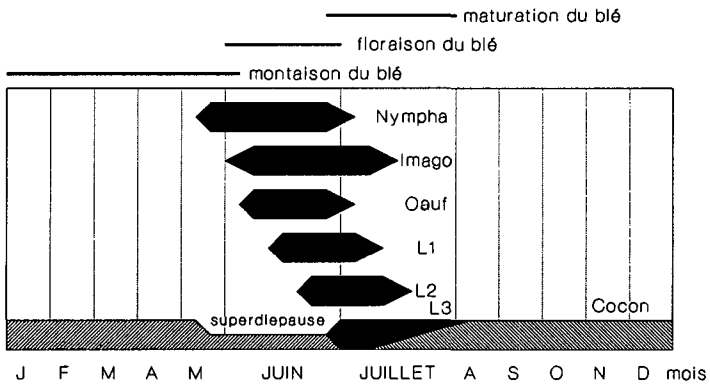


Fig. 36. Cycle de développement de *Sitodiplosis mosellana*.
Hachures: L3 diapausantes au sol.

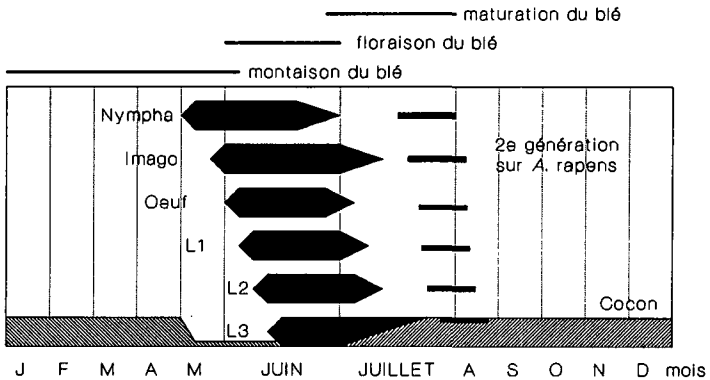


Fig. 37. Cycle de développement de *Contarinia tritici*.
Hachures: L3 diapausantes au sol.

Tous ces arguments militent en faveur d'une étude séparée de ces deux ravageurs, une étude "en bloc" ne pouvant conduire qu'à de grossières approximations.

Pratiquement toujours associées, l'une ou l'autre espèce domine numériquement ou économiquement selon le pays et l'année considéré.

Contarinia tritici et *Sitodiplosis mosellana* sont favorisées par un temps calme, chaud et humide au moment du vol (ACTA, 1981; BOUCHET & DAGNEAUD, 1969). Leur cycle est sous la dépendance d'un même facteur-signal, les précipitations, auquel elles réagissent de façon assez similaire (BASEDOW, 1977a). Ce facteur détermine la migration au sol et la coïncidence phénologique printanière. Ces événements ainsi que la vitesse de développement dépendent du climat local. En Suisse, des localités éloignées d'à peine 100 km présentent d'appréciables différences dans le cycle de développement. Ces différences sont encore plus marquées sous d'autres latitudes et ne permettent pas la généralisation.

Les cécidomyies du blé *C. tritici*, *S. mosellana* et *Mayetiola destructor* sont anormalement oligophages et font preuve de souplesse adaptative face aux variations climatiques ou culturelles (BARNES, 1956). Les espèces apparentées s'attaquant aux genres *Avena*, *Hordeum*, *Secale*, *Poa*, *Dactylis*, *Alopecurus* et *Phalaris* sont au contraire monophages (TOMASZEWSKI, 1931; BARNES, 1930, 1940, 1956; ABBAS 1984). La monophagie semble de règle chez les cécidomyies des graminées avec l'apparition de races, sous-espèces et espèces biologiques. BARNES (1956) propose le chiendent *Agropyron repens* comme plante-hôte originelle pour *C. tritici* et *M. destructor* qui se seraient secondairement adaptées aux céréales cultivées. Cet opportunisme découle directement de leurs facultés adaptatives et pourrait également s'appliquer à *S. mosellana* et à d'autres ravageurs "créés par l'homme". Le rôle de réservoir à cécidomyies joué en marge des cultures par les plantes-hôtes *A. repens* et *Alopecurus myosuroides* est minime.

Bien que *Contarinia tritici* et *Sitodiplosis mosellana* soient des ravageurs sporadiques d'importance relative, nous proposons de les combattre à l'aide d'une stratégie de lutte intégrée basée sur:

- l'encouragement des méthodes préventives,
- un réseau *ad hoc* de surveillance et d'alarme,
- des seuils d'intervention localement adaptés,
- une méthodologie pour l'emploi d'insecticides homologués.

Vu leur cycle de développement, les cécidomyes *Contarinia tritici* et *Sitodiplosis mosellana* sont à l'abri des prédateurs et parasitoïdes usuels pendant toute la durée de leur diapause au sol. Leurs larves sont également assez bien protégées à l'intérieur des épillets fermés. Les stades les plus exposés sont les nymphes, les imagos, les oeufs et les L3 migrant au sol. La brièveté du cycle de développement estival ne convient bien qu'à des parasitoïdes ovo-larvaires* et larvaires.

Type	Population mesurée	Nombre limite de <i>C. tritici</i>	Nombre limite de <i>S. mosellana</i>	Auteur
Seuil d'alarme à long terme (2 ans)	Larves dans les épis en juillet	0,04 L3/épi	0,04 L3/épi	BUHL & SCHÜTTE (1971)
	Larvas au sol en août	4000 cocons/m ²	2000 cocons/m ²	BASEDOW (1980)
Seuil d'alarme à moyen terme (1 an)	Larves dans les épis en juillet	0,8 L3/épi 8 L3/épi	0,8 L3/épi 4 L3/épi	BUHL & SCHÜTTE (1971) BASEDOW (1980)
Seuil d'alarme à court terme (1 mois)	Larves au sol en mai	300 larves/m ²	300 larves/m ²	BUHL & SCHÜTTE (1971)
Seuil d'intervention à très court terme (24 h)	Femelles pondant sur des épis au stade sensible	1-2 femella/épi stade Zadoks 55-56	0,15-0,5 femella/épi stade Zadoks 60-61	BASEDOW (1975) WETZEL & FREIER (1981) ANDERSSON (1984) KURPPA & HUSBERG HARRIS & a7. HARVEY (1986)
Seuil de nuisibilité	Larves dans les épis en juillet	16 L3/épi	8 L3/épi	BUHL & SCHÜTTE (1971)
	Larves au sol en mai	1300/m ² 2000/m ²	600/m ²	BASEDOW (1980) BOUCHET & DAGNEAUD (1969)
Seuil de tolérance	Larves dans les épis en juillet	30 L3/épi 40 L3/épi	13 L3/épi	BUHL & SCHÜTTE (1971) MAC MAHON (1962)

Tableau 13. Seuils de tolérance admis pour les cécidomyes des céréales.

5. LE COMPLEXE PARASITAIRE

5.1. Introduction

Dès KIRBY (1798), la majorité des chercheurs ayant étudié *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* ont relevé que ces cécidomyies étaient attaquées par de nombreux hyménoptères parasites. Des listes de ces parasitoïdes ont été publiées par BORODIN (1915), LEONARDI (1927), KLEE (1936), JOHANSSON (1936), DOEKSEN (1938), BARNES (1956), SPEYER & WAEDE (1956), PRASAD (1969), HERTING & SIMMONDS (1978), LÜBKE (1982) et BASEDOW & SCHÜTTE (1982). La synthèse de ces travaux donne une liste exhaustive de 27 espèces d'hyménoptères parasitoïdes pouvant s'attaquer aux cécidomyies des céréales (CARL & AFFOLTER, 1984).

Malgré la richesse théorique de ce complexe parasitaire, tous les auteurs susmentionnés n'ont jamais observé plus de 3-7 espèces simultanément. Plusieurs espèces abondamment citées n'ont en fait été observées qu'une fois.

Les mêmes auteurs affirment en majorité que les 6 espèces les plus fréquentes parasitent indifféremment les deux cécidomyies *S. mosellana* et *C. tritici*, et que *Plestopleura thomsoni* Kieffer, 1926 est un hyperparasite* de *Macroglenes penetrans*. Une minorité ayant au contraire observé une certaine spécificité parasitaire, une grande confusion règne dans ce domaine.

La biologie de ces parasitoïdes est très superficiellement connue par quelques informations disjointes et les travaux de WEIGAND (1974) et JOHANSSON (1936, 1937). Une certaine confusion règne également à propos du stade de l'hôte parasité, ainsi que dans la taxonomie des parasitoïdes. Ce sont surtout des hyménoptères *Platygastridae* (= *Platygasteridae*), une famille assez mal connue dont la révision systématique est peu avancée (KIEFFER, 1926; CLAUSEN, 1940; KOZLOV, 1970; VLUG, 1985).

Malgré ces imprécisions, on sait pourtant que:

- *S. mosellana* est plus fortement parasitée que *C. tritici* (Tableau 14),
- le taux de parasitisme varie selon les localités et les années,
- le pourcentage de parasitisme peut atteindre des valeurs très élevées.

Taux de parasitisme chez <i>S. mosellana</i>	Taux de parasitisme chez <i>C. tritici</i>	Auteur
4-99 %	0,1-72 %	BARNES (1956)
9,3-74,4 % (moyenne 44 %)	0,5-41,3 % (moyenne 10 %)	BASEDOW & SCHÜTTE (1982)
22,2-92,5 %	3,2-45,7 %	SPEYER & WAEDE (1956)

Tableau 14. Quelques taux de parasitisme total observés chez les cécidomyies des céréales.

On a attribué à ces parasitoïdes plusieurs régressions spectaculaires des cécidomyies, et leur action régulatrice sur les populations de ravageurs a été soulignée par BARNES (1956), SPEYER & WAEDE (1956), ACTA (1981) et BASEDOW & SCHÜTTE (1982). Il est surprenant que cet important complexe parasitaire soit resté aussi mal connu jusqu'ici.

5.2. Structure du complexe parasitaire

Les parasitoïdes mentionnés dans ce travail sont tous des hyménoptères tétrabrants dont la liste et la position systématique figurent au Tableau 15. Les espèces s'attaquant à *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* y apparaissent en gras et peuvent être séparées à l'aide de la clé simplifiée de l'Annexe 7. Signalons que la sous-famille des *Inostemmatinae* a été dissoute pour cause de symplesiomorphie* par MASNER & HUGGERT (1989).

5.2.1. Spécificité parasitaire

L'élevage séparé des larves de *C. tritici*, *S. mosellana* et *Sitodiplosis phalaridis* a révélé l'existence d'une grande spécificité chez leurs parasitoïdes. Ces résultats contraires à l'opinion majoritaire ont été amplement confirmés par les dissections et l'élevage *ex ovo* des principaux parasitoïdes.

Les trois espèces de cécidomyies étudiées ont des complexes parasitaires totalement séparés (Fig. 38).

Il n'est pas exclu que les parasitoïdes de *C. tritici* et *S. mosellana* attaquent également d'autres hôtes, en particulier *Piestopleura* spp. et *Leptacis tipulae* (Kirby, 1798) qui a été signalée sur *Contarinia kanerovi* BARNES (1958) par cet auteur et sur *Contarinia pisi* (Winnertz, 1854) par KUTTER & WINTERHALTER (1933).

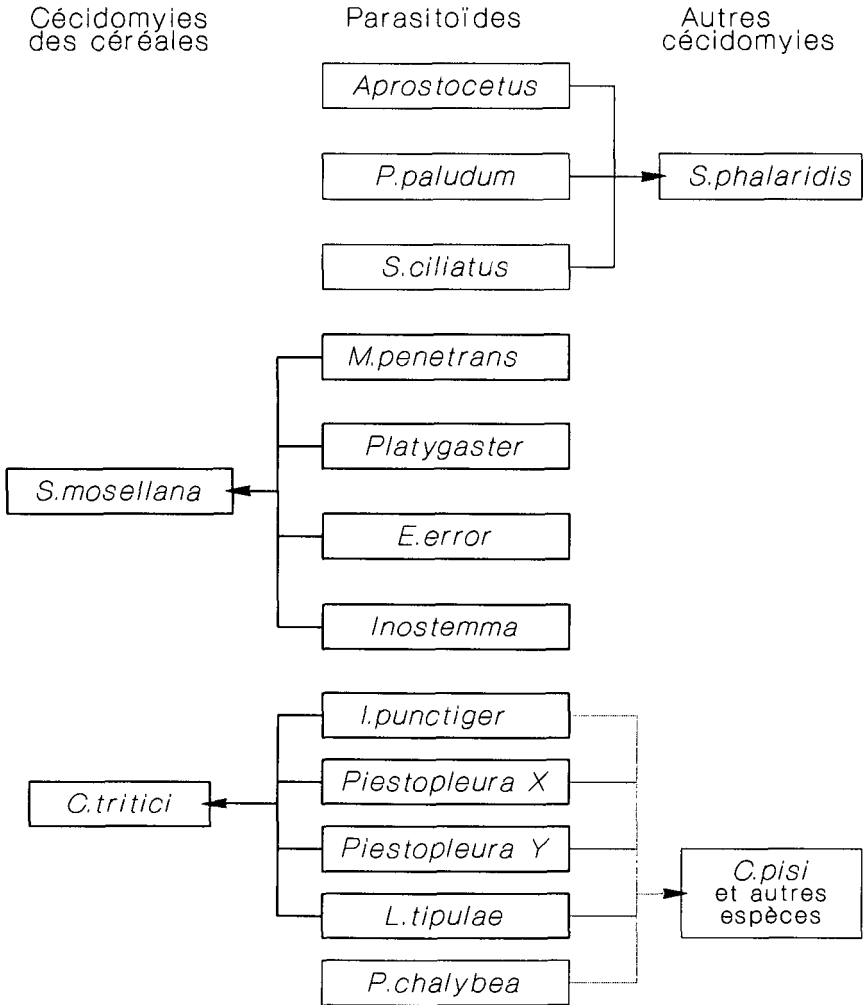


Fig. 38. Structure schématique du complexe parasitaire étudié.

Piestopleura spp. n'est pas un hyperparasite* et ne s'attaque pas à *Macroglenes penetrans* ni à *Sitodiplosis mosellana*. Sous réserve de changements taxonomiques, les taxons *Leptacis tipulae* et *Piestopleura* spp. peuvent être considérés comme polyphages.

ordre	HYMENOPTERA, Parasitica
superfam.	<i>Chalcidoidea</i>
famille	<i>Pteromalidae</i>
sous-famille	<i>Miscogasterinae</i>
tribu	<i>Pirenini</i>
genre et espèces	<i>Pirene paludum</i> <i>Pirene chalybea</i> <i>Macroglenes (=Pirene) penetrans</i>
famille	<i>Eulophidae</i>
sous-famille	<i>Tetrastichinae</i>
genre et espèces	<i>Aprostocetus verutus</i> <i>Aprostocetus vacuna</i> <i>Aprostocetus ? charoba</i> <i>Aprostocetus pausiris</i>
superfam.	<i>Proctotrupoidea</i>
famille	<i>Platygastridae (=Platygasteridae)</i>
sous-famille	<i>Inostemmatinae</i>
tribu	<i>Inostemmatini</i>
genre et espèces	<i>Inostemma mosellanae</i> <i>Isostasius punctiger</i>
sous-famille	<i>Platygastrinae</i>
tribu	<i>Platygastrini</i>
genre et espèces	<i>Platygaster sp.</i> <i>Euxestonotus error</i>
tribu	<i>Synopeadini</i>
genre et espèces	<i>Leptacis tipulae</i> <i>Piestopleura spp.</i> [<i>Piestopleura laura</i>] [<i>Synopeas myles</i>] <i>Synopeas ciliatus</i>

Tableau 15. Position systématique des espèces observées. En gras, celles qui s'attaquent à *S. mosellana* et *C. tritici*.

5.2.2. Abondance relative

Les différentes méthodes utilisées donnent une image concordante du complexe parasitaire de *S. mosellana* (Fig. 39). L'espèce la plus fréquente est *Platygaster* sp. (environ 40%), suivie par *M. penetrans* (environ 35%) et *Euxestonotus error* (environ 25%). *Inostemma mosellanae* est rare avec moins de 1% du total. Pour les plêges englués [5], le pourcentage de *M. penetrans* a été corrigé par exclusion des innombrables mâles.

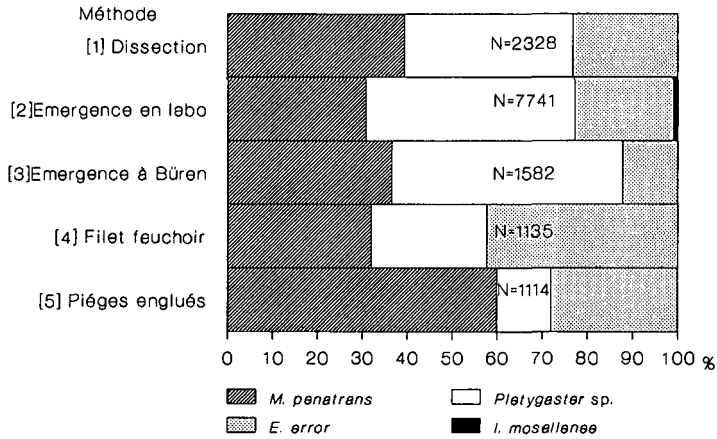


Fig. 39. Composition du complexe parasitaire de *Sitodiplosis mosellana* d'après les diverses méthodes utilisées à Büren. Le 100% correspond au total observé sur l'ensemble des années 1985-1989.

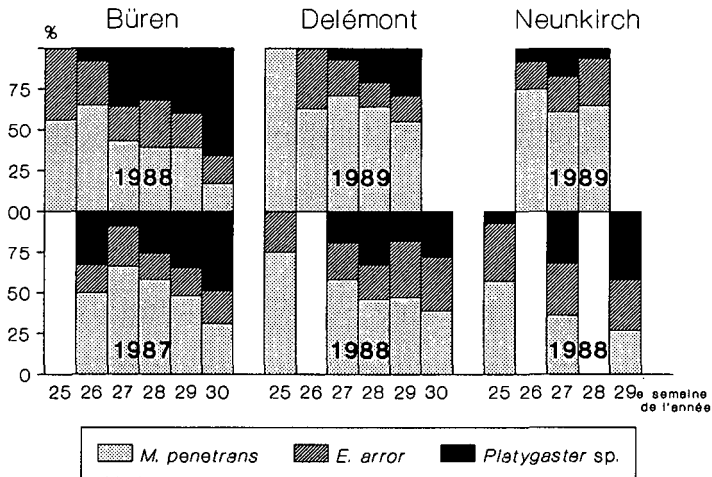


Fig. 40. Evolution saisonnière de la composition du complexe parasitaire de *S. mosellana* dans diverses localités.

L'espèce la plus constante est *Macroglenes penetrans* qui est présente dans 78% des échantillons [1,2], suivie par *Platygaster* sp. (75%) et *Euxestonotus error* (75%). Absente à la dissection [1], *Inostemma mosellanae* est accidentelle dans 10% des élevages [2].

La composition de ce complexe évolue en cours de saison: la proportion de *M. penetrans* diminue pendant que celle de *Platygaster* sp. augmente et que celle de *E. error* se maintient (Fig. 40). Le taux de parasitisme total augmente régulièrement pour atteindre son maximum en fin de saison (Fig. 43). Les L3 parasitées dont la croissance est légèrement retardée restent plus longtemps dans les épis et estivent plus volontiers que les autres. C'est l'accumulation de ces larves parasitées qui fait grimper le taux de parasitisme (GOLIGHTLY, 1952).

Les diverses méthodes utilisées ne donnent pas la même image du complexe parasitaire de *Contarinia tritici* (Fig. 41). Dans les échantillons de L3 [1,2], *Isostasius punctiger* est l'espèce la plus fréquente (environ 70%), suivie par *Piestopleura* spp. (environ 30%) et *Leptaclis tipulae* (1%) qui est sous-représentée. Les imagos de *Piestopleura* spp. (environ 70%) sont plus fréquents sur le terrain [3,4,5] où *I. punctiger* (environ 20%) est éclipsée et *L. tipulae* (environ 10%) un peu mieux représentée. Ce déséquilibre est attribué à la moindre spécificité de *Piestopleura* spp. dont la majorité des individus proviendrait d'autres cécidomyies de l'agroécosystème.

L'espèce la plus constante est *I. punctiger*, présente dans 58% des échantillons [1,2], suivie de *Piestopleura* spp. (42%) qui est accessoire et *L. tipulae* (5%) qui est accidentelle.

La composition de ce complexe évolue aussi en cours de saison: la proportion de *Piestopleura* spp. diminue au profit de *I. punctiger* pendant que le taux de parasitisme total augmente surtout en juin (Fig. 42; Fig. 44).

5.2.3. Analyse de la diversité

Le complexe parasitaire étudié en Suisse ne comprend que 8 espèces sur les 27 répertoriées par CARL & AFFOLTER (1984). Cette faible diversité étant éventuellement associée à un agroécosystème particulier, d'autres facteurs susceptibles d'enrichir et de diversifier le complexe parasitaire ont été pris en considération.

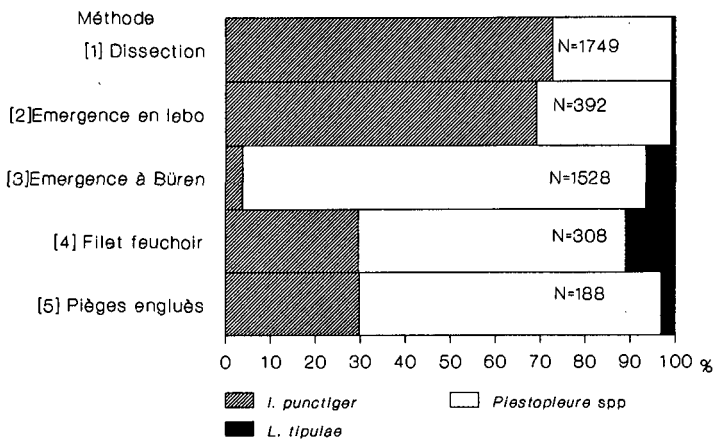


Fig. 41. Composition du complexe parasitaire de *Contarinia tritici* d'après les diverses méthodes utilisées à Büren. Le 100% correspond au total observé sur l'ensemble des années 1985-1989.

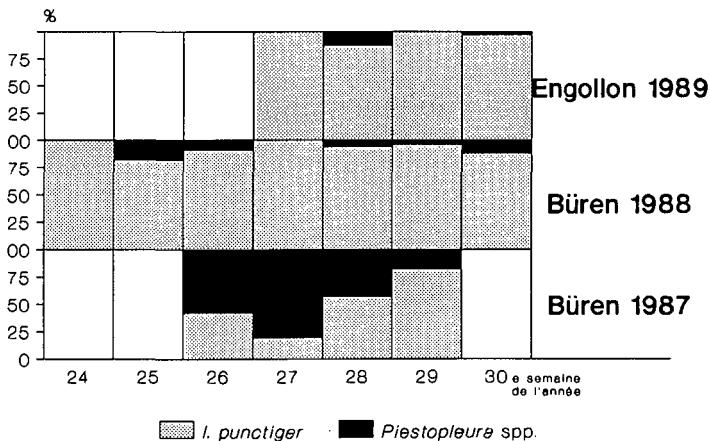


Fig. 42. Evolution saisonnière de la composition du complexe parasitaire de *C. tritici* dans diverses localités.

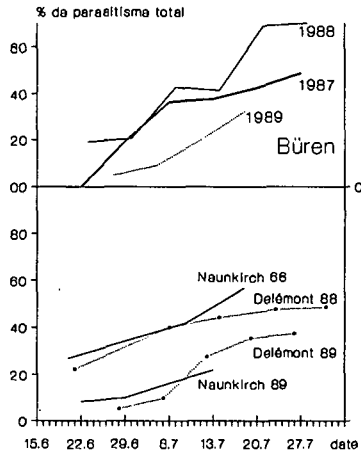


Fig. 43. Augmentation saisonnière du taux de parasitisme global chez *Sitodiplosis mosellana* dans différentes localités et années.

a) Influence des plantes adventices

La flore sauvage située en marge des cultures procure abri et nourriture glucidique aux parasitoïdes adultes. Elle sert également de réservoir pour quelques ravageurs et beaucoup d'auxiliaires, dont de nombreux hyménoptères parasites s'attaquant indifféremment aux cécidomyies des céréales et des graminées adventices (ANONYME, 1988; KELLER, 1987).

Les parasitoïdes *Macroglenes penetrans*, *Platygaster* sp., *isostasius punctiger* et *Piestopleura* spp. ont été capturés à Büren sur le chiendent *Agropyron repens* où ils s'attaquent à leurs hôtes respectifs. Quelques *Piestopleura* spp. ont également été observés à Basel sur *Phalaris arundinacea*. De nombreuses autres plantes adventices sont susceptibles d'abriter *Piestopleura* spp. et *Leptacls tipuiae* si ces espèces sont vraiment polyphages.

De petites populations des parasitoïdes de *Contarinia tritici* et *Sitodiplosis mosellana* existent dans les zones-refuges abritant leurs plantes-hôtes originales ou accessoires. Le maintien de telles zones permet aux parasitoïdes de survivre et de recoloniser les cultures qui ne sont pas à l'abri d'accidents démographiques (pesticides, incoïncidence*...).

Localité	Paramètre	Mode de culture	
		conventionnel	biologique
Therwil Montezillon Oberwil/Büren	Taux d'infestation par <i>C. tritici</i> en nombre de L3/épi	0,29 0,62 1,8	0,5 6,6 0,66
Therwil Montezillon Oberwil/Büren	Taux d'infestation par <i>S. mosellana</i> en nombre de L3/épi	2,3 2,2 1,6	3,65 0,68 0,57
Therwil Montezillon Oberwil/Büren	Taux de parasitisme total chez <i>C. tritici</i>	0 % 6,3 % 0 %	0 % 6,5 % 2,5 %
Therwil Montezillon Oberwil/Büren	Taux de parasitisme total chez <i>S. mosellana</i>	53,8 % 38,8 % 47,5 %	52,9 % 25 % 23,9 %

Tableau 16. Influence du mode de culture sur les populations de cécidomyies et de parasitoïdes.

b) Influence du mode de culture

Sur trois échantillons comparatifs, on n'observe guère de différence dans les taux d'infestation entre cultures conventionnelles et biologiques, bien qu'il y ait un peu plus de *Contarinia tritici* et un peu moins de *Stodiplosis mosellana* dans les cultures biologiques (Tableau 16). Ces nuances pourraient provenir des variétés employées qui diffèrent par leur phénologie (coïncidence) et leur susceptibilité. Des taux de parasitisme semblables montrent que les parasitoïdes sont aussi nombreux et actifs dans les deux systèmes agricoles. De plus, la composition faunistique est la même dans les deux cas (Tableau 17).

Espèce	Mode de culture	
	conventionnel	biologique
<i>Macroglènes penetrans</i>	X X X	X X X
<i>Platygaster</i> sp.	X X X	X X X
<i>Euxestonotus error</i>	X X X	X X X
<i>Isostasius punctiger</i>		X
<i>Piestopleura</i> spp.	X	X X

Tableau 17. Influence du mode de culture sur la diversité spécifique. (X= localité où l'espèce est présente).

c) Influence de la latitude

De la Finlande aux Alpes, le complexe parasitaire de *S. mosellana* ne comprend que les trois mêmes espèces abondantes (Tableau 18). *Inostemma mosellanae* est peut-être aussi présente en Scandinavie, mais trop rare pour apparaître dans de petits échantillons. De même, le complexe parasitaire de *C. tritici* n'a pas pu être évalué dans le Nord de l'Europe en raison des très faibles densités rencontrées. On sait pourtant que les trois dernières espèces du tableau 18 sont massivement présentes en Schlesvig-Holstein et en Suède (chapitre 5.1.).

Pays	Latitude	Espèce attaquant <i>S. mosellana</i>				Espèce attaquant <i>C. tritici</i>		
		PP	PL	EE	IN	IP	PI	LT
Suisse 1987	47°N	51 %	29 %	19 %	< 1 %	73 %	24 %	3 %
Angleterre 1987	52°N	31 %	12 %	57 %	signalée par BARNES (1956)	-	-	-
Allemagne d'après BASEDOW & SCHÜTTE(1982)	54°N	abondante	abondante	abondante	-	abondante	rare	abondante
Suède 1987	56°N	67 %	-	33 %	-	-	-	-
Finlande 1987	61°N	44 %	15 %	41 %	-	-	-	-

PP= *Macroglènes penetrans*

IP= *Isostasius punctiger*

PL= *Platygaster* sp.

PI= *Piestopleura* spp.

EE= *Euxestonotus error*

LT= *Leptacis tipulae*

IN= *Inostemma mosellanae*

Tableau 18. Influence de la latitude sur la composition des complexes parasitaires de *S. mosellana* et *C. tritici*.

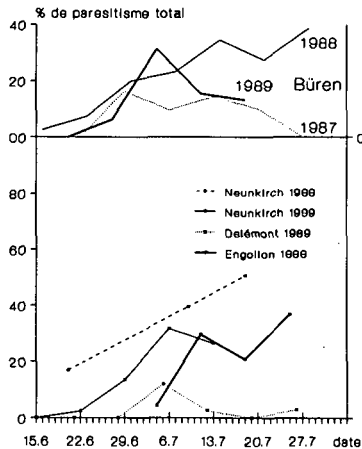


Fig. 44. Evolution saisonnière du taux de parasitisme global chez *C. tritici* dans différentes localités et années.

5.3. Biologie des espèces

5.3.1. Biologie de *Macroglenes penetrans*

5.3.1.1. Taxonomie

Macroglenes penetrans (Kirby, 1800) a pour synonymes:

Ichneumon penetrans Kirby, 1800

Macroglenes oculatus Westwood, 1832

Stenophrus compressus Förster, 1841

Pirene penetrans (Haliday, 1844)

Decatoma penetrans (Curtis, 1860)

Macroglenes brevicornis Thomson, 1876

Macroglenes umbellatarum Ferrière, 1934 [nec. Haliday, 1844]

L'espèce est bien connue et difficile à confondre. Elle a été redécrite par GRAHAM (1969) dans le genre *Pirene* Haliday, 1833, mais l'usage n'a pas réussi à imposer *Pirene* aux dépens de *Macroglenes* Westwood, 1832 qui est prioritaire (BOUCEK, 1988).

M. penetrans est un microhyménoptère chaécidoïde de couleur bleu-vert métallique avec de gros yeux, des antennes coudées et des ailes à nervation rudimentaire (Annexe 8A). Le mâle mesure 1,4-1,9 mm et se caractérise par d'énormes yeux bicolores dont le tiers inférieur est formé de plus petites facettes. La femelle mesure 1,3-1,8 mm et ses yeux sont normaux. Elle possède un oviscapte rétractile de $0,75 \pm 0,03$ mm (n=5) qui est inséré ventralement.

L'espèce est commune et largement distribuée en Europe (SF, S, D, NL, GB, CH, I) et au Canada où elle pourrait avoir été introduite en même temps que son hôte *Sitodiplosis mosellana*.

5.3.1.2. Description des stades préimaginaux

Les résultats de ce chapitre ont déjà été publiés par DOANE & al. (1989) et ne sont que partiellement repris ici en traduction française.

Les oeufs hyménoptérimorphes à chorion lisse sont laiteux, brillants, légèrement pédonculés et mesurent $0,115 \pm 0,002 \times 0,033 \pm 0,0007$ mm (n=20) avant la ponte (Fig. 45A). Les oeufs pondus dans un hôte se contractent

d'environ 20% et perdent leur pédoncule.

Il y a trois stades larvaires.

La L1 néonate possède une tête large de 0,03 mm et un corps segmenté hyalin mesurant 0,15 mm de long. En vue dorsale, on distingue 11 segments munis d'une spinule dorsale et les deux crochets ventraux qui terminent l'abdomen (Fig. 45B). Deux petites mandibules (8,36 μ m de long) algues à mouvements indépendants sont visibles en vue ventrale (Fig. 45C). La L1 mature est un sac turgescent non segmenté de 0,3 mm sur lequel on distingue deux lobes nerveux et un intestin opacifié et jaunâtre (Fig. 45D).

Le deuxième stade larvaire est vermiforme et divisé en 13 segments dont le dernier est relevé dorsalement d'une manière caractéristique (Fig. 45H). Sur la larve vivante, on aperçoit très difficilement les mouvements de petites mandibules non sclérotinisées. La jeune L2 mesure 0,51 \pm 0,05 x 0,19 \pm 0,004 mm (n=27). Elle présente un système digestif plus développé (invagination buccale, oesophage, intestin densément orangé) et garde fréquemment l'exuvie de la L1 attachée à l'abdomen (Fig. 45E; 45F). La L2 grandit beaucoup et mesure 1,05 x 0,34 mm en fin de croissance alors qu'apparaissent les ébauches de certains disques imaginaux (Fig. 45G; 45H).

Le troisième stade larvaire ne s'alimente pas, est divisé en 13 segments et mesure 1,4 mm de long (Fig. 46A; 46B). Son abdomen est rempli d'un abondant méconium orange. La L3 se caractérise par la présence de pseudomandibules, de protubérances frontales et de 4 spinules incurvées sur le dernier segment abdominal (Fig. 46C; 46D). Les pseudomandibules sont utilisées par la L3 pour s'extraire de la peau vide de l'hôte dévoré. Tous ces organes disparaissent à la nymphose.

La nymphe est du type libre et mesure 1,7 mm de long (Fig. 46E; 46F; 46G). Initialement blanche, elle se pigmente peu à peu en commençant par les yeux, puis par les ocelles, ailes, pattes et corps. Les nymphes $\sigma\sigma$ présentent une double pigmentation oculaire caractéristique.

Les stades de développement de *M. penetrans* sont très semblables à ceux de *Pirene chalybea* décrits par KUTTER (1934a) qui assimile la L3 à une nymphophe.

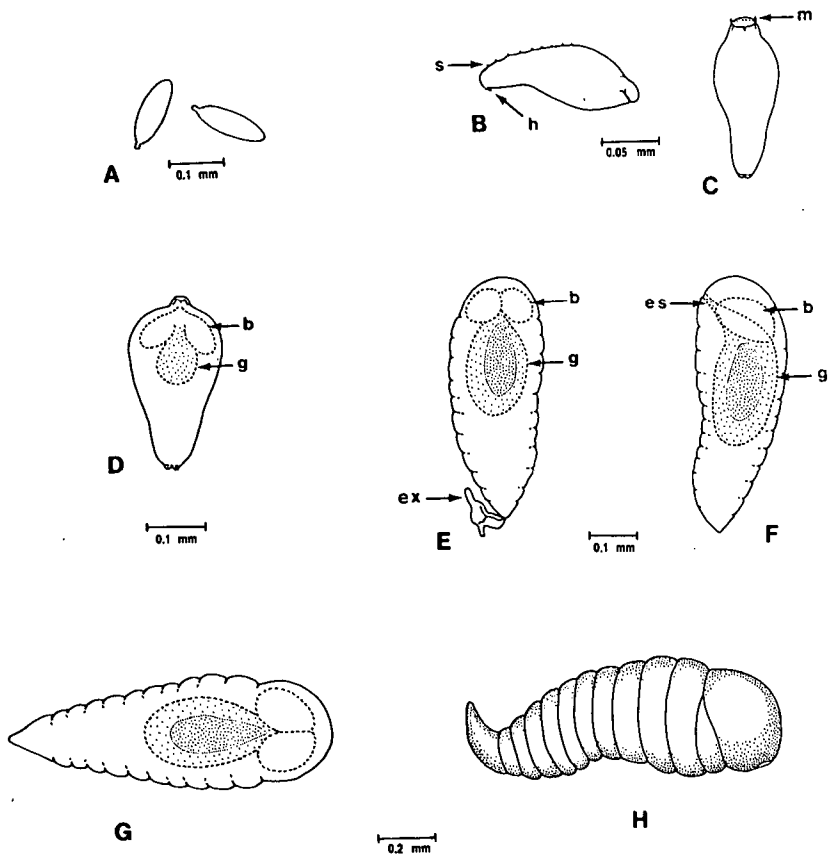


Fig. 45. Premiers stades préimaginaux de *Macroglènes penetrans*. Oeufs (A). L1 néonate en vue latérale (B) et ventrale (C). L1 mature en vue ventrale (D). Jeune L2 en vue ventrale (E) et latérale (F). L2 mature en vue dorsale (G) et latérale (H). a=spinule dorsale, h=crochet ventral, m=mandibule, b=lobe nerveux, g=intestin, ex=exuvie, es=oesophage.

(d'après DOANE & al., 1989)

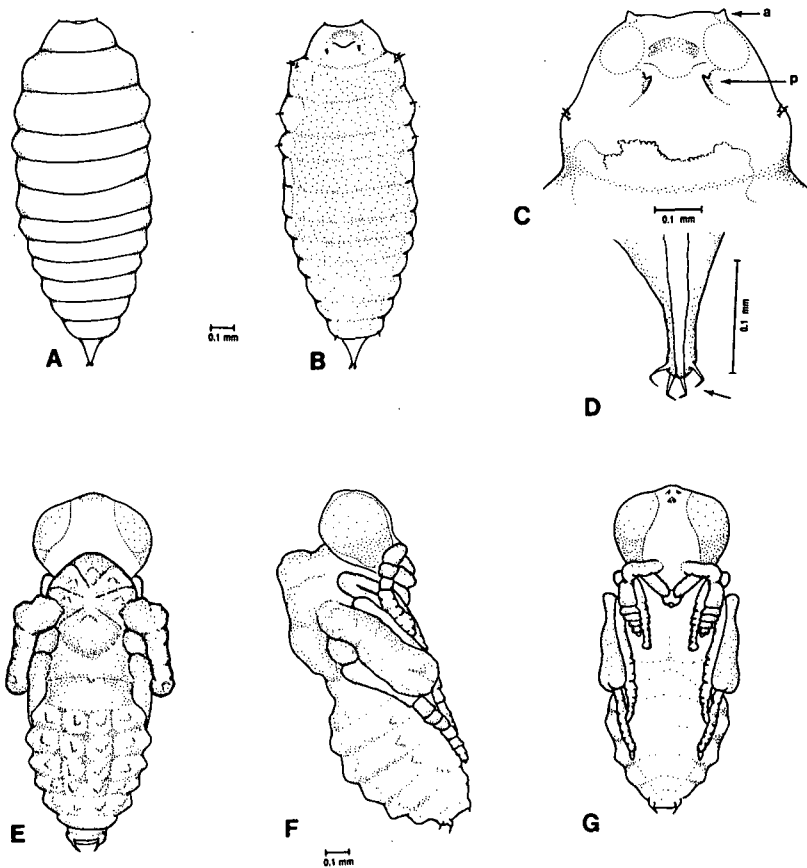


Fig. 46. L3 et nymphe de *Macroglenes penetrans* L3 en vue dorsale (A) et ventrale (B). Détail de la tête de la L3 en vue ventrale (C). Spinules du dernier segment abdominal de la L3 (D). Nymphe en vue dorsale (E), latérale (F) et ventrale (G). a=antenne, p=pseudomandibule.

(d'après DOANE & al., 1989)

5.3.1.3. Cycle de développement (Fig. 52)

Macroglenes penetrans est un endoparasitoïde ovo-larvaire* solitaire, univoltin, spécifique et bien synchronisé avec son hôte. Il parasite les oeufs de *Sitodiplosis mosellana* et ne complète son développement qu'aux dépens de la L3.

5.3.1.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence printanière couvre 6 semaines. Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum aux environs du 18 juin, soit pratiquement en même temps que l'hôte (Fig. 47). L'inflexion de la courbe de 1988 trahit l'existence de deux vagues d'émergence distinctes dont la 1^{ère}, issue des cultures sarclées, a probablement été perdue par manque de coïncidence avec *S. mosellana*.

En laboratoire, la période d'émergence dure un mois et est maximale après 31 jours d'incubation, soit avec un retard de 9 jours sur l'hôte (Fig. 48). Mâles et femelles émergent simultanément et l'émergence est surtout nocturne (Tableau 9).

Le sex-ratio à l'émergence est de 1:1 (N=579) sur le terrain et de 1:1,2 (N=2386) en laboratoire.

A l'exception d'une femelle moribonde ayant provoqué une tentative d'accouplement, les femelles fraîchement écloses semblent totalement inattractives. L'accouplement n'a donc pas lieu à l'émergence et il n'a par ailleurs jamais été observé en laboratoire ni sur le terrain.

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique qu'elles trouvent sur différentes fleurs (GRAHAM, 1969). En laboratoire, la longévité est de 7 ± 1 jours (n=23) pour les mâles et de 8 ± 1 jours (n=25) pour les femelles. Elle atteint respectivement 3 et 4 jours si les imagos ne disposent que d'eau distillée. Privés d'eau, ils ne survivent que quelques heures.

Les femelles sont majoritaires dans les captures au filet fauchoir [sex-ratio de 1:2 (N=363)] alors qu'on observe pratiquement que des mâles sur les pièges englués [sex-ratio 1:0,005 (N=71498)]. L'énorme quantité de mâles capturés ainsi tous azimuts dénonce une activité aérienne et diurne frénétique.

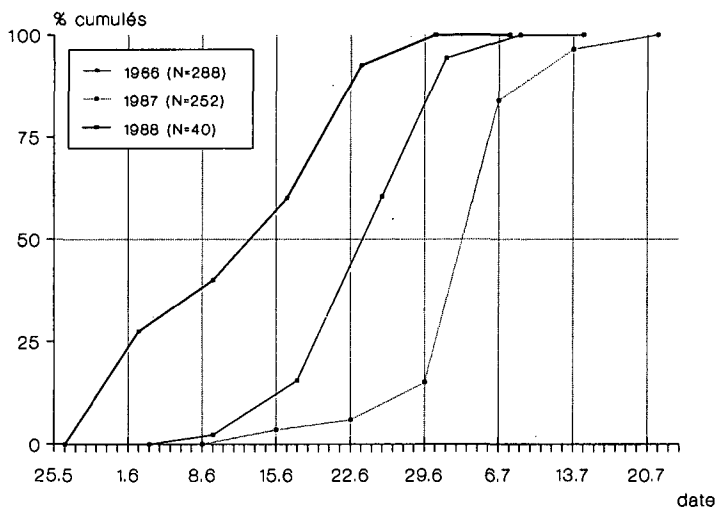


Fig. 47. Emergence cumulative de *Macroglènes penetrans* observée à Büren.

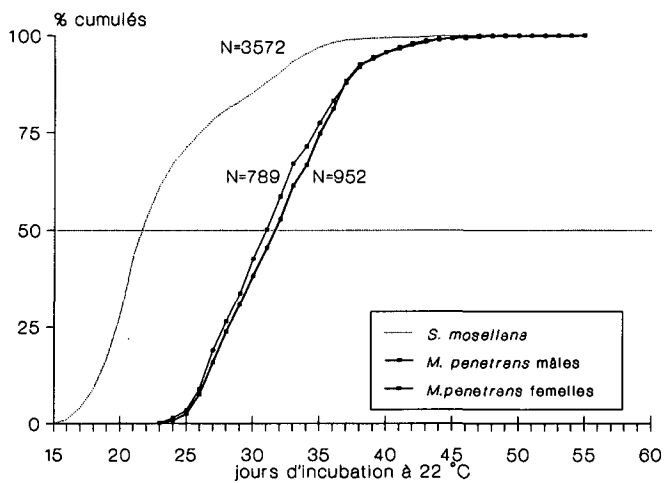


Fig. 48. Emergence cumulative de *M. penetrans* observée en laboratoire.

Il est très vraisemblable que ces mâles aux yeux hypertrophiés se livrent à une recherche visuelle des femelles en vue de l'accouplement. Pendant la nuit, les mâles se tiennent tranquillement sur les épis.

5.3.1.3.2. Ponte

Les femelles de *Macroglenes penetrans* à la recherche d'hôtes explorent assez systématiquement les épis durant la journée et une partie de la nuit (Fig. 49). Un épi non-infesté est généralement exploré ascensionnellement en 5 ± 2 min (n=8), puis la femelle bredouille vole ou plus souvent saute sur un épi voisin où elle recommence sa quête. En présence d'hôtes, elle s'attarde volontiers plus d'une heure sur le même épi.

Pour la détection des hôtes, la femelle de *M. penetrans* n'utilise pas ses antennes, mais elle insère son oviscapte profondément entre glume et glumelle où elle farfouille en le déplaçant à la manière d'une sonde. Elle le rétracte quand elle passe d'un épillet à l'autre. La femelle de *M. penetrans* ne perce jamais les glumes pour pondre à travers. Ce comportement exploratoire a aussi été décrit en détail par DOANE (1988).

Lorsque l'oviscapte rencontre un oeuf de *Sitodiplosis mosellana*, la femelle s'immobilise et pond un seul oeuf par hôte (Fig. 50). Elle accepte des oeufs âgés de 0 à 5 jours mais rejette les L1 ainsi que les oeufs de *Contarinia tritici*. La ponte qui dure $2 \pm 0,5$ min (n=6) est suivie d'une courte phase de toilette. L'oeuf parasité n'est pas marqué et les femelles semblent incapables de discrimination intra- ou interspécifique. Le taux de superparasitisme* reste pourtant faible car elles se déplacent après chaque oviposition et les pontes sont bien réparties sur l'ensemble de l'épi exploré.

La fécondité de *M. penetrans* est de 205 ± 20 oeufs (n=11) par femelle. En 1 heure, une femelle pond en moyenne $2,6 \pm 0,23$ oeufs (n=124) et 15 au maximum.

Une réponse fonctionnelle de type **Holling II** pressentie par DOANE (1988) a été observée en laboratoire (Fig. 51). Les données expérimentales ont été confrontées à l'équation de ROGERS (1972) ou formule (9.5) de SOUHTWOOD (1978) pour qui

$$N_p = N \cdot (1 - \exp^{-(T \cdot a \cdot P / (1 + a \cdot Th \cdot N))})$$

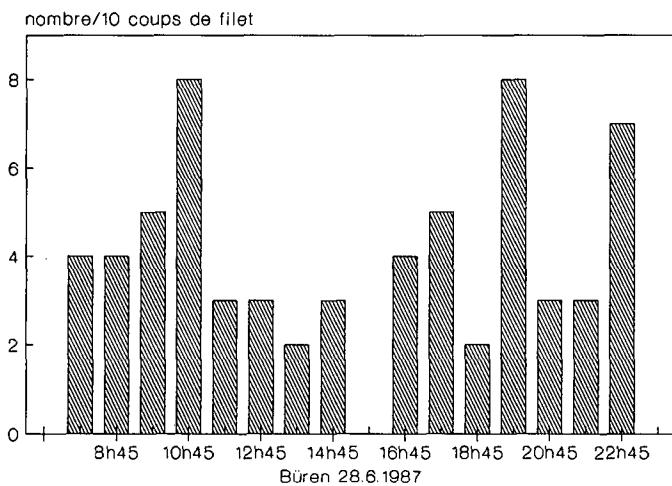


Fig. 49. Activité horaire de *M. penetrans* par capture au filet fauchoir.

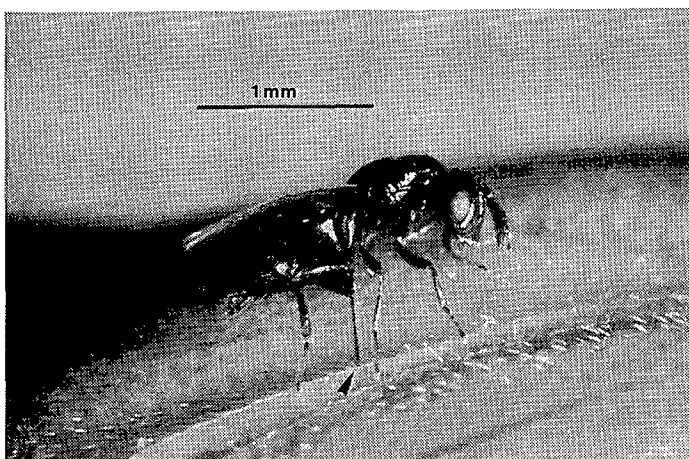


Fig. 50. Femelle de *M. penetrans* insérant son oviscapte (flèche) entre glume et glumelle et pondant dans un oeuf de *S. mosellana* dissimulé dans l'épillet.

avec N_p = nombre d'hôtes parasités
 N = nombre d'hôtes disponibles/épl (densité de l'hôte)
 a = coefficient de recherche de l'hôte
 Th = durée du parasitisme ("handling time")
 T = 1 heure et P = 1 femelle
 $M = 1/Th$ = taux horaire maximum de parasitisme

La régression curvilinéaire correspondant à cette équation a été obtenue par la méthode itérative des moindres carrés de **Marquardt**. Bien que le R^2 soit faible, le modèle utilisé approche la réalité avec des paramètres $Th=8,5$ min et $M=7$ oeufs qui sont vraisemblables.

5.3.1.3.3. Croissance parasitaire

Les oeufs de *Macroglenes penetrans* pondus en juin éclosent après 5-12 jours lorsque l'hôte est au stade L1. La L1 du parasitoïde est pourvue de mandibules qui lui permettent d'éliminer ses compétiteurs dès l'éclosion, si bien qu'aucun cas de superparasitisme* ne s'observe plus tard. Sa croissance se prolonge pendant tout le mois de juillet et les premières L2 apparaissent en août lorsque l'hôte migre au sol.

La présence d'un parasite gêne peu la larve de *Sitodiplosis mosellana* qui continue son développement avec un léger retard. La diapause et la superdiapause* de l'hôte induisent également un arrêt du développement chez le parasitoïde. Celui-ci hiverne en partie comme L1 mature et en majorité comme jeune L2.

Le développement reprend en avril et ce sont des L2 semi-matures qui subissent l'éventuelle superdiapause*. Les autres L2 accélèrent leur croissance en mai et dévorent leur L3-hôte dès qu'elle a migré à la surface du sol. La dernière mue larvaire et la nymphose du parasitoïde ont lieu en mai et juin.

En laboratoire, la L2 de *M. penetrans* termine sa croissance après 24 jours d'incubation. La L3 apparaît après 26 jours d'incubation, elle quitte la peau vide de l'hôte dévoré pour se nymphoser après quelques jours seulement. La nymphose dure environ une semaine. Selon l'état d'humidité du sol, la nymphe de *M. penetrans* est nue ou enfermée dans le cocon de nymphose fabriqué par son hôte.

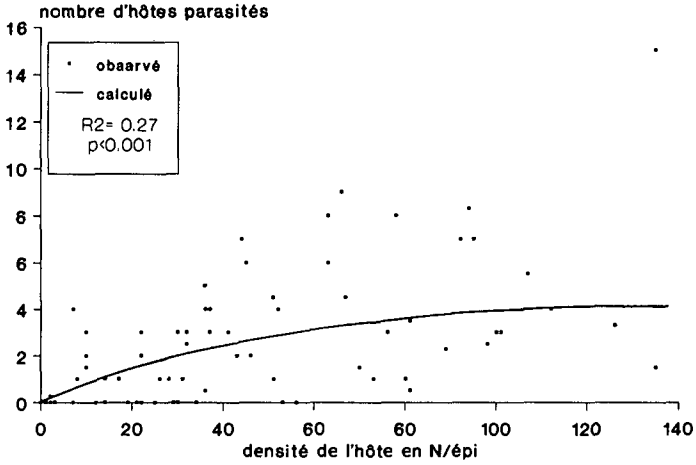


Fig. 51. Réponse fonctionnelle de type Holling II observée en laboratoire chez *Macroglenes penetrans*.

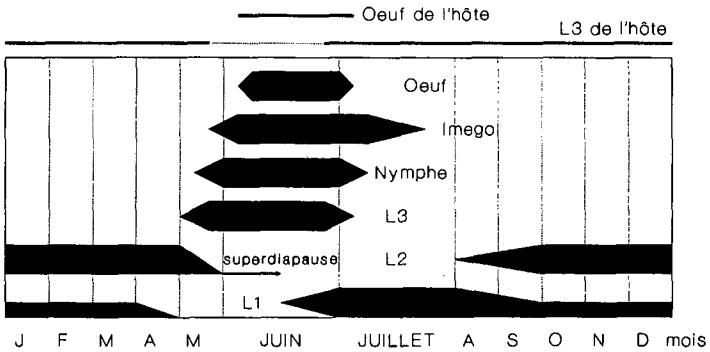


Fig. 52. Cycle de développement de *Macroglenes penetrans*.

5.3.2. Biologie de *Platygaster* sp.

5.3.2.1. Taxonomie

L'espèce *Platygaster* sp. présente une grande variabilité morphologique et n'a pas pu être formellement identifiée. Elle est proche des espèces *Platygaster abisares* Walker, 1835 (♂♂), *P. ennius* Walker (♀♀), *P. inermis* Haliday, *P. pedasus* Walker et *P. athamas* Walker qui forment un groupe homogène où règne la confusion. Elle a aussi été confondue avec *P. tuberosula* et ses synonymes:

- Platygaster tuberosus* Nees, 1834
- Platygaster tuberosus* (Thomson, 1859)
- Platygaster tuberosa* Dalla Torre, 1898
- Platygaster tuberosus* Kieffer, 1913 [praeocc.]
- Platygaster tuberata* Kieffer, 1926
- Platygaster tuberosula* Kieffer, 1926

Platygaster sp. est une petite guêpe noire avec des antennes coudées, des ailes à nervation rudimentaire, un thorax velu à scutellum fortement gibbeux (Annexe 8B). Le mâle mesure 1,2 mm, la femelle 1,35 mm et elle possède un oviscapte rétractile de $0,64 \pm 0,01$ mm (n=5).

L'espèce est commune et largement distribuée en Europe: SF, S, D, NL, GB, CH (nouveau!).

5.3.2.2. Description des stades préimaginaux

Les oeufs sont petits, hyalins et mesurent $16,6 \pm 0,3 \times 6,5 \pm 0,1$ μ m (n=18) avant la ponte (Fig. 53A). Les oeufs pondus évoluent en kystes libres atteignant un diamètre de 188 ± 35 μ m (n=4) après trois semaines. L'embryon blanchâtre est bordé d'un liséré brunâtre et entouré d'un trophamnios* hyalin (Fig. 53B; 53C). Au terme du développement embryonnaire, le kyste devenu énorme abrite une larve immobile entourée d'un trophamnios* rempli de pseudogermes*.

Il n'y a qu'un stade larvaire.

La larve est hyménoptéroïde et divisée en 10 segments à forte concavité ventrale (Fig. 53D). Elle mesure $0,9 \pm 0,18 \times 0,5 \pm 0,08$ mm (n=9) à l'éclosion. Elle possède des mandibules acérées, sclérotinisées, largement écartées l'une de l'autre et d'une longueur de $32,6 \pm 1,5$ μ m (n=20) (Fig. 53E).

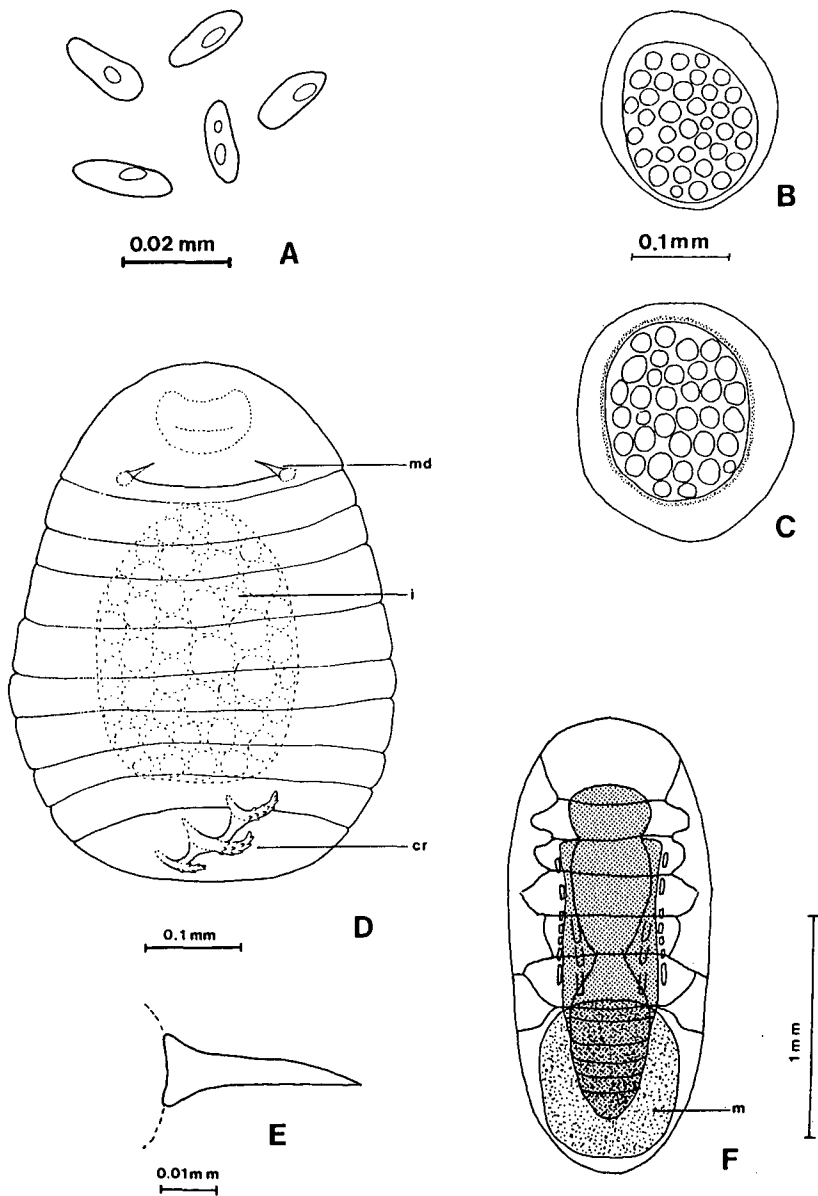


Fig. 53. Stades préimaginaux de *Platygaster* sp. A: Oeufs. B: Kyste d'une dizaine de jours. C: Kyste de 3 semaines. D: L1 néonate. E: Mandibule de L1. F: Nympe dans son puparium. md=mandibule, i=intestin, cr=crochets abdominaux, m=méconium

La larve est blanchâtre avec un tube digestif teinté d'orangé. Une invagination du dernier segment abdominal abrite un triple crochet sclérotinisé dont les pointes sont spinuleuses. Cet organe sert probablement à la locomotion. En fin de croissance, la larve turgescente au contenu intestinal orange mesure 1,4 x 0,67 mm.

La nymphe est du type libre et mesure 1,3 mm de long. Blanche aux yeux pourpres, elle a l'abdomen fiché dans le méconium orange qui occupe le tiers inférieur d'un puparium (Fig. 53F). Ce dernier est formé par la peau de l'hôte dévoré qui fonce et se parchemine tout en restant translucide. Les étapes de la formation d'un tel puparium ont été illustrées par POSTNER (1973a) chez *Platygaster manto* Walker, 1835 et s'appliquent à tous les Platygastrides à larves solitaires.

Les stades de développement de *Platygaster* sp. ressemblent à ceux de *Platygaster manto* et *P. hiemalis* Forbes, 1888, sauf en ce qui concerne la présence d'organes respiratoires (3 stigmates, tache colorée) chez la larve (POSTNER, 1973a; HILL, 1926).

5.3.2.3. Cycle de développement (Fig. 59)

Platygaster sp. est un endoparasitoïde ovo-larvaire* solitaire, univoltin, spécifique et bien synchronisé avec son hôte. Il parasite les oeufs de *Sitodiplosis mosellana* et ne complète son développement qu'aux dépens de la L3.

5.3.2.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence printanière couvre 6-7 semaines. Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum aux environs du 26 juin, soit avec 6-8 jours de retard sur l'hôte (Fig. 54). En laboratoire, la période d'émergence dure un mois et est maximale après 31 jours d'incubation, soit avec un retard de 9 jours sur l'hôte (Fig. 55). Il y a une nette protérandrie* de 1,5 jours et l'émergence a surtout lieu la nuit (Tableau 9).

Le sex-ratio à l'émergence est de 1:0,95 (N=3593) en laboratoire et de 1:0,37 (N=811) sur le terrain où l'excès de mâles pourrait résulter d'une confusion d'espèces.

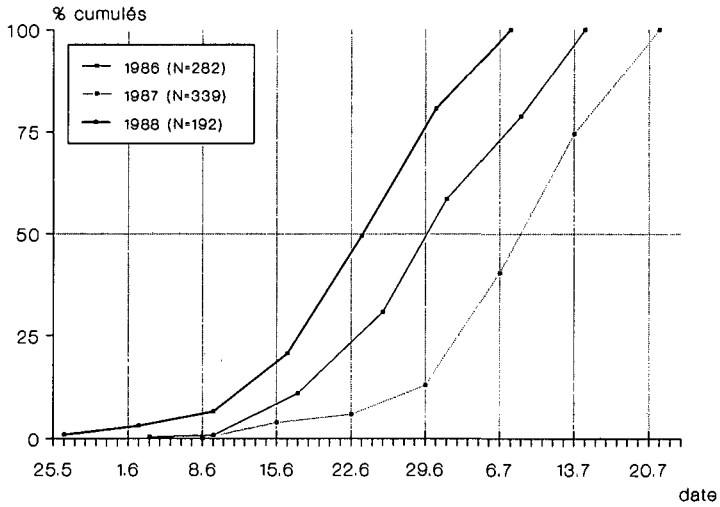


Fig. 54. Emergence cumulative de *Platygaster* sp. observée à Büren.

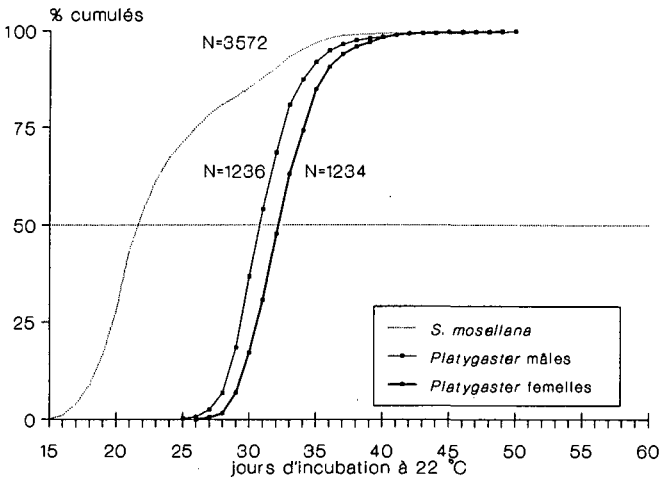


Fig. 55. Emergence cumulative de *Platygaster* sp. observée en laboratoire.

L'accouplement a lieu dès l'émergence et dure environ 1 minute. La parade sexuelle est peu élaborée: le mâle suit la femelle en vibrant des ailes, grimpe sur le dos de sa partenaire et lui tapote l'abdomen avec le sien selon un rythme lent avant la pénétration. Le mâle dont les antennes vibrent se laisse porter ou traîner par la femelle qui souvent continue à déambuler jusqu'à la séparation.

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique. En laboratoire, la longévité est de $5 \pm 0,4$ jours ($n=37$) pour les mâles et de $7 \pm 0,5$ jours ($n=44$) pour les femelles.

Les femelles sont majoritaires dans les captures au filet fauchoir [sex-ratio 1:1,4 ($N=292$)] mais plus rares dans les captures aux pièges englués [sex-ratio 1:0,27 ($N=134$)].

5.3.2.3.2. Ponte

Les femelles de *Platygaster* sp. à la recherche d'hôtes explorent assez systématiquement les épis durant la journée et une partie de la nuit (Fig. 56). Un épi non-infesté est généralement exploré en tous sens en $2 \pm 0,5$ min ($n=10$), puis la femelle bredouille vole ou saute sur un épi voisin où elle recommence sa quête. En présence d'hôtes, elle s'attarde de 15 à 60 minutes sur le même épi.

Les hôtes sont détectés par les antennes qui vibrent au-dessus de la zone explorée. Le stimulus recherché est olfactif et provient du chorlon de l'oeuf de *Sitodiplosis mosellana*. Les oeufs cachés dans les épillets sont détectés à travers les glumes et glumelles. Outre les oeufs normaux, les oeufs desséchés, les chorlons vides et les L1 en train d'éclore provoquent une exploration tactile des antennes bientôt suivie d'une tentative d'oviposition. Les oeufs et larves de *Contarinia tritici* sont ignorés.

Pour pondre, la femelle fait volte-face et se met à chercher l'objet sélectionné en tâtonnant pendant 10 secondes avec son oviscapte. Si l'hôte est accepté, elle s'immobilise pour pondre un seul oeuf (Fig. 57). La ponte qui dure en tout 43 ± 6 sec ($n=13$) est suivie d'un dernier examen tactile, puis la femelle reprend ses recherches. Si elle rencontre plus d'un hôte au même endroit, elle les parasite tous l'un après l'autre.

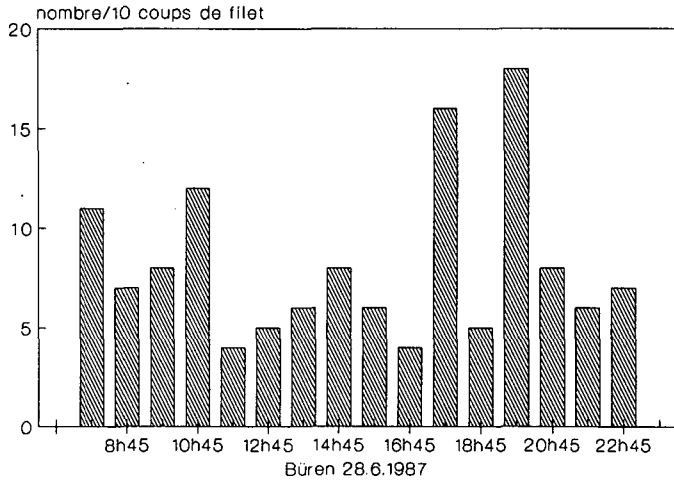


Fig. 56. Activité horaire de *Platygaster* sp. par capture au filet fauchoir.

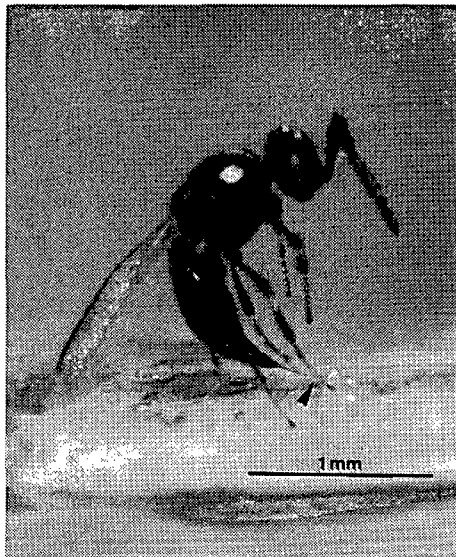


Fig. 57. Femelle de *Platygaster* sp. pondant (flèche) dans un oeuf de *Sitodiplosis mosellana*.

L'oeuf parasité n'est pas marqué et les femelles de *Platygaster* sp. sont incapables de discrimination intra- ou interspécifique, mais elles limitent le superparasitisme* en changeant d'endroit après chaque série de pontes.

La fécondité de *Platygaster* sp. est élevée avec 622 ± 107 oeufs ($n=10$) par femelle. En 1 heure, une femelle pond en moyenne $2,3 \pm 0,4$ oeufs ($n=83$) et 15 au maximum.

Une réponse fonctionnelle de type **Holling I** a été observée en laboratoire (Fig. 58). Ce modèle linéaire est biologiquement irréaliste et montre que la saturation n'intervient qu'au-delà de 15 oeufs/h.

5.3.2.3.3. Croissance parasitaire

nombre de jours après la ponte	mois	diamètre du kyste	stade de l'hôte
10 jours	juillet	50 μ m	L2
15 jours	juillet	90 μ m	jeune L3
21 jours	août	190 μ m	L3
300 jours	avril	900 μ m	L3

Tableau 19. Croissance volumétrique des kystes de *Platygaster* sp.

Les oeufs de *Platygaster* sp. pondus en juin évoluent en kystes flottant généralement librement dans l'hémocoèle de l'hôte. L'embryogenèse et la croissance des kystes est lente et ralentie pendant l'hiver et la diapause de l'hôte (Tableau 19). La L1 de *Platygaster* sp. se forme lentement à partir du mois de septembre et se nourrit par intussusception* à travers les trophamnios* jusqu'au mois d'avril. La croissance du parasite semble peu affecter son hôte qui continue de se développer avec un léger retard. Chez les individus en diapause prolongée*, le parasitoïde reste à l'état de L1 inactive incluse dans un énorme kyste.

Le phénomène de polyembryonie facultative décrit chez *Platygaster hiemalis* par HILL (1926) existe aussi chez *Platygaster* sp. Des embryons formant une chaîne de 3-6 individus entourés d'un trophamnios* commun ont été observés dans 12,4% des cas de superparasitisme*. L'espèce étant solitaire, la polyembryonie n'est probablement qu'un atavisme inutile.

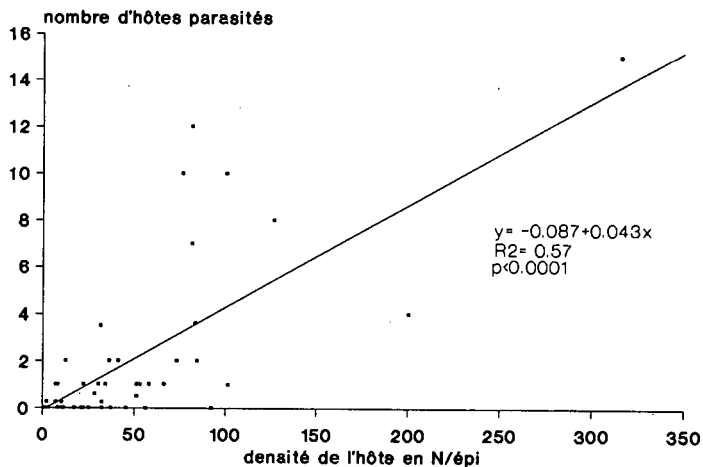


Fig. 58. Réponse fonctionnelle de type Holling I observée en laboratoire chez *Platygaster* sp.

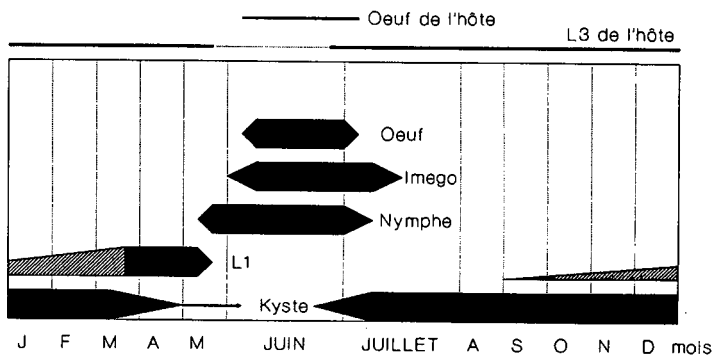


Fig. 59. Cycle de développement de *Platygaster* sp. Hachures: L1 non-éclosé.

L'éclosion des L1 a lieu en avril-mai et se traduit par la libération des pseudogermes* dans le corps de l'hôte qui a migré à la surface du sol. Dès l'éclosion, la L1 élimine les parasites surnuméraires et dévore entièrement son hôte en mai. La nymphose intervient surtout en juin dans un puparium.

En laboratoire, l'éclosion des L1 survient après 10 jours d'incubation; le puparium est formé après 18 jours d'incubation et la nymphose dure $12 \pm 1,5$ jours (n=9) chez le mâle et 21 ± 2 jours (n=7) chez la femelle. Dans cette durée sont compris 5 jours passés à l'état imaginal inactif. Pour émerger, l'imago découpe à l'aide de ses mandibules une ouverture apicale dans le puparium. Cette opération dure plus d'une heure avec de régulières phases de repos.

5.3.3. Biologie de *Euxestonotus error*

5.3.3.1. Taxonomie

Euxestonotus error (Fitch, 1861) a pour synonymes:

Platygaster error Fitch, 1861

Anopedias error (Ashmead, 1893)

Platygaster sp. in JOHANSSON (1937) et AFFOLTER (1987)

Cette espèce paléarctique a paradoxalement été décrite en Amérique du Nord comme espèce-type du genre *Euxestonotus*.

E. error sp. est une petite guêpe noire ayant des antennes coudées, des ailes à nervation rudimentaire, un scutellum plat, glabre et brillant (Annexe 8C). Le mâle mesure 1,1 mm, la femelle 1-1,2 mm et elle possède un oviscapte rétractile de 0,41 ± 0,01 mm (n=6).

L'espèce est commune et largement distribuée en Europe: SF, S, D, NL, GB, I, CH (nouveau!). Sa présence au Japon et en Alaska est incertaine.

Elle s'est vraisemblablement éteinte en Nouvelle-Angleterre où une petite population d'origine européenne n'a pas réussi à s'établir au 19^e siècle (MASNER, 1989). Il s'agissait peut-être d'une tentative de lutte biologique inspirée par FITCH (1856).

5.3.3.2. Description des stades préimaginaux

Les oeufs hyalins et piriformes mesurent 37 ± 0,8 x 13 ± 0,5 µm (n=32) avant la ponte (Fig. 60A). Les oeufs pondus évoluent en kystes libres atteignant un diamètre de 170 ± 18 µm (n=6) après deux semaines (Fig. 60B). L'embryon blanchâtre est entouré d'un trophamnios* hyalin contenant des pseudogermes*.

Il y a deux stades larvaires avec hypermétamorphose.

La L1 est de type cyclopoïde et mesure 249 ± 16 µm (n=6) à l'éclosion (Fig. 60C). Elle est constituée d'un céphalothorax peu sclérotinisé mesurant 132 ± 3 x 108 ± 4 µm (n=8) et d'un abdomen indivis terminé en furca bilobée. La marge interne des lobes de la furca est fortement réfringente. La L1 nage par saccades en repliant l'abdomen sur la région buccale et en le projetant brusquement vers l'arrière.

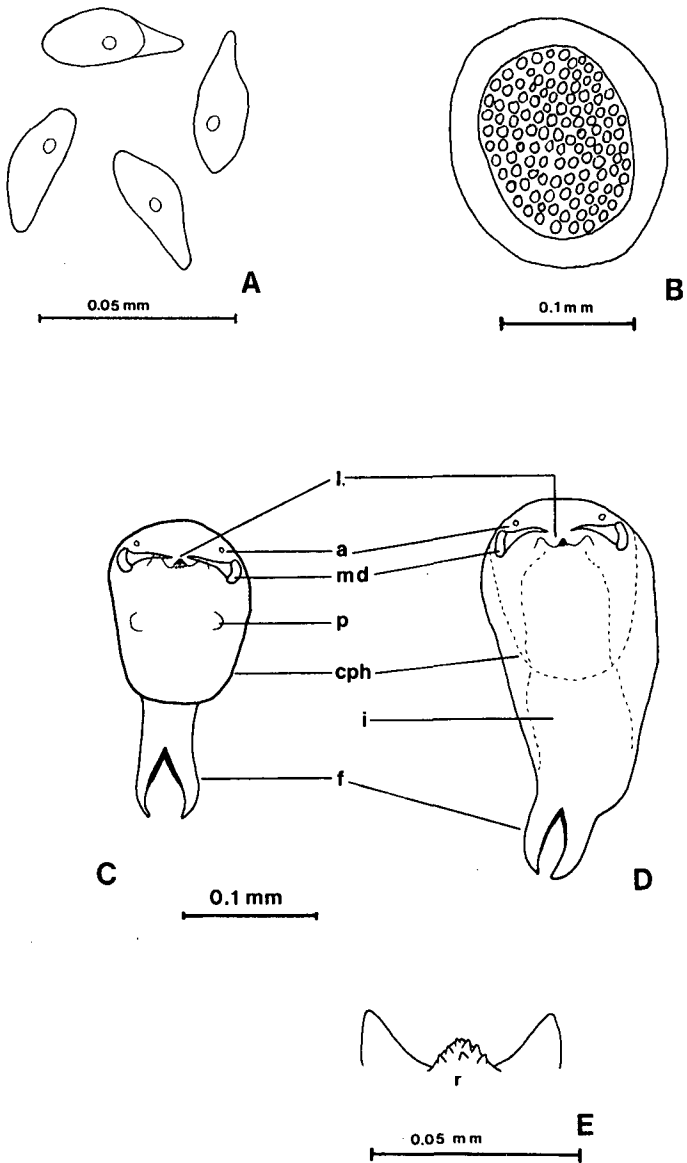


Fig. 60. Premiers stades préimaginaux de *Euxestonotus error*. A: Oeufs. B: Kyste. C: L1 néonate. D: L1 intermédiaire. E: détail du labium de la L1. l=labium, a=antenne, md=mandibule, p=parapode, r=radula, cph=céphalothorax, i=intestin, f=furca.

Le céphalothorax porte les appendices suivants: antennes, mandibules (Fig. 61A) falciformes mesurant $43 \pm 1 \mu\text{m}$ ($n=37$), labium trilobé avec radula fortement sclérotinisée (Fig. 60E), courts parapodes. En grandissant, le premier stade larvaire passe par trois étapes intermédiaires:

1. Le stade Intermédiaire I est encore cyclopoïde, mais le corps s'est enflé et un Intestin jaunâtre apparaît (Fig. 60D).

2. Sur le stade intermédiaire II, la furca est occultée et les mandibules rejetées sur les côtés du céphalothorax distendu (Fig. 61C). Le corps présente une segmentation incomplète et mesure $0,65 \pm 0,1 \times 0,3 \pm 0,05 \text{ mm}$ ($n=5$).

3. Le stade intermédiaire III est segmenté et mesure $0,83 \times 0,31 \text{ mm}$ (Fig. 61D). Il a perdu ses mandibules, mais le labium trilobé est encore visible près d'une invagination buccale. L'intestin orangé a pris une grande extension. Chez *Trichacis remulus* (Walker, 1835), ce stade a été assimilé à un deuxième stade larvaire par MARCHAL (1897).

La L2 est hyménoptérolforme, divisée en 10 segments et mesure $1,2 \pm 0,16 \times 0,5 \pm 0,05 \text{ mm}$ ($n=8$) (Fig. 61E). Son corps est blanchâtre et brillant, le contenu intestinal est orange.

La L2 possède des petites mandibules acérées, très sclérotinisées et mesurant $27,4 \pm 1,1 \mu\text{m}$ ($n=18$) (Fig. 61B). Elles sont largement écartées l'une de l'autre: $80 \mu\text{m}$.

La nymphe de *Euxestonotus error* n'est guère différente de celle de *Platygaster* sp. Elle est blanche aux yeux noirs et également incluse dans un puparium testacé de $2 \times 0,88 \text{ mm}$.

Les étapes du développement de *E. error* sont assez similaires à celles de *Platygaster equestris* SPITTLER (1969) illustrées par cet auteur.

5.3.3.3. Cycle de développement (Fig. 67)

E. error est un endoparasitoïde ovo-larvaire* solitaire, univoltin, spécifique et bien synchronisé avec son hôte. Il parasite les oeufs de *Sitodiplosis mosellana* et ne complète son développement qu'aux dépens de la L3.

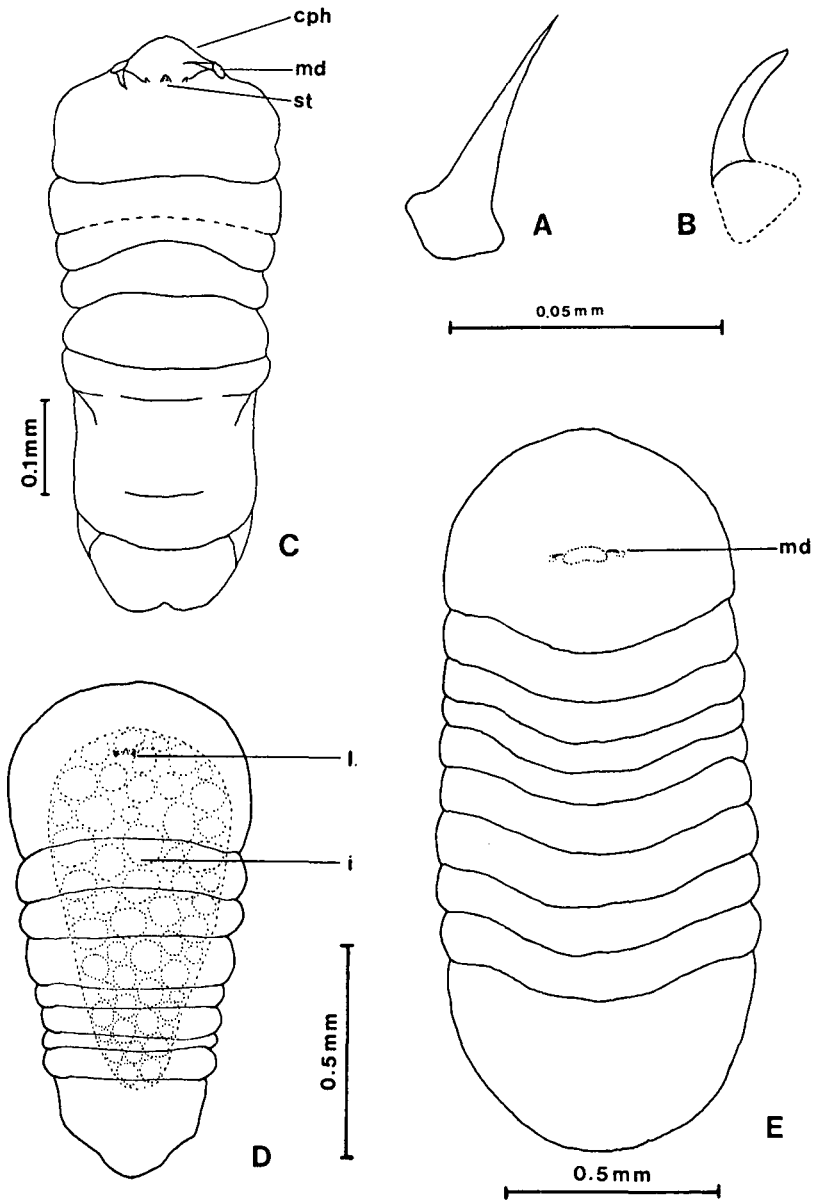


Fig. 61. Larves de *Euxestonotus error*. A: Mandibule de L1. B: Mandibule de L2. C: L1 intermédiaire II. D: L1 intermédiaire III. E: L2. cph=céphalothorax, md=mandibule, st=structure buccale, l=labium, i=intestin.

5.3.3.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence printanière couvre 5 semaines. Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum aux environs du 22 juin, soit avec 2-6 jours de retard sur l'hôte (Fig. 62).

En laboratoire, la période d'émergence dure un mois et est maximale après 32 jours d'incubation, soit avec un retard de 10 jours sur l'hôte (Fig. 63). Il y a une nette protérandrie* de 1,5 jours et l'émergence a surtout lieu la nuit (Tableau 9).

Le sex-ratio à l'émergence est le même sur le terrain et en laboratoire avec 1:0,83 (N=191 et N=1687).

L'accouplement a lieu dès l'émergence et dure environ 1 minute. La parade sexuelle est peu élaborée: le mâle suit la femelle en vibrant des ailes, grimpe sur le dos de sa partenaire et lui tapote l'abdomen avec le sien selon un rythme lent avant d'insérer son très long pénis. Le mâle dont les antennes vibrent se laisse traîner par la femelle qui souvent continue à déambuler jusqu'à la séparation.

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique qu'elles se procurent en râclant le miellat déposé sur les feuilles de blé. En laboratoire, la longévité est de $5 \pm 0,4$ jours (n=23) pour les mâles et de $6 \pm 0,4$ jours (n=28) pour les femelles.

Les mâles sont majoritaires dans les captures au filet fauchoir [sex-ratio 1:0,55 (N=480)] ainsi que sur les pièges englués où ils sont assez abondants [sex-ratio 1:0,36 (N=332)].

5.3.3.3.2. Ponte

Les femelles de *Euxestonotus error* à la recherche d'hôtes explorent assez systématiquement les épis durant la journée et une partie de la nuit (Fig. 64). Un épi non-infesté est généralement exploré en $2,5 \pm 1$ min (n=10), puis la femelle bredouille passe sur un épi voisin où elle recommence sa quête. En présence d'hôtes, elle s'attarde jusqu'à 1 heure sur le même épi.

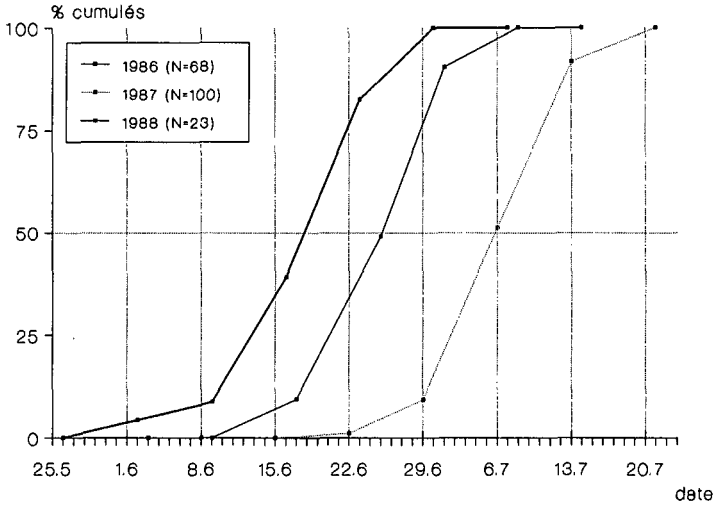


Fig. 62. Emergence cumulative de *Euxestonotus error* observée à Büren.

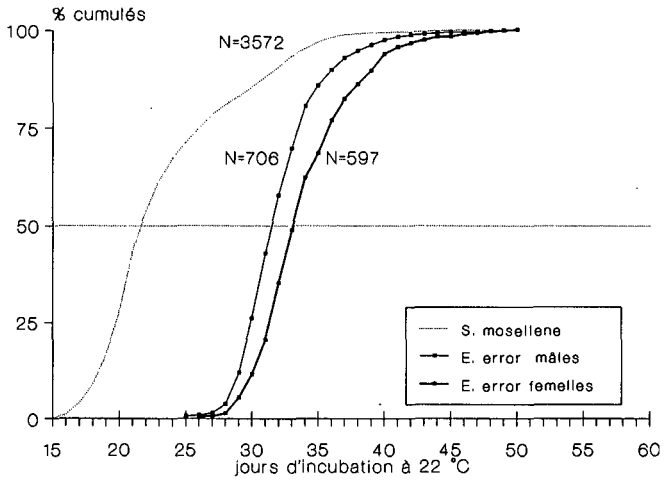


Fig. 63. Emergence cumulative de *E. error* observée en laboratoire.

Les hôtes sont détectés par les antennes qui vibrent au-dessus de la zone explorée. La détection est probablement olfactive car les oeufs cachés dans les épillets le sont à travers glumes et glumelles. La découverte d'un hôte augmente l'excitation chez la femelle de *Euxestonotus error* qui l'explore alors tactilement avec ses antennes.

Pour pondre, la femelle fait volte-face et se met à chercher l'objet sélectionné en tâtonnant pendant 15 secondes avec son oviscapte. Si l'hôte est accepté, elle s'immobilise, les antennes jointes et tranquilles, pour pondre un seul oeuf par hôte (Fig. 65). La ponte qui dure en tout 73 ± 15 sec ($n=10$) est suivie d'une minute de toilette, puis la femelle reprend ses recherches dans le voisinage immédiat où elle peut passer jusqu'à 10 minutes.

La femelle de *E. error* accepte les oeufs de *Sitodiplosis mosellana* âgés de 0 à 8 jours, elle refuse les L1 et s'intéresse vainement aux oeufs de *Contarinia tritici* qu'elle est normalement incapable d'atteindre avec son court oviscapte. L'attaque de *C. tritici* n'est théoriquement pas exclue, mais nous n'avons jamais observé de ponte ni de développement ultérieur chez cet hôte potentiel. Les femelles de *E. error* sont incapables de discrimination intra- ou interspécifique, mais elles limitent le superparasitisme* en changeant d'endroit après chaque ponte.

La fécondité de *E. error* est élevée avec 477 ± 35 oeufs ($n=12$) par femelle. En 1 heure, une femelle pond en moyenne $2,6 \pm 0,24$ oeufs ($n=90$) et 10 au maximum.

Une réponse fonctionnelle de type **Holling II** a été observée en laboratoire (Fig. 66). Bien que le R^2 soit faible, le modèle de ROGERS (1972) donne des paramètres $Th=8$ min et $M=7$ oeufs qui sont vraisemblables (chapitre 5.3.1.3.2.).

5.3.3.3.3. Croissance parasitaire

Les oeufs de *E. error* pondus en juin évoluent rapidement en kystes généralement libres où se déroule l'embryogenèse. L'éclosion de la L1 cyclopoïde a lieu 2 semaines après la ponte lorsque l'hôte a atteint le stade L2, plus rarement après 3 semaines chez un hôte ayant atteint le stade L3. L'éclosion libre des pseudogermes* qui persistent dans l'hémocoelie de l'hôte sous forme de tératocytes blanchâtres.

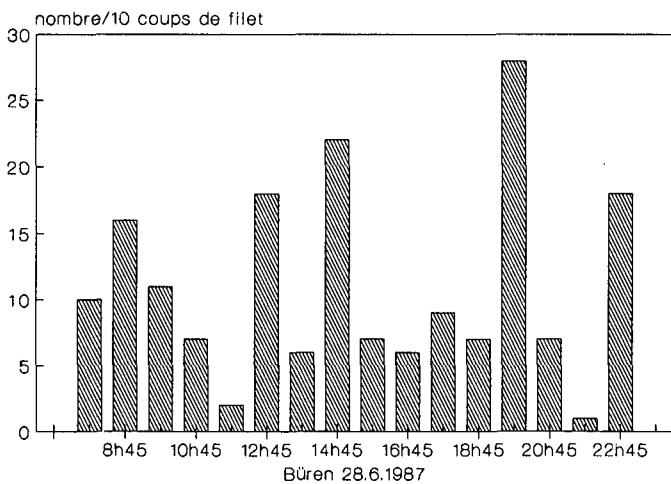


Fig. 64. Activité horaire de *E. error* par capture au filet fauchoir.

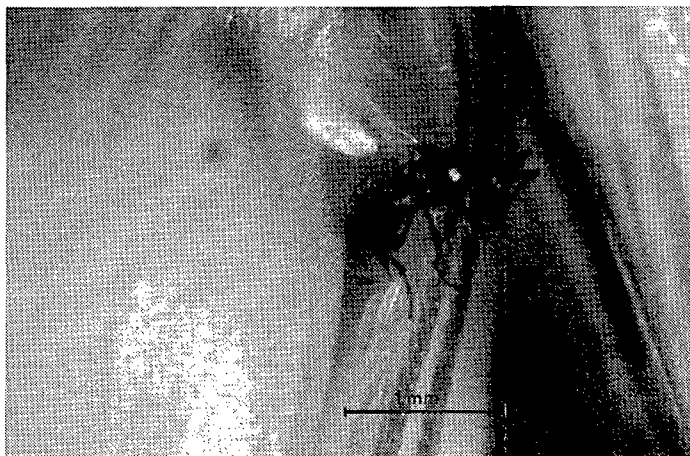


Fig. 65. Femelle de *E. error* pondant (flèche) dans un oeuf de *S. mosellana*.

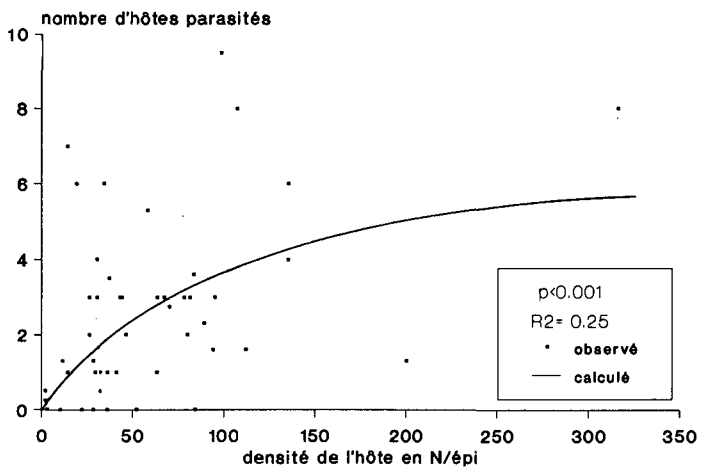


Fig. 66. Réponse fonctionnelle de type **Holling II** observée en laboratoire chez *Euxestonotus error*.

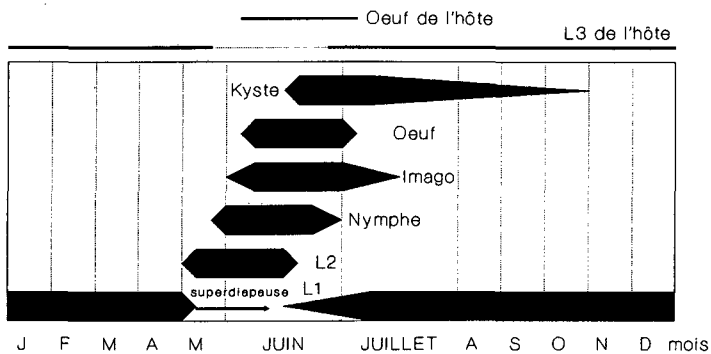


Fig. 67. Cycle de développement de *Euxestonotus error*.

Dès l'éclosion, la L1 est capable de nager, d'éliminer ses concurrents à l'aide de ses mandibules et d'entamer sa croissance qui se prolonge jusqu'en hiver.

La présence d'un parasite gêne peu la larve de *Sitodiplosis moseilana* qui continue de se développer avec un léger retard. La diapause et la superdiapause* de l'hôte induisent également un arrêt du développement chez le parasitoïde. Celui-ci hiverne ou prolonge sa diapause comme L1 néonate ou intermédiaire I et II.

Le développement s'accélère à la fin du mois d'avril. L'hôte parasité pâlit et devient jaunâtre dès que le parasite atteint le stade intermédiaire II, ce qui provoque un risque de confusion avec *Contarinia tritici*. La L2 entourée d'un halo laiteux apparaît en mai et dévore son hôte ayant migré à la surface du sol. La nymphose a lieu en juin dans un puparium.

En laboratoire, la L2 apparaît après une vingtaine de jours et la nymphe après un mois d'incubation. La nymphose dure environ 2 semaines.

5.3.4. Biologie de *Inostemma mosellanae*

5.3.4.1. Taxonomie

Cette espèce nouvelle, *Inostemma mosellanae* VLUG (1990), est vraisemblablement la même que le *Brachinostemma* sp. signalé par BARNES (1956). Une synonymie avec *Inostemma horni* Ashmead, 1887 est aussi envisageable. Les genres *Inostemma* Hallday, 1883 et *Brachinostemma* Kleffer, 1916 sont synonymes (MASNER & HUGGERT, 1989).

I. mosellanae est une petite guêpe nolle avec des antennes coudées, des ailes antérieures à sous-costale terminée en stigma et un abdomen déprimé. Chez la femelle, le premier tergite abdominal porte une remarquable corne surplombant le scutellum et atteignant même la tête chez d'autres espèces (Annexe 8D). Le mâle mesure 1,49 mm et la femelle 1,55 mm; elle possède un oviscapte rétractile de $1,6 \pm 0,3$ mm (n=2). Au repos, l'oviscapte est logé dans la corne abdominale qui lui sert de fourreau.

L'espèce est rare et n'a pour le moment été trouvée qu'en Suisse.

5.3.4.2. Description des stades préimaginaux

Les oeufs sont hyalins, piriformes et pédonculés (Fig. 68A). Avant la ponte, ils mesurent $36 \pm 2 \times 10 \pm 0,3$ μm (n=7) sans le pédoncule qui fait 36 ± 3 μm (n=6). L'oeuf pondu évolue lentement en un volumineux kyste qui est presque toujours situé dans un ganglion sus-oesophagien de l'hôte et qui atteint un diamètre de 293 ± 112 μm (n=2) juste avant l'éclosion (Fig. 68B).

Il y a deux stades larvaires avec hypermétamorphose.

La L1 est de type cyclopoïde et mesure 400 ± 50 μm (n=3) à l'éclosion (Fig. 68D). Elle est constituée d'un céphalothorax sclérotinisé mesurant $222 \pm 16 \times 201 \pm 11$ μm (n=6) et d'un abdomen divisé en 6 segments se terminant en furca bilobée. La marge inférieure de la furca est munie de grosses soies. Le céphalothorax porte les appendices suivants: antennes tubulaires, mandibules (Fig. 68E) falciformes de 83 ± 2 μm (n=19), parapodes. La région buccale est entourée d'une série de mamelons très sclérotinisés.

En grandissant, la L1 passe par un stade intermédiaire au corps dilaté et aux mandibules rejetées sur les côtés. Ce stade intermédiaire mesure $636 \pm 78 \times 402 \pm 137$ μm (n=2) (Fig. 68C).

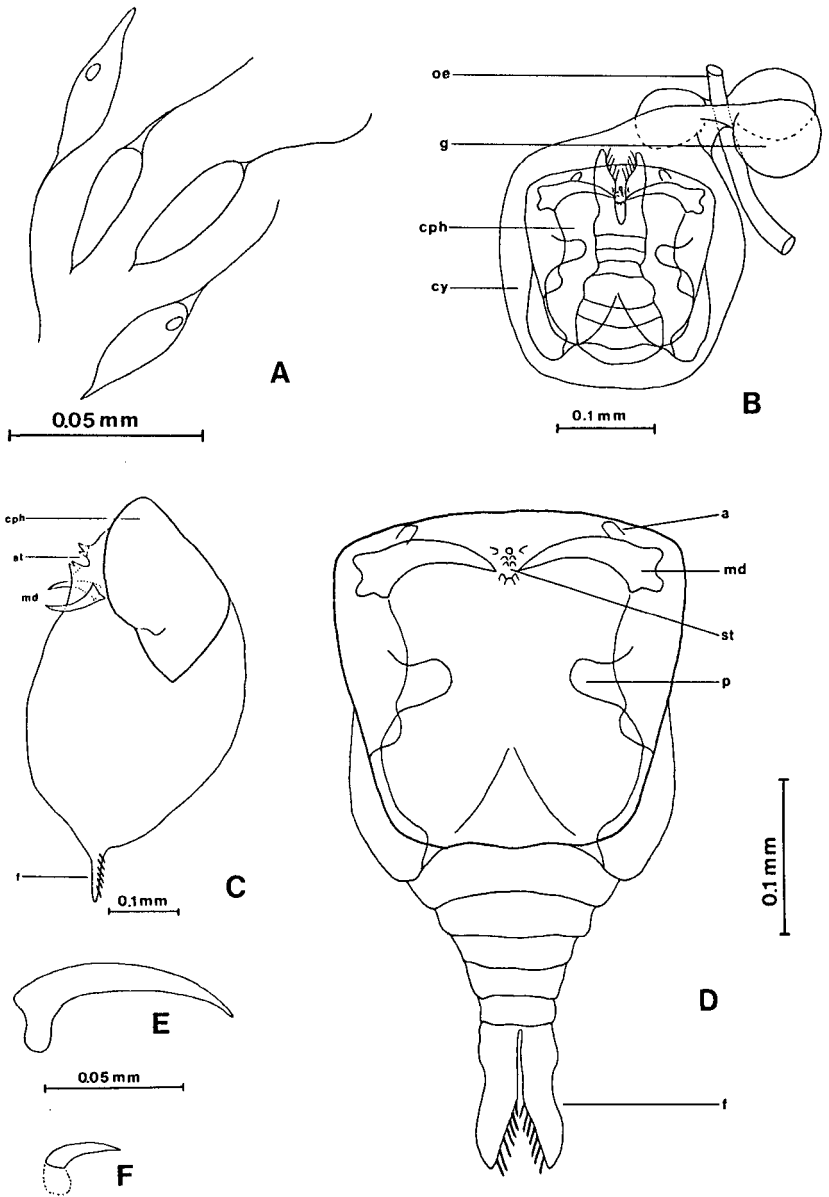


Fig. 68. Stades préimaginaux de *Inostemma mosellanae*. A: Oeufs. B: Kyste sus-oesophagien peu avant l'éclosion. C: L1 intermédiaire (vue latérale). D: L1 néonate. E: Mandibule de L1. F: Mandibule de L2. oe=oesophage, g=ganglion normal, md=mandibule, cph=céphalothorax, cy=kyste, st=structure buccale, a=antenne, f=furca, p=parapode.

Le deuxième stade larvaire est hyménoptérimorfe, segmenté et mesure 1,2 x 0,7 mm. Cette L2 ressemble beaucoup à celle de *Euxestonotus error* et possède des mandibules très sclérotinisées de $31 \pm 1 \mu\text{m}$ (n=12) qui sont distantes de $77 \mu\text{m}$ (Fig. 68F).

La nymphe, blanche aux yeux pourpres, est incluse dans un puparium testacé comme les autres Platygastriides étudiés.

Tous les *Inostemma* dont on connaît la biologie forment des kystes sus-oesophagiens et leurs L1 cyclopoïdes se ressemblent (MARCHAL, 1906; MYERS, 1927; CARL, 1978).

5.3.4.3. Cycle de développement (Fig. 69)

Inostemma mosellanae est un endoparasitoïde ovo-larvaire* solitaire, univoltin, spécifique, pas très bien synchronisé avec son hôte et rare. Il parasite les oeufs de *Sitodiplosis mosellana* et ne complète son développement qu'aux dépens de la L3.

La biologie de cette espèce n'a pu être étudiée qu'en laboratoire en raison de sa rareté sur le terrain

5.3.4.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence dure 3 semaines et est maximale après 36 jours d'incubation, soit avec un retard de 14 jours sur l'hôte (Fig. 70). Il y a une protérandrie* de 2 jours.

Le sex-ratio à l'émergence est de 1:0,87 (N=75).

L'accouplement a lieu dès l'émergence et dure environ 7 minutes. La parade sexuelle n'a pas été observée. Pendant l'accouplement, le mâle est à demi-dressé sur le dos de sa partenaire qui se tient tranquille avec les antennes repliées et l'oviscape sorti.

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique. La longévité est de 7 ± 2 jours (n=7) pour les mâles et de 8 ± 1 jours (n=9) pour les femelles.

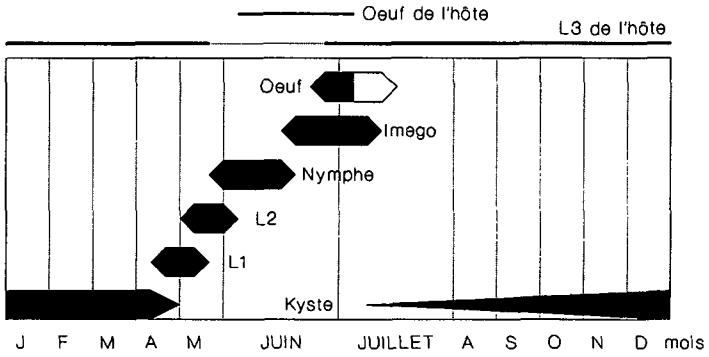


Fig. 69. Cycle de développement probable chez *Inostemma mosellanae*.

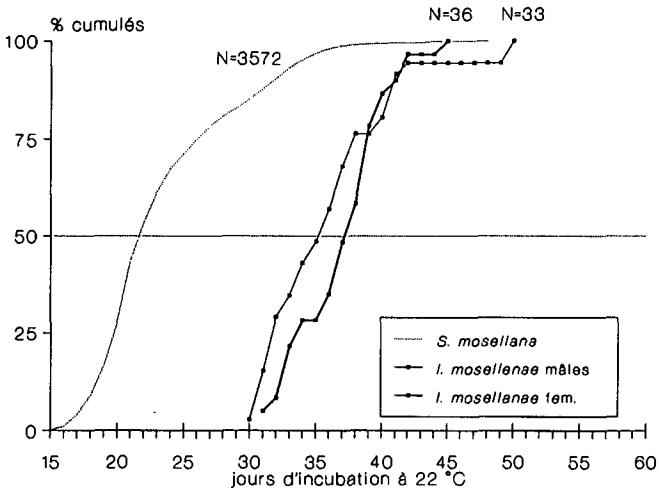


Fig. 70. Emergence cumulative de *I. mosellanae* observée en laboratoire.

5.3.4.3.2. Ponte

Les femelles de *Inostemma mosellanae* à la recherche d'hôtes explorent assidûment les épis offerts. Un épi non-infesté est généralement exploré en 11 ± 5 min (n=5), puis la femelle bredouille passe sur un épi voisin où elle recommence sa quête. En présence d'hôtes, elle s'attarde entre 1,5 et 3 heures sur le même épi.

Les hôtes sont détectés par les antennes qui vibrent au-dessus de la zone explorée. Pour pondre, la femelle insère son long oviscapte entre glumes et glumelles et cherche l'objet repéré en tâtonnant pendant 30 secondes avec l'oviscapte. Si l'hôte est accepté, elle s'immobilise pour pondre un seul oeuf dans celui-ci (Fig. 71). Elle s'attaque uniquement aux oeufs de *Sitodiplosis mosellana*. La ponte dure en tout $2,3 \pm 0,3$ min (n=10). Les femelles de *I. mosellanae* sont incapables de discrimination intra- ou interspécifique, mais on n'observe pratiquement pas de superparasitisme*.

La fécondité de *I. mosellanae* est élevée avec 495 ± 277 oeufs (n=3) par femelle. En 1 heure, une femelle pond en moyenne $6,3 \pm 2$ oeufs (n=9) et 15 au maximum.

Une réponse fonctionnelle de type **Holling II** a été observée (Fig. 72). Bien que le R^2 soit faible, le modèle de ROGERS (1972) donne des paramètres $Th=3$ min et $M=19$ oeufs qui sont vraisemblables (chapitre 5.3.1.3.2.).

5.3.4.3.3. Croissance parasitaire

L'oeuf pondu évolue en un kyste qui est presque toujours situé dans un ganglion sus-oesophagien. L'embryogenèse et la croissance du kyste sont lentes: 3 semaines après la ponte, le ganglion parasité mesure $130 \mu\text{m}$ et se distingue à peine d'un ganglion normal mesurant $110 \mu\text{m}$. La diapause de l'hôte provoque un arrêt du développement du parasite qui hiverne à l'état de kyste difficilement détectable.

La croissance s'accélère brutalement au printemps où la L1 immobile apparaît dans un kyste qui atteint sa taille maximale après seulement 10 jours d'incubation. Dès l'éclosion, la L1 cyclopoïde grandit très rapidement pour atteindre le stade L2 après environ 2 semaines d'incubation. L'hôte est dévoré et la nymphose se prolonge pendant environ 3 semaines dans le puparium.

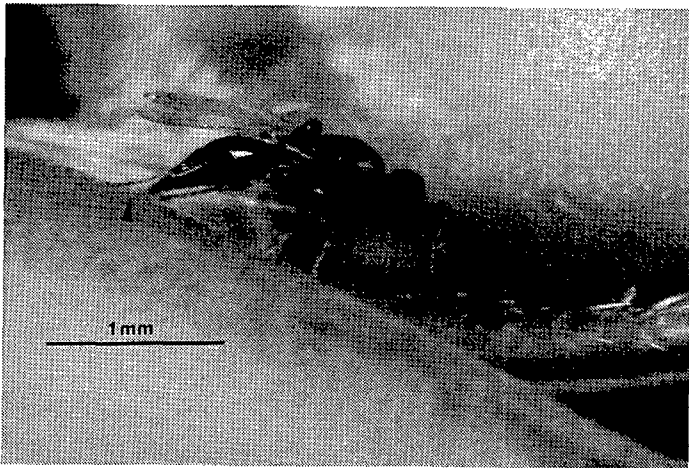


Fig. 71. Femelle de *I. mosellanae* insérant son oviscapte entre glume et glumelle (flèche) et pondant dans un oeuf de *S. mosellana* dissimulé dans l'épillet.

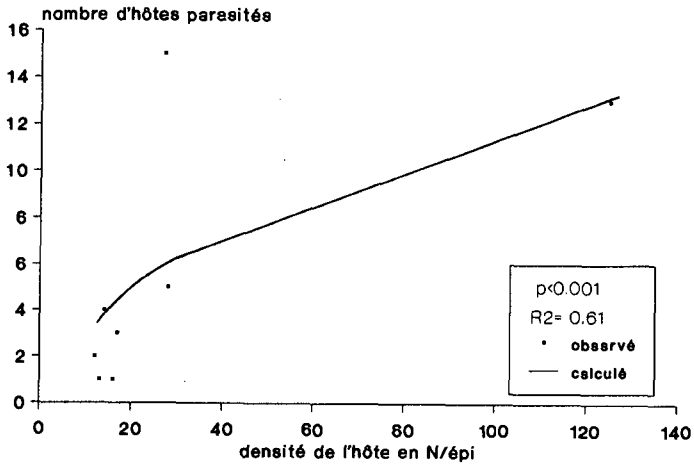


Fig. 72. Réponse fonctionnelle de type Holling II observée en laboratoire chez *Inostemma mosellanae*.

La localisation sus-oesophagienne du kyste est un phénomène remarquable dont le mystère n'a pas été éclairci. L'explication la plus courante est que la femelle dépose ses oeufs dans le neuroblaste embryonnaire de l'hôte avec une précision chirurgicale (MARCHAL, 1906; MYERS, 1927).

5.3.5. Biologie de *Isostasius punctiger*

5.3.5.1. Taxonomie

Isostasius punctiger (Nees, 1834) a pour synonymes:

Ichneumon inserens Kirby, 1800

Platygaster punctiger Nees, 1834

Inostemma scrutator Walker, 1835

Isostasius punctiger Förster, 1856

Isostasius scrutator Bazin, 1856

Isostasius inserens Marshall, 1873

I. punctiger est bien connue comme espèce-type du genre *Isostasius*.

C'est une petite guêpe noire aux antennes coudées et aux ailes antérieures à sous-costale terminée en stigma. Le scutellum porte une gibbosité mucronée et les tergites 3-5 de l'abdomen piriforme sont indistincts (Annexe 8E). Le mâle mesure 1,25 mm et la femelle 1,35 mm. L'oviscapte mesurant 3,1 ± 0,3 mm (n=5) s'enroule en spirale à l'intérieur de l'abdomen.

L'espèce est commune et largement distribuée en Europe: S, D, NL, GB, EIR, F, I, CH (nouveau!).

5.3.5.2. Description des stades préimaginaux

Les oeufs sont hyalins et pédonculés (Fig. 73A). Avant la ponte, ils mesurent 35,7 ± 0,7 x 10,6 ± 0,4 µm (n=13) sans le pédoncule qui mesure 63 ± 4 µm (n=12). L'oeuf pondu évolue en un kyste libre atteignant un diamètre de 233 ± 6 µm (n=3) après une dizaine de jours. L'embryon blanchâtre est entouré d'un trophamnios* hyalin contenant des pseudogermes* d'environ 40 µm de diamètre (Fig. 73B).

Il y a deux stades larvaires avec hypermétamorphose.

La L1 est de type cyclopoïde et mesure 207 ± 10 µm (n=8) à l'éclosion (Fig. 73C). Elle est constituée d'un céphalothorax peu sclérotinisé mesurant 91 ± 5 x 122 ± 2 µm (n=14) et d'un abdomen segmenté terminé en furca aux lobes courts et étroits. La larve possède des mandibules faiciformes mesurant 55 ± 2 µm (n=40) (Fig. 73E).

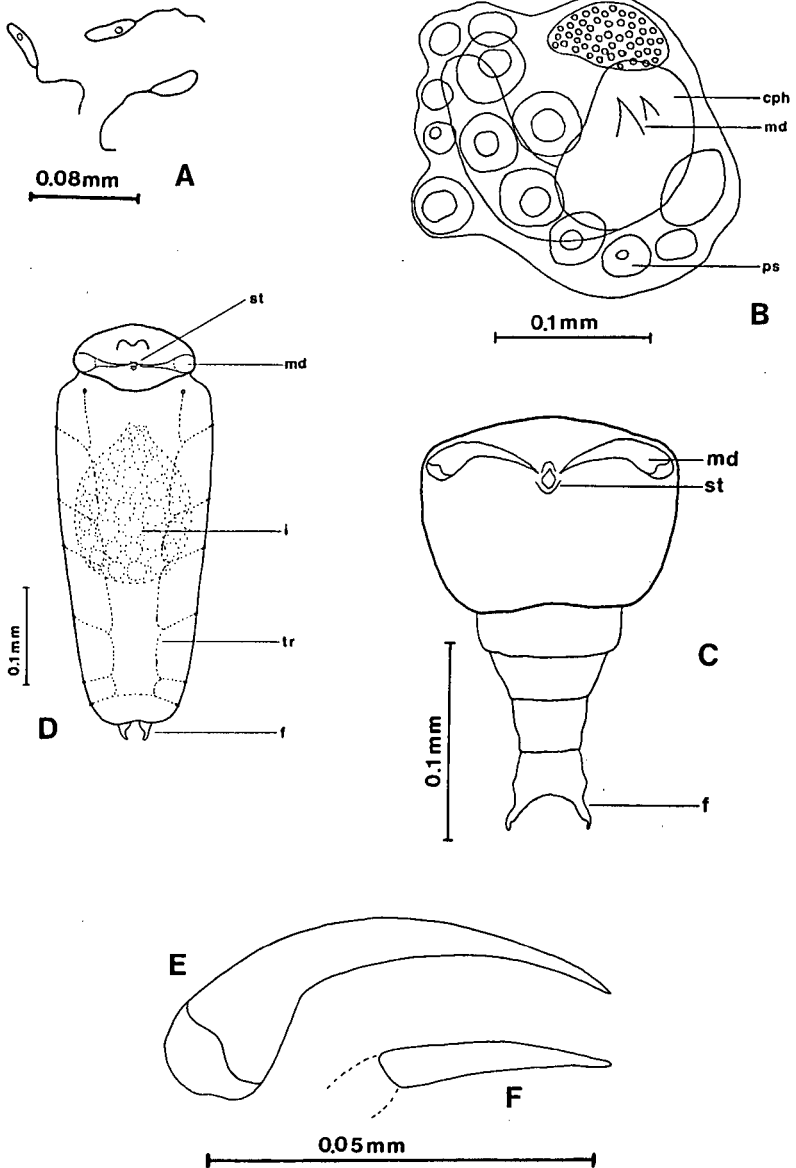


Fig. 73. Stades préimaginaux de *Isostasius punctiger*. A: Oeufs. B: Kyste embryonné. C: L1 néonate. D: L1 intermédiaire. E: Mandibule de L1. F: Mandibule de L2. cph=céphalothorax, f=furca, md=mandibule, st=structure buccale, i=intestin, tr=système trachéen.

En grandissant, la L1 passe par un stade intermédiaire au corps dilaté mesurant $372 \pm 27 \times 164 \pm 18 \mu\text{m}$ (n=4), métamérisé et pourvu d'un volumineux intestin jaunâtre. La métamérie apparaît sous forme d'un système trachéen à 7 stigmates (Fig. 73D).

Le deuxième stade larvaire est hyménoptérimorfe, segmenté et mesure 1,3 x 0,6 mm. Cette L2 ressemble aux autres L2 étudiées et possède des mandibules très sclérotinisées de $31 \pm 3 \mu\text{m}$ (n=12) qui sont distantes de 96 μm (Fig. 73F).

La nymphe qui n'a pas été observée est certainement incluse dans un puparium brunâtre.

Dans sa description des formes larvaires de *Isostasius punctiger*, WEIGAND (1974) s'est trompé d'espèce: les L1 cyclopoïdes qu'il a illustrées sont celles de *Piestopteura* spp.

5.3.5.3. Cycle de développement (Fig. 77)

I. punctiger est un endoparasitoïde ovo-larvaire* solitaire, très partiellement bivoltin, spécifique et bien synchronisé avec son hôte. Il parasite les oeufs de *Contarinia tritici* et ne complète son développement qu'aux dépens de la L3, ce qui confirme les observations de KIRBY (1800).

5.3.5.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence printanière couvre 5-6 semaines. Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum aux environs du 21 juin, soit avec 4-7 jours de retard sur l'hôte (Fig. 74). L'inflexion des courbes dénonce deux vagues d'émergence dont la 1^{ère} provient des cultures sarclées.

En laboratoire, la période d'émergence dure 3 semaines et est maximale après 32 jours d'incubation, soit avec un retard de 8 jours sur l'hôte (Fig. 75). Il y a une nette protérandrie* de 1,5 jours.

Le sex-ratio à l'émergence est de 1:1 (N=58) sur le terrain et de 1:0,73 (N=271) en laboratoire.

L'accouplement n'a pas été observé.

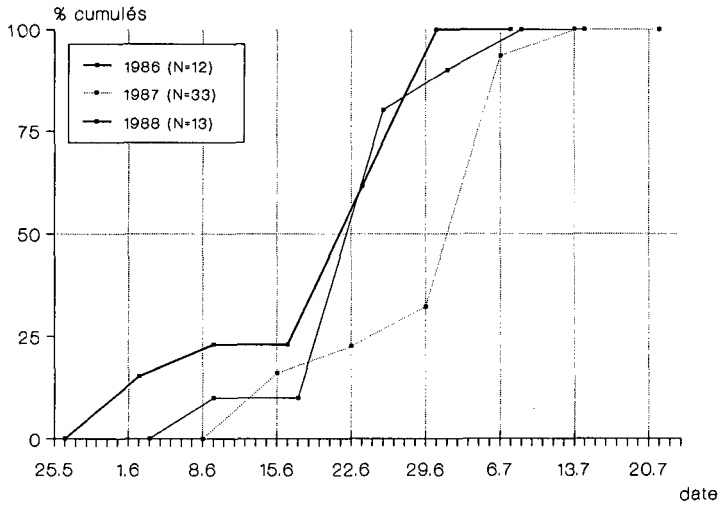


Fig. 74. Emergence cumulative de *Isostasius punctiger* observée à Büren.

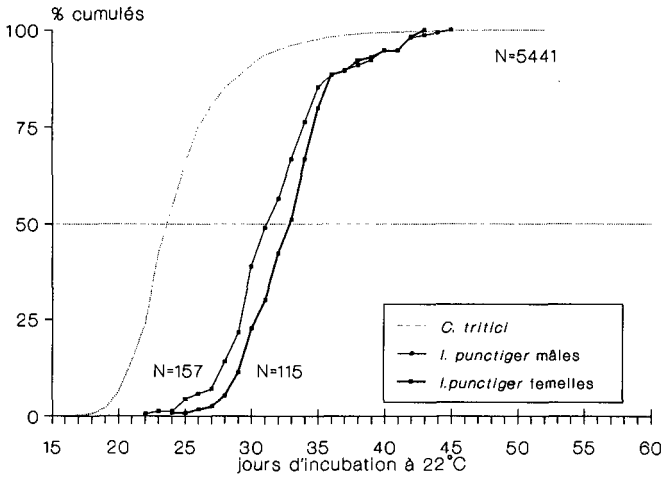


Fig. 75. Emergence cumulative de *I. punctiger* observée en laboratoire.

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique. En laboratoire, la longévité est de $4 \pm 0,4$ jours ($n=33$) pour les mâles et de $5 \pm 0,6$ jours ($n=20$) pour les femelles.

Mâles et femelles sont peu abondants dans les captures au filet fauchoir et sur les pièges englués avec un sex-ratio proche de 1:1 ($N=91$ et $N=57$).

5.3.5.3.2. Ponte

Les femelles de *Isostasius punctiger* à la recherche d'hôtes explorent fébrilement les épis durant la journée et une partie de la nuit (KLEE, 1936; Fig. 73). Elles se déplacent très rapidement et explorent un épi non-infesté en $1,5 \pm 0,5$ min ($n=10$). Un épi infesté est exploré pendant environ 3 minutes avant une éventuelle ponte, ou alors la femelle abandonne et passe rapidement sur un épi voisin. Les hôtes sont détectés à travers les glumes et glumelles par les antennes qui vibrent au-dessus de la zone explorée.

La femelle qui a détecté un paquet d'oeufs de *Contarinia tritici* insère son long oviscapte à l'intérieur de l'épillet en tortillant l'abdomen comme un mandrin pendant environ 30 secondes. Elle pond ensuite un seul oeuf dans chacun des hôtes atteignables. Une séquence de ponte dure en tout $8 \pm 3,5$ min ($n=7$).

La femelle pond dans les oeufs de *C. tritici* âgés de 0 à 4 jours et refuse les L1 ainsi que les oeufs de *Sitodiplosis mosellana*. La ponte est suivie de trois minutes de toilette, puis la femelle reprend ses recherches.

A la dissection, les femelles de *I. punctiger* ne contiennent que 51 ± 29 oeufs ($n=6$).

5.3.5.3.3. Croissance parasitaire

Les oeufs pondus en juin évoluent en gros kystes libres dont la croissance s'achève en juillet. L'éclosion des L1 cyclopoïdes a lieu environ 10 jours après la ponte lorsque l'hôte a déjà atteint le stade L3. La L1 élimine ses concurrents et commence immédiatement une rapide croissance qui est interrompue pendant l'hiver. La présence d'un parasite ne gêne guère la larve de *C. tritici* qui continue de se développer avec un léger retard. La diapause et la superdiapause* de l'hôte induisent également un arrêt du développement chez le parasitoïde.

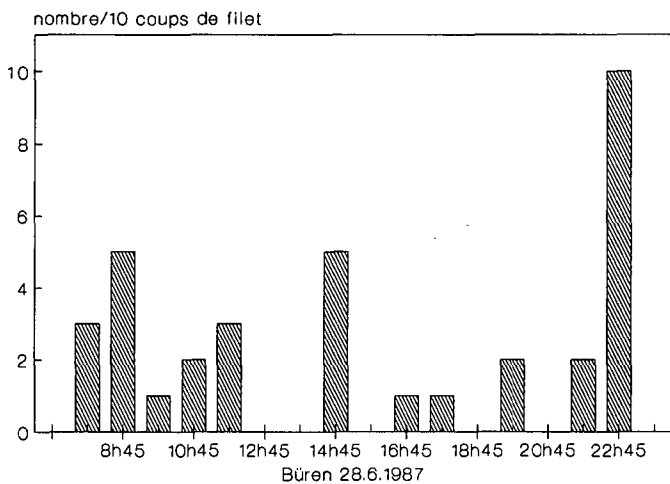


Fig. 76. Activité horaire de *I. punctiger* par capture au filet fauchoir.

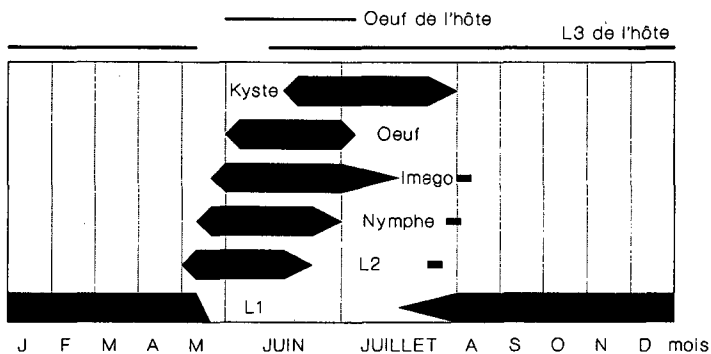


Fig. 77. Cycle de développement de *Isostasius punctiger*.

Celui-ci hiverne ou prolonge sa diapause à l'état de L1 intermédiaire. La croissance reprend en mai avec l'apparition de la L2 qui dévore son hôte ayant migré à la surface du sol. La nymphose a lieu en juin.

En laboratoire, les L2 apparaissent après 2 semaines et les nymphes après 4 semaines d'incubation.

Quelques parasitoïdes forment une 2^e génération en août (0,16% d'émergence en 1989) et parasitent 21-39% des larves de *Contarinia tritici* infestant le chiendent.

5.3.6. Biologie de *Piestopleura* spp.

5.3.6.1. Taxonomie

Le taxon *Piestopleura* spp. inclus les deux espèces suivantes:

1. *Piestopleura laura* VLUG (1990), espèce nouvelle
probablement confondue avec:

Piestopleura catilla Walker, 1835

Piestopleura catilius Thomson, 1859

Piestopleura thomsoni Kieffer, 1926

Piestopleura (Synopeas) seron (Walker, 1835)

2. *Synopeas (Platygaster) myles* (Walker, 1835)

probablement confondue avec:

Synopeas (Platygaster) scutellaris (Nees, 1834)

Synopeas (Platygaster) muticus (Nees, 1834)

Synopeas (Platygaster) ? sosis (Walker, 1835)

Synopeas myles est une forme de transition entre les genres *Synopeas* et *Piestopleura* qui sont peut-être synonymes (VLUG, comm. pers.). Les deux espèces *Piestopleura laura* et *S. myles* sont morphologiquement si proches que nous n'avons pas su les distinguer à l'état imaginal. Cette malheureuse confusion taxonomique hypothèque passablement les résultats de ce chapitre 5.3.6.

Piestopleura spp. est une minuscule guêpe noire ayant des antennes coudées, des ailes à nervation rudimentaire, un thorax étroit et comprimé dont le scutellum porte une courte épine (Annexe 8F). La femelle mesure 1,1 mm et le mâle 0,9 mm.

Le taxon est assez commun et largement distribué en Europe: SF, S, D, NL, GB, EIR, I, CH (nouveau!).

5.3.6.2. Description des stades préimaginaux

Les oeufs de *Piestopleura* spp. sont hyalins, piriformes et pédonculés (Fig. 78A). Avant la ponte, ils mesurent $61 \pm 3 \times 22 \pm 1 \mu\text{m}$ ($n=12$) sans le pédoncule qui mesure $83 \pm 5 \mu\text{m}$ ($n=11$). L'oeuf pondu évolue rapidement en un gros kyste libre atteignant $0,64 \times 0,46$ mm avant l'éclosion (Fig. 78B).

La nymphe qui n'a pas été observée est probablement incluse dans un puparium.

Il y a deux stades larvaires avec hypermétamorphose.

Les deux formes larvaires X et Y n'ont pas pu être attribuées avec certitude à l'une ou l'autre des espèces *Plestopleura laura* ou *Synopeas myles*.

Espèce X.

La L1 est de type cyclopoïde et mesure $545 \pm 26 \mu\text{m}$ (n=8) à l'éclosion (Fig. 78C). Elle est constituée d'un céphalothorax trapézoïdal très sclérotinisé mesurant $209 \pm 9 \times 271 \pm 9 \mu\text{m}$ (n=11) et d'un abdomen divisé en 6 segments se terminant en furca aux lobes spinuleux. Le telson porte aussi deux fouets de longues soies. Le céphalothorax porte les appendices suivants: antennes tubuliformes, énormes mandibules (Fig. 78D) falciformes de $126 \pm 4 \mu\text{m}$ (n=26) de long, structure péribuccale très sclérotinisée. Le premier segment abdominal possède une paire de longs parapodes.

La L2 est hyménoptériorforme, segmentée et mesure $1,6 \times 0,8 \text{ mm}$ (Fig. 78F). Elle ressemble aux autres L2 et possède des mandibules très sclérotinisées de $29 \pm 1 \mu\text{m}$ (n=8) qui sont distantes de $96 \mu\text{m}$ (Fig. 78E).

Espèce Y.

La L1 est de type cyclopoïde et mesure $412 \pm 34 \mu\text{m}$ (n=6) à l'éclosion (Fig. 79A). Elle est constituée d'un céphalothorax ovale très sclérotinisé mesurant $152 \pm 5 \times 194 \pm 6 \mu\text{m}$ (n=11) et d'un abdomen segmenté se terminant en furca aux lobes fourchus. Le telson porte aussi deux fouets de longues soies. Le céphalothorax possède de grosses antennes tubuliformes, des mandibules (Fig. 79B) falciformes de $83,5 \pm 2 \mu\text{m}$ (n=27) et deux lèvres sclérotinisées et mamelonnées. Il y a une paire de parapodes sur le premier segment abdominal.

La L2 est hyménoptériorforme et ne se distingue guère des autres L2. Elle est segmentée, mesure $1,4 \times 0,8 \text{ mm}$ et possède des mandibules très sclérotinisées de $31,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$ (n=4) écartées de $62 \mu\text{m}$ (Fig. 79C).

Les L1 cyclopoïdes décrites ici ressemblent à la L1 de *Synopeas rhanis* Walker, 1835 illustrée par MARCHAL (1906).

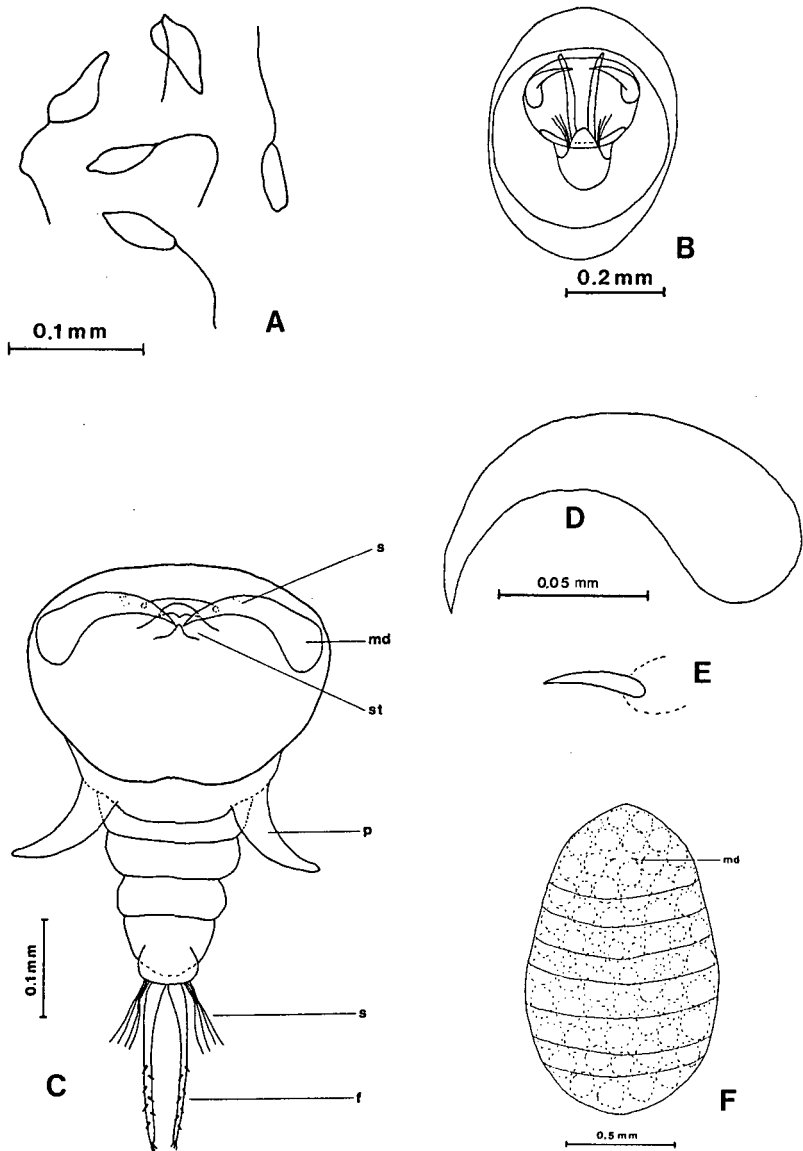


Fig. 78. Stades préimaginaux de *Piestopleura* spp. A: Oeufs. B: Kyste peu avant l'éclosion. C: L1 néonate de *Piestopleura* sp.X (vue ventrale). D: Mandibule de cette L1. E: Mandibule de la L2 correspondante. F: L2 de *Piestopleura* sp.X. a=antenne, md=mandibule, st=structure buccale, p=parapode, s=soies abdominales, f=furca.

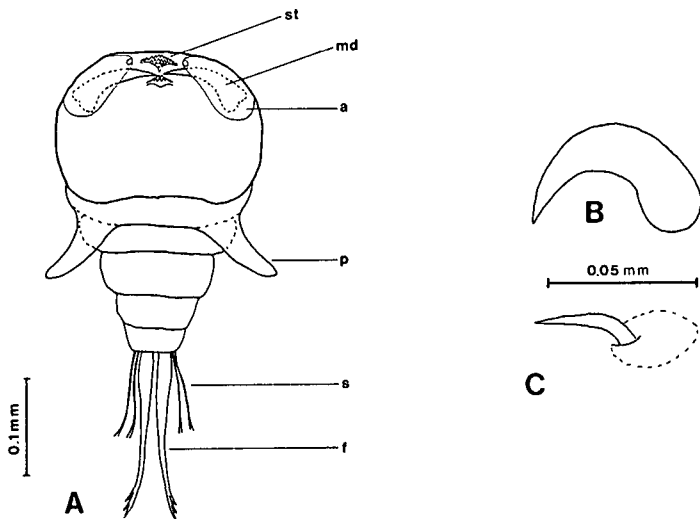


Fig. 79. Larves de *Piestopleura* sp.Y. A: L1 néonate (vue dorsale). B: Mandibule de L1. C: Mandibule de L2. md=mandibule, st=structure buccale, a=antenne, p=parapode, f=furca, s=soies abdominales.

5.3.6.3. Cycle de développement (Fig. 83)

Piastopleura spp. est un endoparasitoïde solitaire, probablement ovo-larvaire*, très partiellement bivoltin et passablement bien synchronisé avec ses hôtes. il parasite les oeufs ou les L1 de plusieurs espèces et ne complète son développement qu'aux dépens des L3.

5.3.6.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence printanière couvre 5 semaines. Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum aux environs du 26 juin, soit avec 9-12 jours de retard sur l'hôte (Fig. 80).

En laboratoire, la période d'émergence dure 3 semaines et est maximale après 34 jours d'incubation, soit avec un retard de 10 jours sur l'hôte (Fig. 81). Il y a une nette protérandrie* de 3 jours. L'inflexion de la courbe d'émergence des mâles trahit deux vagues distinctes avec des maxima après 29 et 34 jours d'incubation. Cette inflexion est moins nette dans le cas des femelles. il est probable que chaque vague corresponde à une des deux espèces concernées.

Le sex-ratio à l'émergence est de 1:0.82 (N=117) en laboratoire et de 1:0,23 (N=1364) sur le terrain où l'excès de mâles pourrait résulter d'une confusion avec d'autres espèces.

L'accouplement a lieu dès l'émergence et dure 45 secondes en tout. Le mâle se livre à une parade peu élaborée: il suit la femelle en vibrant des ailes, lui grimpe sur le dos avant d'insérer son long pénis. il tapote ensuite la tête et le thorax de sa partenaire avec ses antennes, puis s'immobilise pendant 1-2 secondes, antennes dressées, avant qu'intervienne la séparation.

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique. En laboratoire, la longévité est de $9 \pm 1,6$ jours (n=15) pour les mâles et de $10 \pm 1,7$ jours (n=6) pour les femelles.

Les imagos sont très farouches et tombent en catalepsie quand ils sont dérangés. On trouve plus de femelles dans les captures au filet fauchoir [sex-ratio 1:2,1 (N=183)] que dans les captures aux pièges englués [sex-ratio 1:1,1 (N=130)].

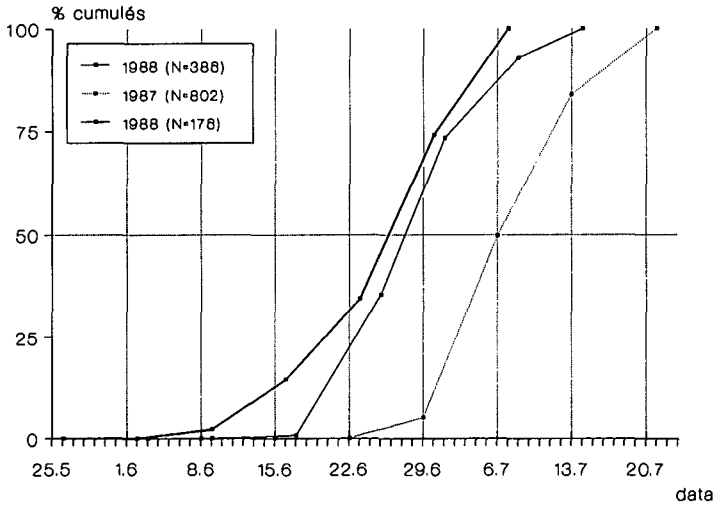


Fig. 80. Emergence cumulative de *Piestopleura* spp. observée à Büren.

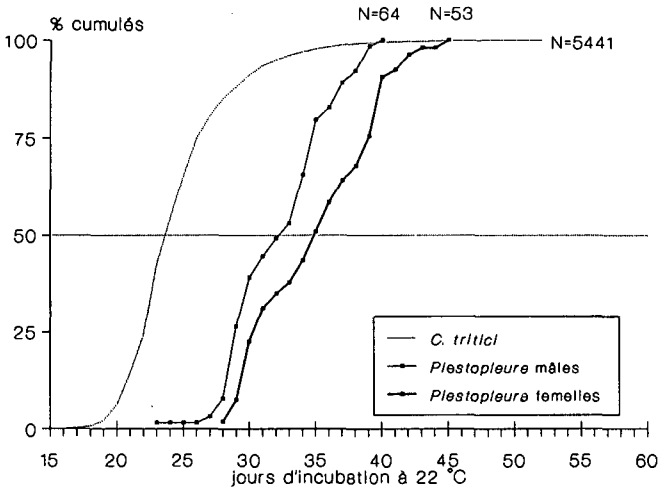


Fig. 81. Emergence cumulative de *Piestopleura* spp. observée en laboratoire.

5.3.6.3.2. Ponte

Les femelles de *Piestopleura* spp. à la recherche d'hôtes explorent assez systématiquement les épis durant la journée et une partie de la nuit (Fig. 82). Un épi non-infesté est généralement exploré en tous sens en $2 \pm 0,5$ min ($n=10$), puis la femelle bredouille vole sur un épi voisin où elle recommence sa quête. En présence d'hôtes, elle s'attarde environ 6 minutes sur le même épi.

Les femelles de *Piestopleura* spp. sont si petites et sveltes qu'elles arrivent à se faufiler à l'intérieur des épillets pour y continuer leur exploration et y pondre.

La ponte n'a pas été observée chez ce parasitoïde qui a pourtant longuement examiné des oeufs de *Sitodiplosis mosellana* et des oeufs et L1 de *Contarinia tritici* avec ses antennes.

A la dissection, les femelles de *Piestopleura* spp. ne contiennent que 33 ± 23 oeufs ($n=6$).

5.3.6.3.3. Croissance parasitaire

Les oeufs pondus en juin évoluent rapidement en gros kystes libres. L'éclosion des L1 cyclopoïdes a lieu en juin-juillet lorsque l'hôte a atteint le stade L3. Les L1 cyclopoïdes sont suffisamment grandes et sclérotinisées pour qu'on les distingue à l'oeil nu à travers la cuticule de l'hôte. Dès l'éclosion, elles peuvent nager et éliminer leurs concurrents à l'aide de leurs énormes mandibules. Pour WEIGAND (1974), cette activité prédatrice n'a lieu qu'en avril-mai.

La présence d'un gros parasite ne gêne pas trop la larve de *C. tritici* qui continue son développement avec un léger retard. La diapause et la superdiapause* de l'hôte induisent également un arrêt du développement chez le parasitoïde. Celui-ci hiverne ou prolonge sa diapause à l'état de L1.

La croissance reprend en mai avec l'apparition de la L1 intermédiaire et de la L2 en mai. La nymphose a lieu en juin.

En laboratoire, les L1 intermédiaires apparaissent après 2 semaines d'incubation.

Quelques parasitoïdes forment une 2^e génération en août (2,1% d'émergence en 1989) et parasitent 1-5% des larves de *C. tritici* infestant le chlévent.

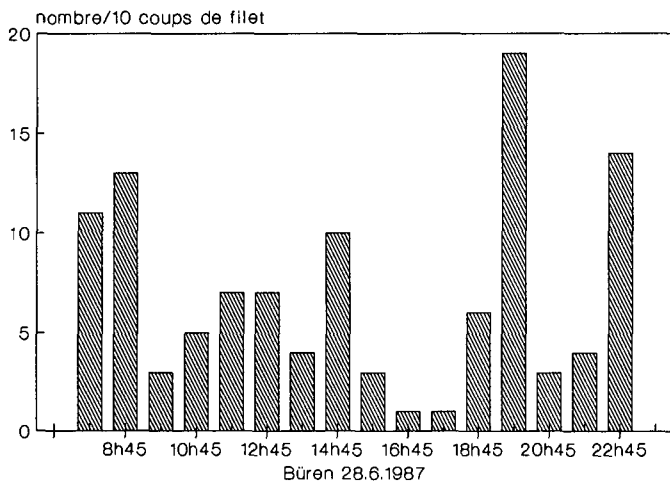


Fig. 82. Activité horaire de *Piestopleura* spp. par capture au filet fauchoir.

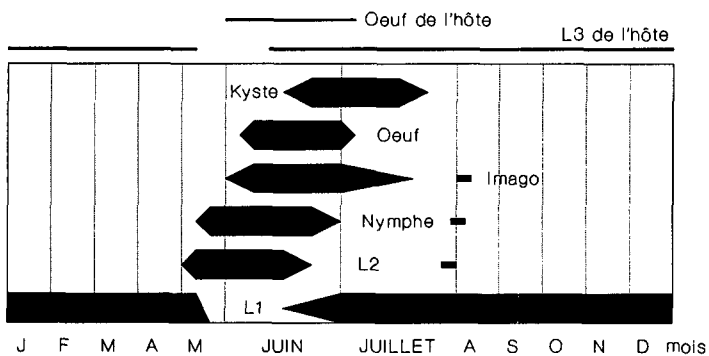


Fig. 83. Cycle de développement de *Piestopleura* spp.

5.3.7. Biologie de *Leptacis tipulae*.

5.3.7.1. Taxonomie

Leptacis tipulae (Kirby, 1798) a pour synonymes:

Ichneumon tipulae Kirby, 1798

Ceraphron tipulae (Say, 1817).

Platygaster tipulae (Haliday, 1833)

Platygaster scutellaris Nees, 1834

Leptacis scutellaris (Thomson, 1859)

L'espèce est bien connue et a été redécrite par HUGGERT (1980) comme espèce-type du genre *Leptacis*.

L. tipulae est une petite guêpe noire aux antennes coudées ayant des ailes légèrement frangées à nervation rudimentaire. Les pattes et antennes sont jaune-brun, le pétiole est allongé et le scutellum porte une longue épine atteignant l'abdomen (Annexe 8G). Le mâle mesure 1,2 mm et la femelle 1-1,3 mm.

L'espèce est commune et largement distribuée en Europe: SU, SF, S, D, NL, GB, EIR, CH, I.

5.3.7.2. Description des stades préimaginaux

Les oeufs sont grands, blanchâtres, claviformes et mesurent $122 \pm 3 \times 53 \pm 2 \mu\text{m}$ (n=9) avant la ponte (Fig. 84A). Après la ponte, l'oeuf se contracte en une sphère d'un diamètre de $47 \mu\text{m}$ qui évolue en kyste libre (Fig. 84B). A l'âge d'un mois, le kyste devenu piriforme mesure $200 \pm 12 \times 137 \pm 8 \mu\text{m}$ (n=10) et contient un embryon blanchâtre entouré d'un trophamnios* à pseudogermes* (Fig. 84C).

Il y a deux stades larvaires avec hypermétamorphose.

La L1 est de type cyclopoïde et mesure $142 \pm 5 \times 88 \pm 3 \mu\text{m}$ (n=4) à l'éclosion (Fig. 84D). Elle est peu différenciée, non-sclérotinisée et on n'y distingue que de petites mandibules de $15,7 \pm 0,5 \mu\text{m}$ (n=2) et deux barres réfringentes de $22 \mu\text{m}$ flanquant la zone buccale.

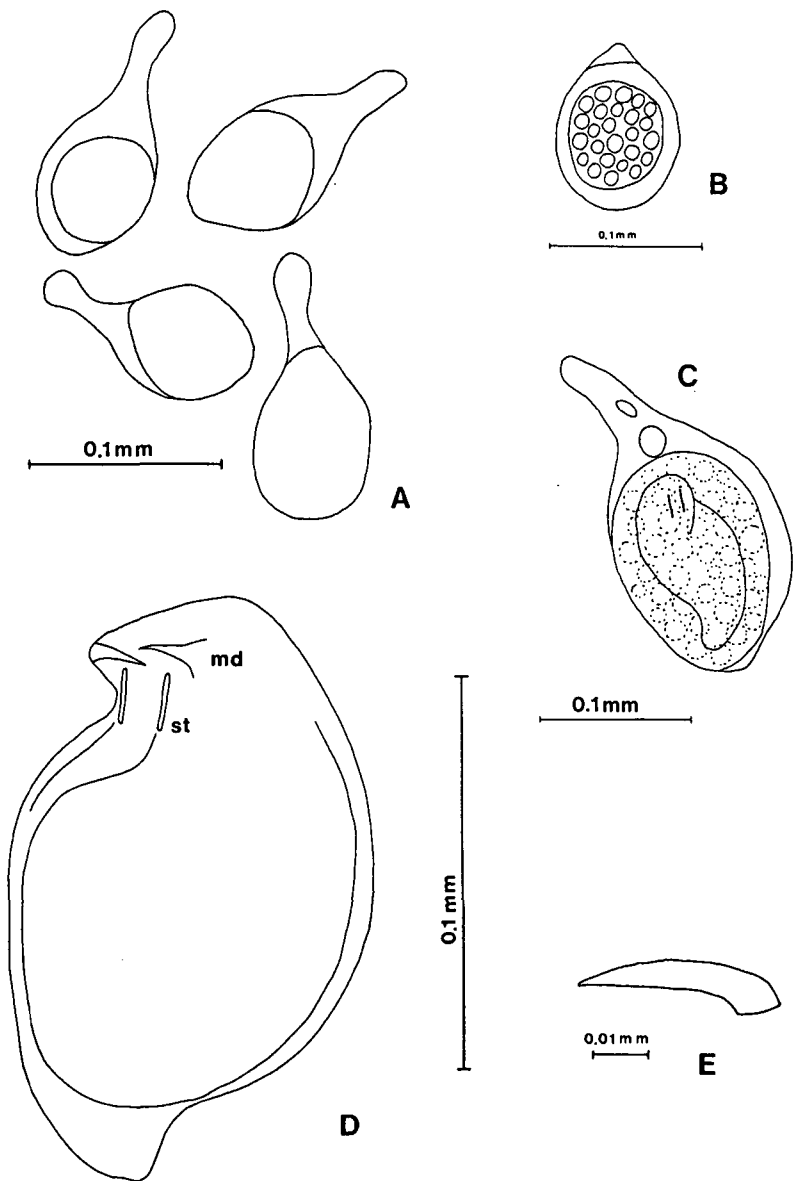


Fig. 84. Stades préimaginaux de *Leptacis tipulae*. A: Oeufs. B: Kyste âgé de quelques jours. C: Kyste embryonné âgé de 20 jours. D: L1 néonate. E: Mandibule de L2. md=mandibule, st=structure buccale.

La L2 est hyménoptérimforme, segmentée et mesure 1 x 0,5 mm. Elle possède des petites mandibules très sclérotinisées de $17,4 \pm 1 \mu\text{m}$ (n=4)(Fig. 84E).

La nymphe qui n'a pas été observée est probablement incluse dans un puparium.

La larve d'un Platygastride inconnu illustrée par KUTTER (1934a) correspond très vraisemblablement à *Leptacis tipulae*.

5.3.7.3. Cycle de développement (Fig. 85)

L. tipulae est un endoparasitoïde larvaire solitaire et probablement univoitin. Le parasitoïde est oligophage et s'attaque aux L2 et L3 de plusieurs espèces de *Contarinia* (chapitre 5.2.1). Ce mode de vie explique pourquoi l'espèce est sous-représentée dans des échantillons prélevés un peu trop tôt.

Le cycle de *L. tipulae* n'a pas pu être bouclé en laboratoire où toutes les L3 de *Contarinia tritici* parasitées ont précocement péri.

5.3.7.3.1. Biologie des imagos

La période d'émergence printanière couvre 4-5 semaines. Elle débute plus ou moins tôt selon les années et présente un maximum aux environs du 28 juin, soit avec 11-17 jours de retard sur l'hôte (Fig. 86). L'inflexion sur la courbe de 1988 trahit deux vagues d'émergence dont la 1^{ère} est issue des cultures sarclées.

En laboratoire, l'émergence intervient après 37 jours (n=4) d'incubation, soit avec un retard de 13 jours sur l'hôte.

Les 4 individus émergés en laboratoire étaient des femelles et un nombre très réduit de mâles [sex-ratio 1:5,7 (N=101)] a été capturé sur le terrain. DOEKSEN (1938) n'ayant aussi capturé que des femelles, il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une espèce à parthénogenèse thélytoque facultative

Dès l'émergence, les femelles sont avides d'eau et de nourriture glucidique. En laboratoire, leur longévité est de $14 \pm 3,4$ jours (n=4).

Elles ne sont pas rares dans les captures au filet fauchoir (N=34) mais ne volent pas volontiers au niveau des pièges englués où seulement 6 individus ont été capturés.

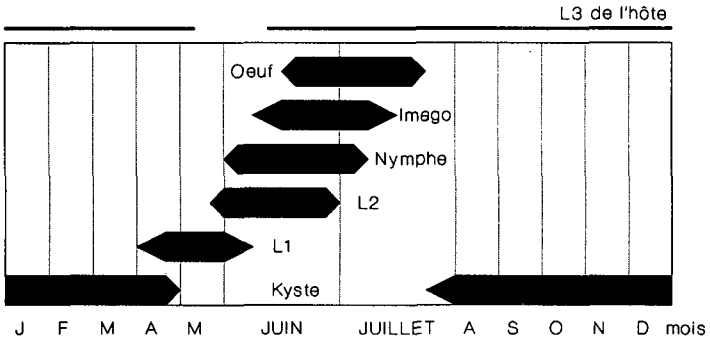


Fig. 85. Cycle de développement de *Leptacis tipulae*.

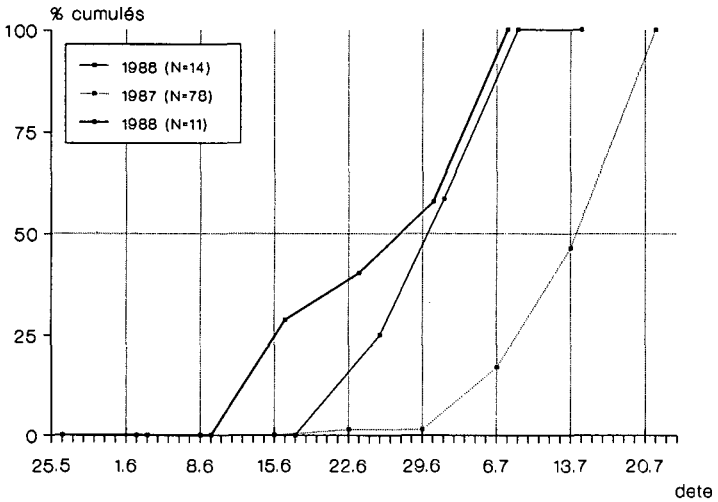


Fig. 86. Emergence cumulative de *Leptacis tipulae* observée à Büren.

5.3.7.3.2. Ponte

Malgré la taille réduite de l'échantillon, on s'aperçoit que les femelles de *Leptacis tipulae* sont essentiellement actives en soirée (Fig. 87). Elles ont une activité diurne réduite avec des phases de repos (antennes repliées) d'une heure entrecoupées de séquences de 4 minutes de toilette. A partir de 20 h, elles déploient leurs antennes et se mettent en chasse pour explorer lentement les épis, restant jusqu'à 40 minutes sur le même épi. Pour KLEE (1936), elles s'insinuent aussi bien de jour que de nuit dans les épillets pour pondre.

Chez la femelle qui s'approche d'un hôte potentiel, l'excitation antennaire croît dans l'ordre suivant: oeuf de *Sitodiplosis mosellana*, L2 de *S. mosellana*, L2 de *Contarinia tritici*, L3 de *S. mosellana* et enfin L3 de *C. tritici*. Les L3 estivantes de *S. mosellana* sont ignorées.

Après un bref examen olfactif et tactile, la femelle de *L. tipulae* bondit littéralement sur la larve examinée et enfonce son oviscapte dans le corps de celle-ci pendant un temps très bref: 1,5 secondes (Fig. 88). Dans quelques cas, la femelle a de la peine à retirer son oviscapte et doit se dégager d'un coup de patte. Cette piqûre provoque une forte réaction de défense chez l'hôte qui se convulse brièvement. Il existe un net gradient de préférence pour la ponte et seule une fraction des larves attaquées sont parasitées par un unique oeuf (Tableau 20).

Larves offertes	Nombre de larves attaquées	Pourcentage de larves parasitées
L2 <i>S. mosellana</i>	8	0 %
L3 <i>S. mosellana</i>	30	0 %
L2 <i>C. tritici</i>	50	5 %
L3 <i>C. tritici</i>	118	55 %

Tableau 20. Préférences à la ponte chez *Leptacis tipulae*.

Nous n'avons obtenu aucune ponte chez *S. mosellana* qui n'est pas un hôte adéquat. La L3 de *C. tritici* est nettement préférée et provoque également l'attaque la plus rapide. Il ne s'écoule pas plus de deux secondes entre sa détection à une distance de 5 mm et la ponte.

Il n'y a apparemment pas de discrimination: la même larve peut être attaquée plusieurs fois de suite si elle croise à nouveau une femelle de *L. tipulae*.

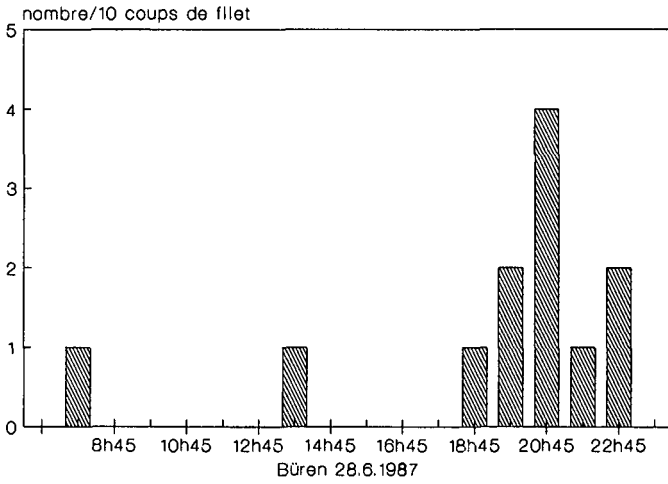


Fig. 87. Activité horaire de *L. tipulae* par capture au filet fauchoir.

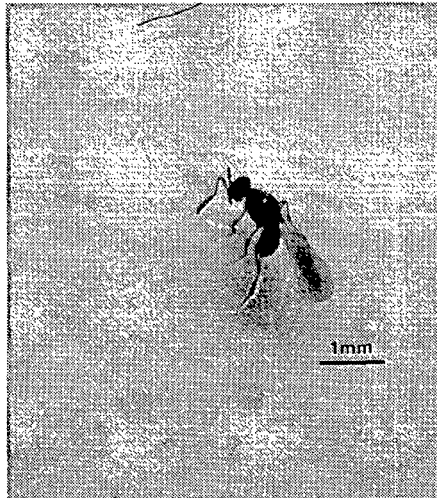


Fig. 88. Femelle de *Leptacis tipulae* parasitant une L3 de *C. tritici*.

Notre description de la ponte de *Leptacis tipulae* confirme les anciennes observations de KIRBY (1798) et celles de WAGNER (1866) concernant l'exclusion de *Sitodiplosis mosellana*.

A la dissection, les femelles de *L. tipulae* ne contiennent que 18 ± 6 oeufs ($n=3$) matures. En une demi-heure, elles sont capables de piquer 30 hôtes qui ne seront pas tous parasités.

5.3.7.3.3. Croissance parasitaire

L'oeuf pondu en juillet évolue en un kyste piriforme qui atteint sa taille maximale après un mois. L'influence du parasite sur son hôte n'est pas négligeable: huit jours après la ponte, la mortalité atteint déjà 46% chez les L2 de *Contarinia tritici*. La croissance du parasite s'arrête en septembre lors de la diapause de l'hôte, et c'est une L1 immobile dans un kyste piriforme qui hiverne.

L'éclosion de la L1 cyclopoïde intervient en avril et se traduit par la libération des pseudogermes* dans le corps de l'hôte. C'est à ce stade que la mortalité des L3 parasitées en laboratoire a atteint presque 100% à la suite d'un quelconque artefact ou parce que *C. tritici* n'est pas un hôte bien adapté.

Pour JOHANSSON (1937), la zéro de développement se situe à 11°C et l'émergence intervient après 30 jours d'incubation à 25°C ou 90 jours à 15°C.

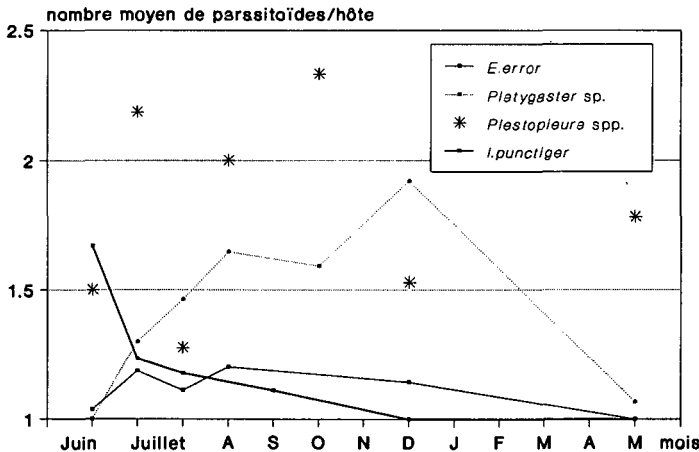


Fig. 89. Evolution saisonnière du nombre de larves surnuméraires chez quelques parasitoïdes .

5.4. Compétition intra- et interspécifique

Nous avons vu dans les chapitres 5.3.1. à 5.3.4. que les femelles qui pondent semblent incapables de discrimination intra- et interspécifique.

Ce manque de discrimination conduit à un super- et multiparasitisme* effectivement observé sur le terrain. Toutes les espèces étant solitaires, les individus surnuméraires doivent être éliminés en cours de croissance.

Aucun comportement bien spécifique n'ayant été constaté, les observations réalisées sur les parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana* valent probablement aussi pour ceux de *Contarinia tritici*.

5.4.1. Concurrence à la ponte

Sur les épis, les femelles des différentes espèces vivent en bonne intelligence entre elles et avec leur consœurs. Nous n'avons pas observé de comportement d'agression ou de fuite lorsque deux individus s'intéressent simultanément au même hôte. La ponte nécessitant un certain espace de manœuvre, la première femelle installée dissuade pourtant passivement les autres qui continuent leurs recherches ailleurs. Rien ne les empêche de revenir parasiter à leur tour l'oeuf déjà visité.

Un oeuf qui vient d'être parasité perd passagèrement son attractivité pour la femelle concernée. Nous ignorons les causes de ce comportement d'évitement qui empêche l'autosuperparasitisme*: mémorisation ou discrimination olfactive ? Après la ponte, la femelle change d'endroit et reprend son exploration dans le voisinage. Ses chances de retomber sur l'hôte précédemment attaqué sont faibles et limitent d'autant les possibilités d'autosuperparasitisme*.

L'attaque successive d'un même hôte par différentes femelles de même espèce (hétérosuperparasitisme*) ou d'espèce différente (multiparasitisme*) est plus fréquente et peut intervenir à quelques minutes d'intervalle. Régulièrement observé, ce comportement nous incite à parler d'un manque de discrimination chez ces espèces.

5.4.2. Superparasitisme*

Aucun cas de superparasitisme* n'a été observé à la dissection des L3-hôtes chez *Macrogienes penetrans* où l'élimination des surnuméraires intervient très tôt.

Chez les autres espèces, le superparasitisme* est fréquent et concerne 24% (*Platygaster* sp.), 13% (*Euxestonotus error*), 14% (*Isostasius punctiger*) et 33% (*Piestopleura* spp.) des hôtes parasités.

Une analyse de la distribution des fréquences montre que les parasites ne sont pas répartis au hasard (distribution de **Poisson**) comme on pourrait s'y attendre avec un comportement de recherche au hasard et de ponte non-discriminatoire (Tableau 21). Il y a un déficit général de cas de parasitisme simple et un excès de cas de superparasitisme*, en particulier un excès de cas avec trois parasites ou plus par hôte. Le phénomène s'explique par des inégalités d'accessibilité: certains hôtes sont protégés et échappent au parasitisme, d'autres sont si exposés qu'ils reçoivent plusieurs visites. La ponte simultanée de plusieurs oeufs par piqûre n'est pas totalement exclue, même si nous ne l'avons jamais observée en laboratoire.

espèce	fréquence	nombre de parasites/hôte					khi-carré et probabilité
		0	1	2	3 et plus	4 et plus	
<i>Platygaster</i> sp.	observée	4770	388	63	39	19	4403 p<0,001
	calculée	4608	627	42	1,9	0,1	
<i>E. error</i>	observée	4845	378	50	8		99,4 p<0,001
	calculée	4799	459	22	1		
<i>I. punctiger</i>	observée	6174	716	65	25	26	828 p<0,001
	calculée	6033	902	67	3	1	
<i>Piestopleura</i> spp.	observée	6884	79	13	26		739 p<0,001
	calculée	6790	208	3	1		

Tableau 21. Distribution des fréquences des cas de superparasitisme* chez quatre espèces de parasitoïdes.

On trouve parfois jusqu'à 6-9 parasites/hôte dont le nombre baisse régulièrement à mesure que la saison avance et que les surnuméraires sont éliminés (Fig. 86). Chez *E. error*, il y a en moyenne 1,2 parasites par hôte dès le mois de juillet et ce chiffre baisse progressivement à partir de septembre.

Chez *Platygaster* sp., le nombre moyen de parasites augmente en cours de saison pour atteindre 1,9/hôte en décembre. Cette augmentation est attribuée à la polyembryonie facultative. Leur nombre chute brutalement au printemps lors de l'éclosion des L1. Chez *I. punctiger*, le superparasitisme* est assez important avec 1,6 individus/hôte en juin. Ce nombre chute brutalement en juillet lors de l'éclosion des L1, les surnuméraires étant totalement éliminés dès le mois de décembre.

Un très fort taux de superparasitisme* (en réalité un mélange de superparasitisme* vrai et de multiparasitisme*) s'observe chez *Piestopleura* spp. avec jusqu'à 2,3 individus/hôte. Ce nombre reste assez élevé tout au long de l'hiver, ce qui confirme les vues de WEIGAND (1974) sur l'élimination tardive des surnuméraires.

5.4.3. Multiparasitisme*

Le taux de multiparasitisme* sur le terrain est assez faible et proportionnel au taux global de parasitisme (Fig. 90). Ce taux baisse graduellement en cours de saison par élimination concurrentielle. Le multiparasitisme* est complètement résorbé dès le mois d'août chez *Contarinla tritici* et dès le mois de mai chez *Sitodiplosis mosellana* (Fig. 91).

La compétition interspécifique affecte au maximum 16% et 15% des individus chez *Euxestonotus error* et *Platygaster* sp., seulement 7% chez *Macroglenes penetrans* et *Plestopleura* spp. et 1% chez *Isostasius punctiger*.

combinaison d'espèce	fréquence observée	fréquence calculée
<i>M. penetrans</i> seule	773	687
<i>E. error</i> seule	365	330
<i>Platygaster</i> sp. seule	437	397
<i>E. error</i> x <i>M. penetrans</i>	23	61
<i>Platygaster</i> sp. x <i>M. penetrans</i>	30	74
<i>E. error</i> x <i>Platygaster</i> sp.	43	35
les 3 espèces ensemble	3	7
aucune	3605	3688

khi-carré 74,1
p<0,001

Tableau 22. Distribution des fréquences des cas de multiparasitisme* chez *Sitodiplosis mosellana*.

L'analyse de la situation montre que les différentes espèces de parasitoïdes ne sont pas distribuées au hasard dans les L3 multiparasitées (Tableau 22). Le multiparasitisme* observé est inférieur à la prédiction, particulièrement en ce qui concerne *M. penetrans*. Les explications envisagées sont:

1. une différence d'accessibilité des hôtes,
2. une discrimination partielle à la ponte,
3. une élimination des surnuméraires antérieurement à la dissection.

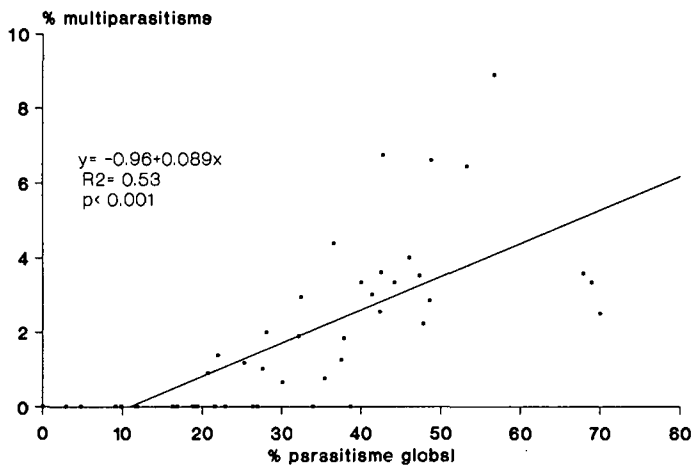


Fig. 90. Relation entre le multiparasitisme* et le parasitisme total chez *Sitodiplosis mosellana*. Régression linéaire de Y en X.

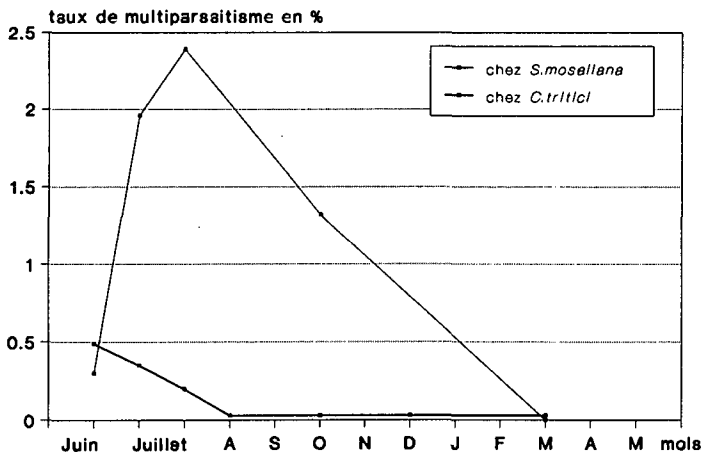


Fig. 91. Evolution saisonnière du taux de multiparasitisme* chez les cécidomyies des céréales .

Une analyse par couples d'espèces révèle pourtant une distribution au hasard dans deux cas:

a) entre *Euxestonotus error* et *Platygaster* sp. (Tableau 23).

b) entre *Piostopleura* spp. et *Isostasius punctiger* chez *C. tritlci* (Tableau 24).

combinaison d'espèce	fréquence observée	fréquence calculée
<i>Platygaster</i> sp. seule	467	471
<i>Euxestonotus error</i> seule	388	391
les 2 espèces ensemble	46	42
aucune	4378	4375

khi-carré 0,41
n.s.

Tableau 23. Distribution des fréquences des cas de multiparasitisme* entre *Platygaster* sp. et *Euxestonotus error*.

combinaison d'espèce	fréquence observée	fréquence calculée
<i>Piostopleura</i> spp. seule	113	107
<i>Isostasius punctiger</i> seule	865	854
les 2 espèces ensemble	9	15
aucune	6019	6030

khi-carré 2,89
n.s.

Tableau 24. Distribution des fréquences des cas de multiparasitisme* entre *Piostopleura* spp. et *I. punctiger*.

Ces espèces-là sont indifférentes l'une à l'autre et ne s'évitent d'aucune façon, ce qui n'est pas le cas entre *Macroglenes penetrans* et les autres espèces.

5.4.4. Elimination des surnuméraires

Certains hôtes qui sont trop fortement super- ou multiparasités meurent précocement. Ceux qui survivent ne pouvant pas nourrir plus d'un parasitoïde, l'élimination des surnuméraires est obligatoire.

SWEETMAN (1936) envisage 3 modes d'élimination:

- 1) passive par concurrence pour l'espace et la nourriture,
- 2) active par inhibition physiologique,
- 3) active par prédation.

Les parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* utilisent la 3^e méthode lorsqu'ils sont au stade L1 qui est mobile et mandibulé. C'est peut-être même la seule fonction de la L1 cyclopoïde des *Platygastrides*. Nous avons pu observer chez plusieurs espèces comment les L1 cyclopoïdes éliminent leurs compétiteurs en les perçant de leurs mandibules (Fig. 92).

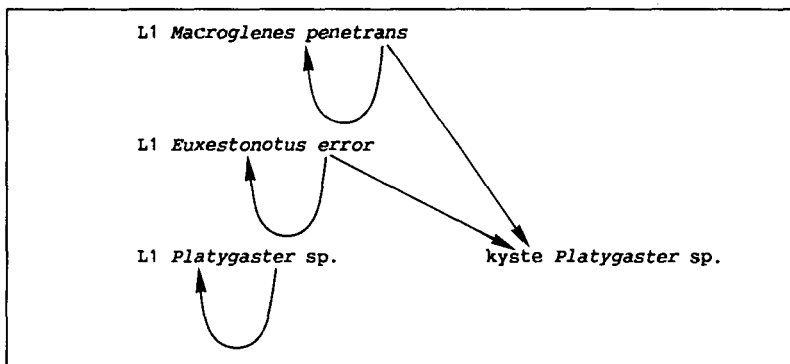


Fig.89 Elimination des surnuméraires par prédation chez les parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana*. La flèche indique l'action prédatrice.

Chez *Euxestonotus error*, par exemple, les L1 néonates sont cannibales et s'attaquent aux kystes de *Platygaster* sp. Cette lutte féroce commence dès l'éclosion des premières L1 et se poursuit jusqu'à l'apparition des L2 au printemps. Les hôtes super- et multiparasités ne contiennent alors qu'une seule larve survivante et les débris identifiables des individus éliminés (céphalothorax, mandibules, crochets abdominaux).

L'issue de ces luttes dépend plus du degré de développement que de la combativité du vainqueur, les espèces ou individus précoces étant nettement avantagés comme l'ont aussi souligné JOURDHEUIL (1960), CHOW & MACKAUER (1984) et MACKAUER (1990). Un classement compétitif tenant compte de la vitesse de développement s'établit comme suit:

- chez *S. mosellana*
1. *Macroglenes penetrans* (éclosion en juin)
 2. *Euxestonotus error* (éclosion en juillet)
 3. *Platygaster* sp. et *I. mosellanae* (écl. en avril-mai)
- chez *C. tritici*
1. *Plestopleura* spp. (éclosion en juin-juillet)
 2. *Isostasius punctiger* (éclosion en juillet)
 3. *Leptacis tïpulae* (éclosion en avril-mai)

5.4.5. Niches écologiques

Les parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana* s'attaquent au même stade de leur hôte: l'oeuf. Les diverses espèces occupent donc théoriquement la même niche écologique et se livrent à une compétition évidente en cas de multiparasitisme*. Un examen attentif de leurs cycles biologiques montre pourtant qu'elles sont phénologiquement partiellement séparées: *Macroglenes penetrans* qui émerge en premier est parfaitement synchronisée avec l'hôte; elle est suivie par *Euxestonotus error* et *Platygaster* sp. qui émergent avec 2-8 jours de retard et par *Inostemma mosellanae* qui émerge tardivement et n'est pas très bien synchronisée.

Les courbes de vol des différentes espèces se chevauchent largement, mais les décalages phénologiques sont parfois supérieurs à la durée de vie des oeufs de *S. mosellana*. Chaque espèce exploite donc une fraction différente de la population-hôte.

Les oeufs de *S. mosellana*, qui sont insérés plus ou moins profondément à l'intérieur des épillets, n'ont pas des chances égales d'être parasités par les quatre espèces de parasitoïdes. Celles-ci se distinguent par leur mode de recherche de l'hôte et la longueur de leur oviscapte. *M. penetrans* et *I. mosellanae* sont pourvues d'un très long oviscapte leur permettant d'exploiter les oeufs profondément insérés dans les épillets et qui sont hors de portée pour *E. error* et *Platygaster* sp. Ces deux espèces-là s'attaquent donc prioritairement aux oeufs peu profonds ou déposés en surface et sur le rachis. Ces derniers ne sont presque jamais attaqués par *M. penetrans* dont le comportement se limite à sonder entre glume et glumelle avec l'oviscapte (chapitre 5.3.1.3.2).

Dans le cas de *Contarinia tritici*, la séparation éthologique est très prononcée: *Isostasius punctiger* s'attaque aux pontes depuis l'extérieur des épillets fermés, *Plestopleura* spp. n'a accès qu'aux épillets entrouverts ainsi que *Leptaclis tipulae* qui s'attaque aux L2-L3. Les deux dernières espèces se différencient aussi probablement par le spectre d'hôtes attaqués.

Ces différences phénologiques et éthologiques permettent à toutes les espèces de cohabiter en occupant des niches écologiques légèrement distinctes. La séparation n'est toutefois pas suffisante pour éviter le multiparasitisme* et ses conséquences.

La compétitivité de chaque espèce a été évaluée par l'attribution "subjective" de points (++) dans les catégories retenues: synchronisme, longévité, fécondité, spécificité...(Tableau 25).

catégorie	espèce	paraasitoïdes de <i>S. mosellana</i>				parasitoïdes de <i>C. tritici</i>		
		PP	PL	EE	IN	IP	PI	LT
compétitivité larvaire		++		+		+	++	
synchronisme avec l'hôte		++		+		+		++
longévité		+	+		+		+	++
fécondité			++	+	++			
comportement exploratoire		+	+	+		++	+	
spécificité parasitaire		++	++	++	++	++	+	
score total		8	6	6	5	6	5	4

PP= *Macroglenes penetrans*
 PL= *Platygaster* sp.
 EE= *Euxestonotus error*
 IN= *Inostemma mosellanae*

IP= *Isostasius punctiger*
 PI= *Piestopleura* spp.
 LT= *Leptacis tipulae*

Tableau 25. Evaluation de la compétitivité des divers parasitoïdes par l'attribution de points (++) dans les catégories retenues.

Macroglenes penetrans et *Isostasius punctiger* sont respectivement les espèces les plus compétitives, suivies par *Euxestonotus error*, *Platygaster* sp. et *Piestopleura* spp. alors que *Inostemma mosellanae* et *Leptacis tipulae* sont peu compétitives. La hiérarchie esquissée correspond presque à l'abondance relative observée sur le terrain (chapitre 5.2.2.).

5.5. Discussion

Le complexe parasitaire de *S. mosellana* et *C. tritici* n'est composé que de 8 espèces sur les 27 répertoriées. Le fait que sa composition ne varie pas avec la latitude ou le mode de culture n'a rien d'exceptionnel (ASKEW & SHAW, 1986).

En comparaison, les complexes parasitaires de *Contarinia dactylidis* (Loew, 1851), *C. piriwora* (Riley, 1886), *C. medicaginis* Kieffer, 1895, *C. pisi*, *Dasineura alopecuri* (Reuter, 1895), *Mayetiola phalaris* Barnes, 1927 et *M. avenae* (Marchal, 1895) ne comptent pas beaucoup plus d'espèces (BARNES, 1946; MARCHAL, 1907; STREBLER, 1977; KUTTER & WINTERHALTER, 1933; BARNES, 1933; BLUNCK, 1931; ABBASS 1984 et MARCHAL, 1897).

On y retrouve des homologues appartenant aux Platygastrides, Pteromalides et Eulophides. Le complexe de *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* s'en distingue par l'absence d'Eulophides et d'un Pteromalide s'attaquant à *Contarinia tritici*.

L'appauvrissement constaté ne s'explique ni par des facteurs géographiques, ni par les méthodes agressives d'une agriculture intensive, mais vraisemblablement par des erreurs d'identification (de l'hôte ou du parasitoïde) et d'inévitables synonymies. Une raréfaction par extinction d'espèces ou repli dans des biotopes reliques n'est guère probable. En accord avec BARNES (1956), nous proposons donc d'abandonner quelque 20 dénominations à la sagacité des historiens, à l'exception des parasites nymphaux du genre *Tetrastichus* Walker, 1842 (*Hym. Eulophidae*) mentionnés par BORODIN (1915) et qui pourraient nous avoir échappé.

Les parasitoïdes spécifiques de *S. mosellana* n'ont vraisemblablement pas d'autres hôtes dans la mesure où ils n'attaquent pas *Sitodiplosis phalaridis* qui est pourtant une espèce écologiquement et taxonomiquement très proche. La spécificité existant chez les parasitoïdes d'autres cécidomyies nous incite à mettre la polyphagie de *Piestopleura* spp. et de *Leptacis tipulae* en doute.

Les parasitoïdes de *S. mosellana* et *C. tritici* sont en outre plus féconds que leurs hôtes, bien synchronisés avec eux, largement distribués en Europe et compatibles avec une production agricole intensive. Leurs facultés d'adaptation à un nouvel environnement ne sont pas négligeables.

Chez d'autres cécidomyies étudiées par MYERS (1927) et TSCHARNTKE (1986), les diverses espèces du complexe parasitaire (une guild) sont largement complémentaires et coexistent grâce à une exploitation spatialement et temporellement différenciée des mêmes ressources.

TSCHARNTKE (1986) a aussi observé que la 1^{ère} génération de *Giraudiella inclusa* Frauenfeld, 1862 est plus fortement parasitée que les générations suivantes et que le nombre de parasitoïdes est dépendant de la densité de l'hôte (= densité-dépendant).

Tous ces faits se retrouvent chez *S. mosellana* et *C. tritici* où la 2^e génération partielle n'échappe pas entièrement aux parasitoïdes comme l'a prétendu BARNES (1956).

6. DYNAMIQUE DES POPULATIONS

6.1. Introduction

Les cécidomyies des céréales *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* sont connues de longue date pour l'importance des fluctuations rythmiques de leurs populations, avec des pullulations dans les années 30, 50 et 70 (chapitre 4.1.). La meilleure illustration du phénomène a été fournie par BARNES (1956) qui a suivi les populations de Rothamsted entre 1927 et 1955 (Fig. 93; Fig. 94). L'explication et la prévision de ces pullulations n'est pas facile, et il a fallu attendre l'important travail de dynamique des populations de BASEDOW & SCHÜTTE (1982) pour y voir plus clair.

Ces auteurs ont travaillé sur les populations larvaires, les populations imaginaires étant trop difficiles à mesurer. BASEDOW & SCHÜTTE (1982) ont tenu compte des variations saisonnières et mesuré la population totale en avril, juillet et août. Cette méthode laborieuse combine l'échantillonnage du sol et le piégeage cumulatif des L3 matures. Nous avons opté pour la méthode de BARNES (1952b) consistant à ne mesurer que le taux maximal d'infestation dans les épis. Il s'agit d'une mesure ponctuelle non-cumulative difficilement comparable aux autres méthodes.

Les cécidomyies des céréales ont un taux d'accroissement annuel théorique de 24, mais dans la nature il ne dépasse pas 5 pour *C. tritici* et 6 pour *S. mosellana* (BASEDOW, 1980). C'est encore largement suffisant pour provoquer des explosions spectaculaires dont la résorption implique des facteurs de régulation.

Les facteurs de mortalité recensés sont de plusieurs types:

a) Climat défavorable. Un temps exécrable en période d'émergence inhibe et décale celle-ci, provoquant une incoïncidence* fatale qui peut toucher 6-90% de *S. mosellana* et 10-80% de *C. tritici* (BASEDOW & GILLICH, 1982). La sécheresse est néfaste aux oeufs.

b) Superdiapause*. Un printemps sec peut inciter jusqu'à 96% des L3 à prolonger leur diapause. Il s'agit là d'une mortalité apparente ayant un effet de nivellement sur l'amplitude des fluctuations (BASEDOW & GILLICH, 1982).

c) Compétition. Pour BASEDOW & SCHÜTTE (1982), la concurrence intra- et interspécifique joue un rôle minime (voir également le chapitre 4.5.).

d) Prédateurs. Jusqu'à 84% des imagos peuvent être détruits par les araignées et des diptères Empidides. Les oeufs sont la proie de thrips et d'acaréens, les larves dans les épis celle de prédateurs polyphages: oiseaux, coccinelles, larves de Syrphides et de cécidomyies *Lestodiplosis* Kieffer, 1895 (BARNES, 1956; SPEYER & WAEDE, 1956; CARL & AFFOLTER, 1984). Lors de leur migration au sol, les L3 sont attaquées par les prédateurs de l'épigeon: carabes et staphyllins peuvent dévorer 11-47% des L3 de *C. tritici* et 0-19% de celles de *S. moseiana* (BASEDOW & SCHÜTTE, 1982). Les carabes agissent également au moment de la nymphose (FLOATE, 1987).

e) Pathogènes et parasites. Les imagos sont attaqués par le champignon pathogène *Entomophthora brevinucleata* KELLER & WILDING, 1985, les L3 au sol par une virose symptomatique (DOEKSEN, 1938; SPEYER & WAEDE, 1956) et les nymphes par des nématodes Mermithides (FABER, 1970). On ne connaît pas l'impact de ces trois facteurs.

f) Parasitoïdes. (chapitre 5.)

g) Activités humaines. On sait que certaines pratiques agricoles (rotation des cultures, sélection des variétés, travail du sol) ont un effet morbide non négligeable sur les cécidomyies des céréales.

h) Hivernage. La mortalité hivernale des L3 en diapause atteint au minimum 28% et souvent plus. On ne sait pas exactement à quoi l'attribuer: gel, travail du sol, virose...(BASEDOW & SCHÜTTE, 1982).

Pour BARNES (1956), les pullulations sont provoquées par la conjonction de facteurs macroclimatiques favorables: hiver doux, printemps humide, temps chaud et humide en juin, saison précoce favorisant la 2^e génération de *Contarinia tritici*. Dans une analyse selon Varley & Gradwell, BASEDOW & SCHÜTTE (1982) montrent que la prédation joue un rôle très limité et que plusieurs autres facteurs agissent à tour de rôle comme facteur-clé. Les fluctuations de populations qu'ils ont observées dépendent d'au moins 2 facteurs agissant simultanément, ce qui amène ces auteurs à revoir la notion de facteur-clé. Pour BASEDOW & GILLICH (1982), il existe trois facteurs régulateurs des populations de cécidomyies:

- 1^{er} les hyménoptères parasites (facteur biotique),
- 2^e la superdiapause* (facteur climatique),
- 3^e l'incoïncidence* (facteur climatique).

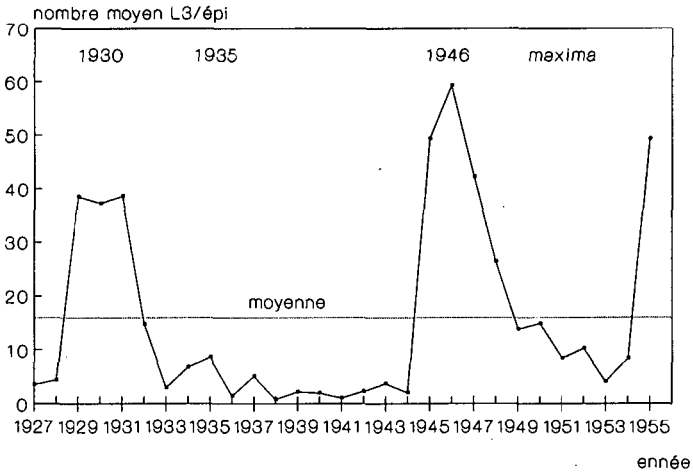


Fig. 93. Dynamique de la population de *Contarinia tritici* observée à Rothamsted de 1927 à 1955 par BARNES (1956).

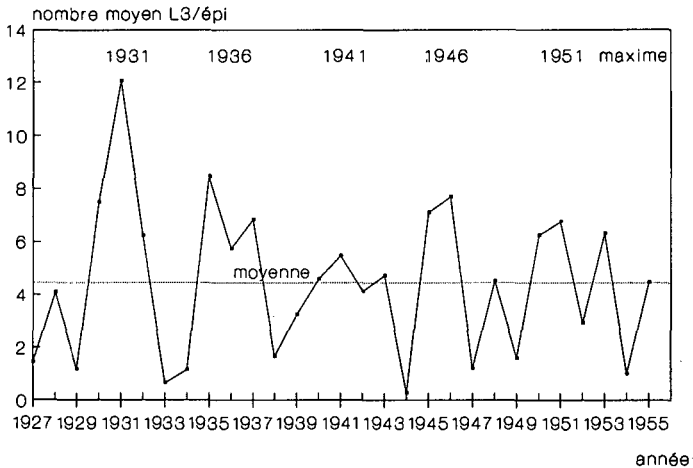


Fig. 94. Dynamique de la population de *Sitodiplosis mosellana* observée à Rothamsted de 1927 à 1955 par BARNES (1956).

6.2. Populations de *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici*

Entre 1985 et 1989, trois populations suisses de *Sitodiplosis mosellana* ont présenté une nette gradation, avec culmination en 1986 à Büren, 1987 à Neunkirch et Delémont (Fig. 95; Fig. 96). Ces gradations ont dépassé le seuil d'alarme sans atteindre le seuil de tolérance. La population d'Engollon est restée en phase de latence.

Durant la même période, deux populations de *Contarinia tritici* ont présenté une gradation, avec culmination vers 1987 à Büren et 1988 à Neunkirch (Fig. 97). Ces populations se sont maintenues à un niveau élevé pendant trois ans avant de commencer à décroître. La population de Delémont est restée faible avec un maximum en 1988, celle d'Engollon a dépassé le seuil de tolérance en 1989 (Fig. 98).

Les populations des deux espèces fluctuent de façon asynchrone entre elles et selon les localités: des populations élevées de *C. tritici* à Engollon, Büren (1988) et Neunkirch (1988-89) sont associées à de faibles populations de *S. mosellana*, et *vice versa*.

Les fluctuations observées ne s'expliquent pas par des facteurs mésoclimatiques: le froid du mois de mai 1987 n'a pas provoqué de régression et il n'y a pas de corrélation entre la densité et l'importance des précipitations printanières. Il n'y a pas non plus de lien évident entre climat et densité à l'émergence (Fig. 103).

Chez *S. mosellana*, le taux d'accroissement annuel a atteint un maximum de 5 à Büren et Delémont. Chez *C. tritici*, ce taux n'a pas dépassé 1,8-2,7 sauf à Neunkirch où il a bizarrement atteint 19 en 1986.

6.3. Populations de parasitoïdes

Les populations de parasitoïdes, qui sont représentées par la fraction parasitée des populations d'hôtes, fluctuent parallèlement à celles-ci.

Chez *S. mosellana*, la culmination coïncide à Büren et Neunkirch, elle est décalée d'une année à Delémont (Fig. 95; Fig. 96). La population d'Engollon est très faible. Chez *C. tritici*, la culmination tombe en 1987 à Neunkirch, en 1988 à Büren, en 1989 à Delémont et Engollon (Fig. 97; Fig. 98). Il semble y avoir décalage d'une année à Büren et Delémont, coïncidence dans les autres localités.

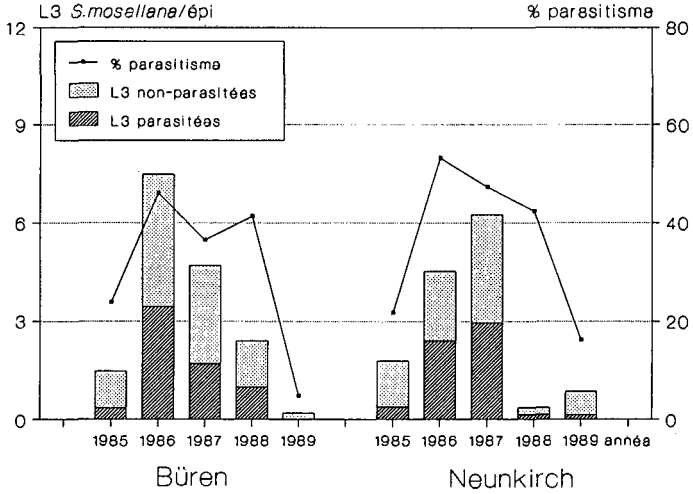


Fig. 95. Evolution des populations d'hôtes et de parasitoïdes chez *Sitodiplosis mosellana* à Büren et Neunkirch, 1985-1989.

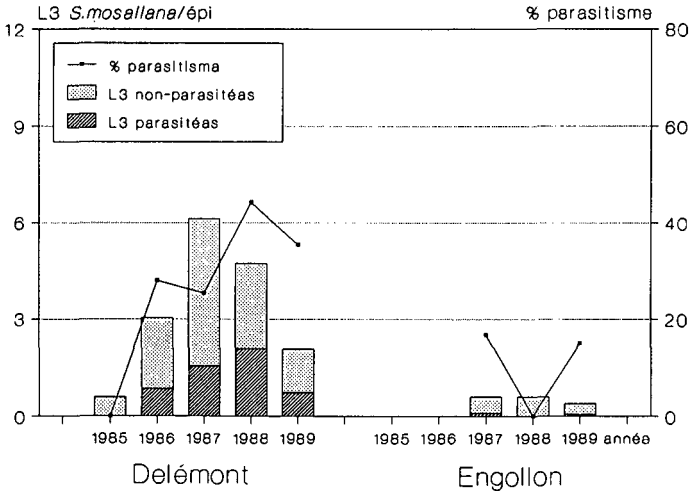


Fig. 96. Evolution des populations d'hôtes et de parasitoïdes chez *Sitodiplosis mosellana* à Delémont et Engollon, 1985-89.

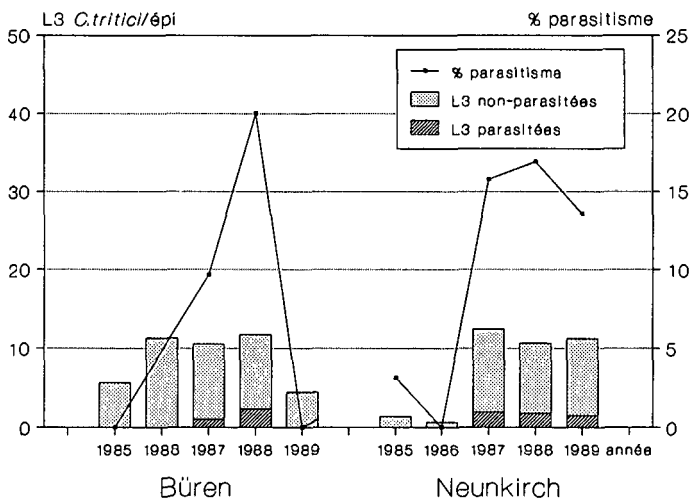


Fig. 97. Evolution des populations d'hôtes et de parasitoïdes chez *Contarinia tritici* à Büren et Neunkirch, 1985-1989.

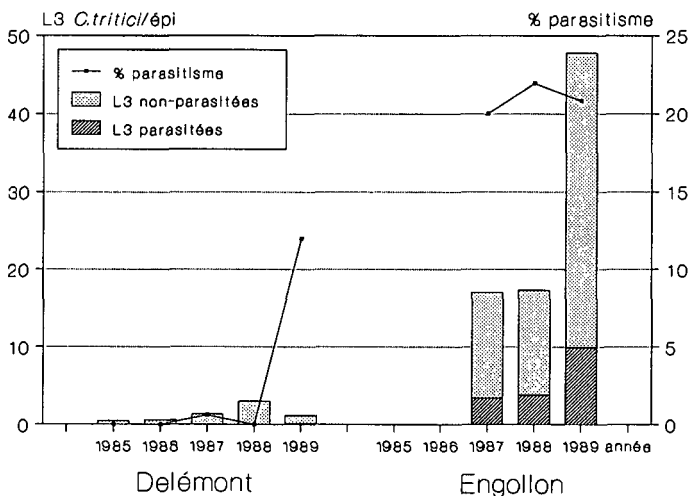


Fig. 98. Evolution des populations d'hôtes et de parasitoïdes chez *Contarinia tritici* à Delémont et Engollon, 1985-1989.

Les populations de parasitoïdes adultes mesurées à l'émergence sont élevées et représentent 47-65% de parasitisme chez *Sitodiplosis mosellana* et 24-43% chez *Contarinia tritici* (Fig. 103). Ces taux sont supérieurs aux taux mesurés à la dissection et dénoncent une différence de mortalité durant la nymphose et l'émergence. Ce phénomène a aussi été constaté en laboratoire: les imagos de cécidomyies sont fragiles et ont beaucoup plus de peine à émerger que les robustes microhyménoptères.

Un taux maximal d'accroissement annuel de 10 a été observé chez les parasitoïdes de *S. mosellana*, soit près du double par rapport à l'hôte. Ce taux n'a pas dépassé 2,6 chez les parasitoïdes de *C. tritici*, un chiffre qui est presque équivalent à celui de l'hôte. Il se confirme aussi que le taux de parasitisme est globalement beaucoup plus élevé chez *S. mosellana* que chez *C. tritici*.

6.4. Les parasitoïdes comme facteur de mortalité densité-dépendant

BARNES (1956) fut le premier à suggérer que les parasitoïdes des cécidomyies des céréales agissent comme "delayed-density-dependent mortality factor" et qu'ils peuvent effectivement réduire les populations de leurs hôtes à partir d'un taux minimal de parasitisme: 50% chez *C. tritici* et 80% chez *S. mosellana*. SPEYER & WAEDE (1956), ACTA (1981) et BASEDOW & GILLICH (1982) ont également souligné l'action régulatrice de ces parasitoïdes, ainsi que BASEDOW & SCHÜTTE (1982) qui se sont étonnés de l'absence de densité-dépendance.

L'examen des Figs. 95-98 montre que le taux de parasitisme global fluctue de manière densité-dépendante lors des gradations. Selon VARLEY & GRADWELL (1960), l'analyse est plus facile avec un indice k calculé à partir du taux de parasitisme. Ce k représente la mortalité globale due à l'action cumulée des diverses espèces de parasitoïdes ovo-larvaires*. Nous n'avons pas séparé les localités ou les espèces pour ce type d'analyse.

Pour VARLEY & *al.* (1973), un facteur de mortalité est directement densité-dépendant s'il existe une corrélation linéaire positive entre k et la densité de l'hôte. C'est ce qu'on observe chez *S. mosellana* et *C. tritici* (Fig. 99; Fig. 100). Pour des raisons statistiques, ce critère n'est pourtant pas suffisant lorsque la mortalité est due au parasitisme. Dans ce cas, la preuve de la densité-dépendance est apportée par le test de double régression de VARLEY & GRADWELL (1968) si:

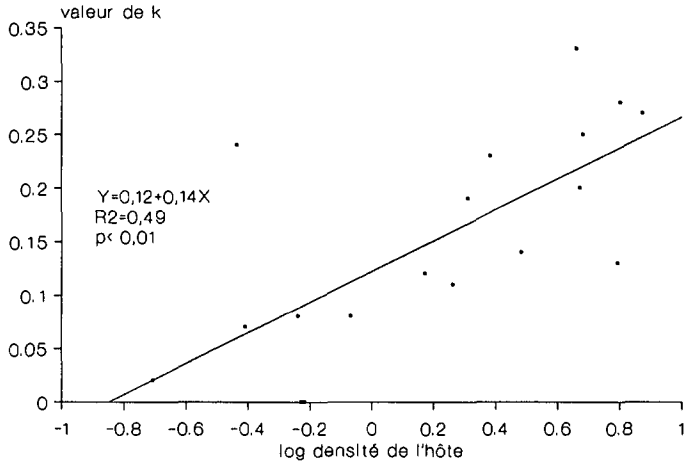


Fig. 99. Corrélation linéaire entre k (mortalité par parasitisme) et la densité de l'hôte chez *Sitodiplosis mosellana*.

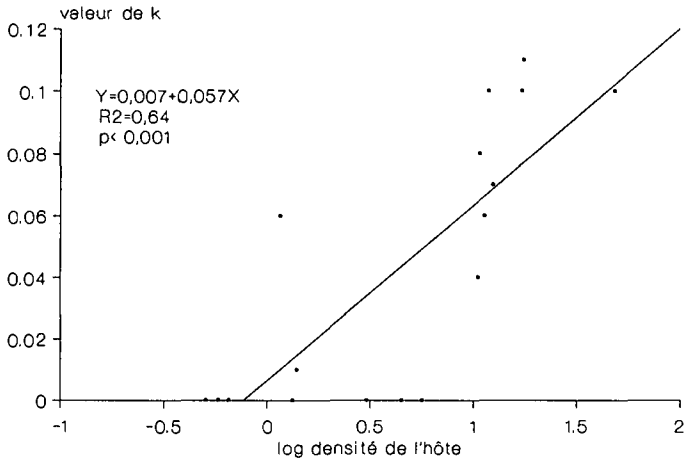


Fig. 100. Corrélation linéaire entre k (mortalité par parasitisme) et la densité de l'hôte chez *Contarinia tritici*.

1. la double régression de Y sur X et de X sur Y produit des droites dont les pentes b diffèrent significativement de 1,
2. les deux droites de régression sont situées du même côté de la droite unitaire.

Ces critères sont aussi vérifiés pour *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* (Fig. 101; Fig. 102).

En séparant les différentes localités ou espèces, on obtient des corrélations positives statistiquement peu ou pas significatives.

Les pentes obtenues dans les Figs. 99-100 sont très inférieures à 1. Cela signifie que le facteur de mortalité analysé est sous-compensatoire (VARLEY & *al.*, 1973). En agissant seul, il est capable de freiner et de stabiliser une explosion de population mais pas de la ramener à son point de départ. La densité-dépendance directe observée dans ces mêmes Figs. 99-100 n'est pas idéale: alignement imparfait des points, faibles coefficients de corrélation. Ce résultat montre que la tendance à la densité-dépendance directe est biaisée par d'autres facteurs.

Si l'on relie entre eux les points des "générations" successives, on obtient des boucles à trajectoire ellipsoïdale (Fig. 104). Lorsque les points sont disposés en ellipse ou en spirale, le facteur de mortalité agit de manière densité-dépendante, mais avec un certain retard (DAJOZ, 1974). C'est particulièrement visible avec *S. mosellana* à Delémont où il y a décalage d'une année (Fig. 96).

Une densité-dépendance avec décalage d'une année a aussi été observée chez *Macroglenes penetrans* par DOANE (1988).

6.5. Discussion

Les fluctuations asynchrones observées dans des localités éloignées d'à peine 100 km confirment les vues de BASEDOW & SCHÜTTE (1982) qui rejettent la théorie de BARNES (1956). Ce dernier envisageait des pullulations synchrones à l'échelle européenne sous l'effet de facteurs macroclimatiques favorables. Le recours aux facteurs mésoclimatiques n'est pas plus explicite. Les fluctuations sont aussi localement trop régulières et ne correspondent à aucun cycle climatique connu.

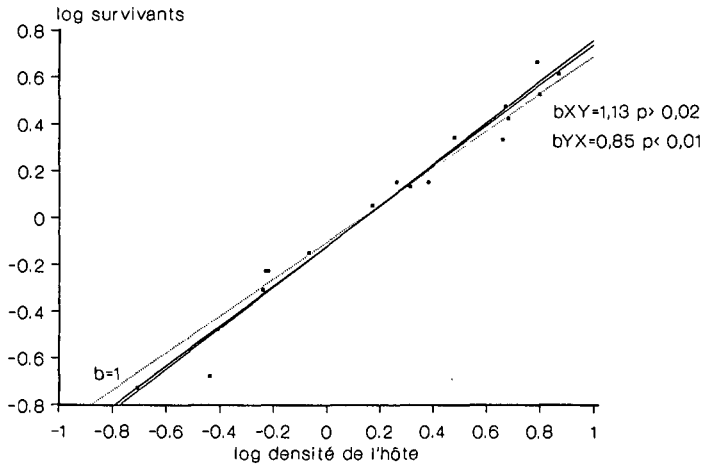


Fig. 101. Test de la double régression de VARLEY & GRADWELL (1968) montrant la densité-dépendance des parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana*.

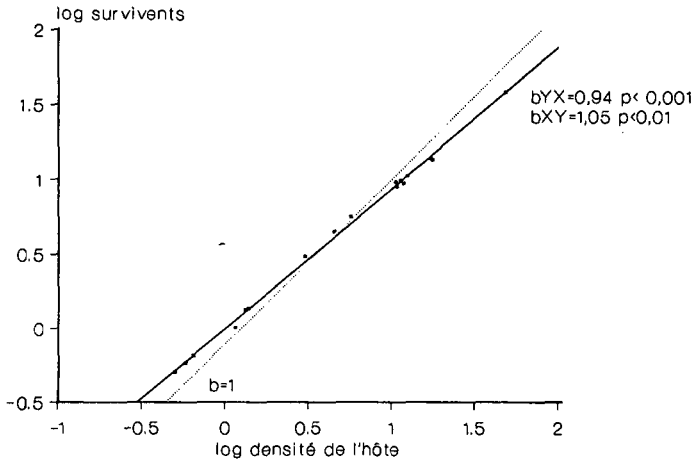


Fig. 102. Test de la double régression de VARLEY & GRADWELL (1968) montrant la densité-dépendance des parasitoïdes de *Contarinia tritici*.

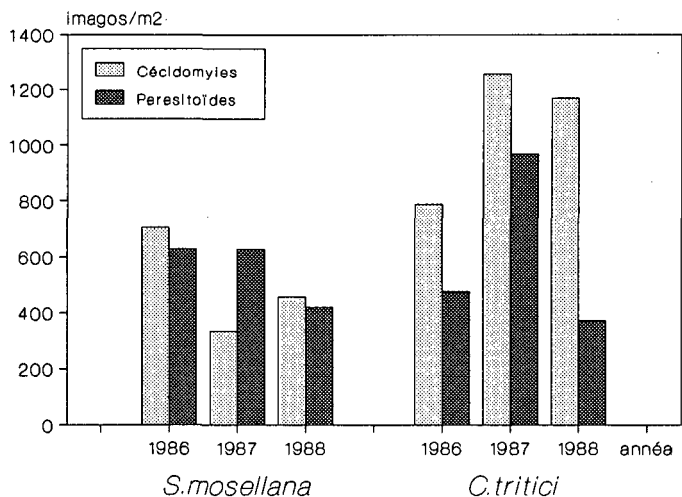


Fig. 103. Densités à l'émergence des populations de cécidomyies et de leurs parasitoïdes.

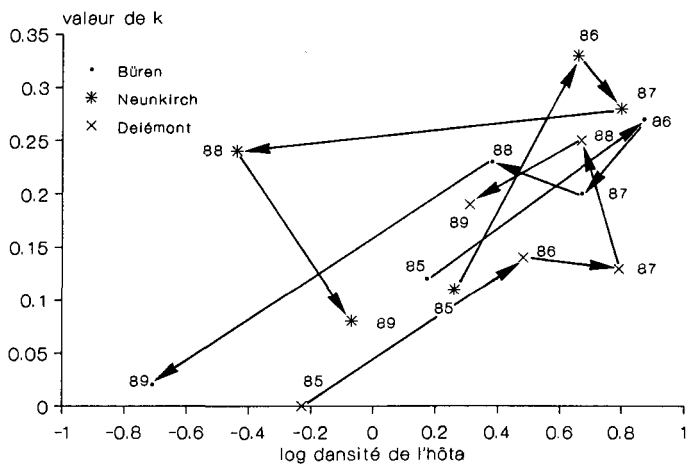


Fig. 104. Boucles ellipsoïdales indiquant une densité-dépendance retardée des parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana*.

Ces populations qui fluctuent indépendamment selon un schéma similaire nous amènent à formuler l'hypothèse suivante: chaque localité abrite un système *S. mosellana*-parasitoïdes (respectivement *C. tritici*-parasitoïdes) évoluant cycliquement de façon autonome.

Pour BERRYMAN (1986), un tel système est fondamentalement instable et divergent par sous-compensation dans un environnement invariable. L'intervention de facteurs stochastiques* permet d'obtenir un système à fonctionnement stable et cyclique. Le modèle cybernétique de Berryman explique les fluctuations rythmiques des populations d'insectes par l'intervention de facteurs de mortalité retard-densité-dépendants dans un environnement stochastiquement variable (facteurs catastrophiques). Ce modèle s'applique particulièrement bien aux systèmes hôtes-parasitoïdes.

Il y a convergence avec les idées de BASEDOW & SCHÜTTE (1982) sur l'intervention simultanée d'au moins 2 facteurs dont la combinaison varie selon la situation. Le rôle qu'ils attribuent aux facteurs climatiques est tenu par les facteurs stochastiques* chez BERRYMAN (1986).

La densité-dépendance que nous avons observée sur le terrain chez les parasitoïdes de *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* est en partie directe et en partie retardée. Elle résulte d'une réponse globale des parasitoïdes qui est généralement une complexe combinaison de réponse numérique et de réponse fonctionnelle. Cette dernière est capitale et son action régulatrice s'opère à travers la réponse numérique dans les cas d'apparente densité-dépendance inverse (HUFFAKER & al., 1968). Les éléments identifiés correspondant à ces types de réponses sont:

- a) une mortalité différentielle et un taux d'accroissement supérieur chez les parasitoïdes observés sur le terrain (réponse numérique, composante retardée);
- b) la réponse fonctionnelle observée en laboratoire chez les parasitoïdes de *S. mosellana* (composante directe).

Nous proposons donc ce type de modèle cyclique de Berryman pour expliquer les fluctuations observées en Suisse.

Chez *S. mosellana*, les populations fluctuent entre 0,2 L3/épi et 8 L3/épi, avec un taux de parasitisme global variant entre 5% et 50%. La période est de 5 ans et le niveau d'équilibre s'établit à 2,7 L3/épi.

Chez *Contarinia tritici*, les populations fluctuent entre 0,75 L3/épi et 50 L3/épi avec un taux de parasitisme variant entre 0% et 21% . La période est d'au moins 5 ans et le niveau d'équilibre s'établit à 9,3 L3/épi.

Ces chiffres inhérents à l'agroécosystème suisse correspondent également assez bien aux fluctuations observées en Angleterre par BARNES (1956).

Dans un tel système, les parasitoïdes retard-densité-dépendants déterminent la périodicité alors que les facteurs stochastiques* occultent ou amplifient les maxima. Le niveau d'équilibre des populations est déterminé par des facteurs environnementaux (climat, soi, méthodes agricoles...) dont les perturbations sont susceptibles de provoquer des changements de nuisibilité chez les ravageurs.

Les limites du modèle proposé sont nombreuses:

- il n'est basé que sur 5 ans d'observations qui couvrent à peine un cycle;
- l'existence de générations chevauchantes est un gros handicap pour tous les types de modèles;
- l'influence réelle des facteurs climatiques reste difficile à apprécier;
- il n'a qu'une valeur locale puisqu'il n'y a pas concordance de temps, d'espace et d'espèce. Une généralisation permettant de prédire les vols à grande échelle n'est pas possible.

A part chez *Sitodiplosis moseliana* et *C. tritici*, des régressions spectaculaires de populations de ravageurs dues uniquement à l'action régulatrice de parasitoïdes spécifiques ont aussi été observées chez d'autres cécidomyies par MARCHAL (1907), KUTTER (1934b, 1937), SPITTLER (1970), POSTNER (1973b), CARL (1980) et DAJOZ(1980).

On a affaire à de véritables systèmes cécidomyies-parasitoïdes débouchant sur des fluctuations stabilisées correspondant à la notion d'équilibre naturel. Les auteurs anglosaxons parlent d'un "natural control" chez ces ravageurs.

7. CONCLUSIONS

Les objectifs assignés à ce travail ont été largement atteints et les hypothèses formulées sont corroborées par les résultats présentés.

Une étude détaillée de la biologie des diverses espèces a permis d'éliminer certaines contradictions ou erreurs alors que de nombreux autres résultats antérieurs ont été confirmés.

La découverte de deux espèces nouvelles et d'un *Platygaster* sp. a montré combien l'entomologiste appliqué dépend d'une taxonomie moderne où les spécialistes manquent hélas cruellement.

Malgré une certaine similitude, les deux espèces *Sitodiplosis mosellana* et *Contarinia tritici* sont écologiquement bien distinctes. De plus, l'existence de populations phénologiquement et démographiquement séparées a été mise en évidence chez les deux espèces. Ces ravageurs ubiquistes et oligophages possèdent une souplesse adaptative et un taux d'accroissement élevés. Leur capacité à répondre aux changements climatiques ou aux modifications de l'agroécosystème par des pullulations importantes en fait des ravageurs potentiellement redoutables et encore imprévisibles. La mise au point de modèles localement adaptés ne peut qu'être souhaitée si l'on veut efficacement les combattre.

Le complexe parasitaire étudié s'est révélé étonnement spécifique, stable et peu diversifié. Les parasitoïdes de *S. mosellana* et *C. tritici* ont montré leur efficacité comme facteur régulateur retard-densité-dépendant, ceux de *S. mosellana* étant nettement plus performants que ceux de *C. tritici*.

Les populations de cécidomyies des céréales fluctuent rythmiquement avant tout sous l'influence d'un facteur-clé: le parasitisme. Celui-ci résulte de l'action synergique des diverses espèces qui se complètent plus qu'elles ne se concurrencent.

Le système cécidomyies-parasitoïdes qui est décrit évolue cycliquement selon la loi de l'équilibre naturel. On ne connaît pas beaucoup d'exemples d'un tel "natural control" dans les agroécosystèmes intensifs.

Tout doit être fait pour maintenir ou favoriser à long terme des auxiliaires aussi précieux que ces parasitoïdes dont l'action bénéfique et gratuite est considérable. Une telle approche impliquant une manipulation de l'agroenvironnement a été envisagée par STREBLER (1977) chez la cécidomyie de la luzerne *Contarinia medicaginis* Kieffer, 1895.

Le modèle cybernétique qui est proposé pour expliquer les fluctuations observées n'est qu'une ébauche et demande à être affiné et confirmé.

Les stades préimaginaux, le cycle de développement et l'écologie des parasitoïdes ont été décrits en détail, sauf chez *Piestopleura* spp. et *Leptacis tipulae* où des lacunes subsistent. Ces indispensables connaissances biologiques ont permis de classer les parasitoïdes selon leur compétitivité et leur efficacité comme facteurs d'équilibre naturel. Ils possèdent la plupart des caractéristiques de bons agents de lutte biologique définies par HUFFAKER & al. (1977), à savoir:

1. faculté d'adaptation à un nouvel environnement,
2. capacité exploratoire élevée,
3. taux d'accroissement supérieur à celui de l'hôte,
4. spécificité parasitaire,
5. bonne synchronisation avec l'hôte,
6. densité-dépendance vis-à-vis de l'hôte,
7. capacité de discrimination,
8. compétitivité.

L'agent de lutte biologique doit en fait répondre au double critère de la sécurité (point 4.) et de l'efficacité potentielle.

Ceux-ci étant satisfaits, les espèces *Euxestonotus error* et *Platygaster* sp. ont été sélectionnées pour la lutte biologique au Canada où elles seront introduites dès 1990. Leur établissement dans ce pays permet d'y envisager un abaissement du niveau des populations de *Sitodiplosis mosellana* par une action morbide s'additionnant à celle de *Macrogienes penetrans*. En cas de succès, un nouvel équilibre devrait perpétuellement s'établir autour d'un seuil économiquement acceptable.

Les *Platygastridae* sont peu utilisés en lutte biologique, mais les succès partiels signalés par CLAUSEN (1940, 1978), POSTNER (1960), GREATHEAD (1986) et BERRY & WALKER (1989) permettent d'avoir bon espoir pour le projet en cours.

Finalement, ce travail répond aux préoccupations de DELUCCHI (1987) pour qui la lutte intégrée doit pouvoir s'appuyer sur une solide connaissance écologique des agroécosystèmes. Celle-ci passe par la compréhension des interactions entre diverses populations dont la structure et l'abondance varient continuellement, ainsi que par la mesure de paramètres complexes permettant une modélisation des systèmes étudiés.

8. REMERCIEMENTS

C'est pour moi un agréable devoir d'exprimer ici mes sincères remerciements aux personnes et institutions qui ont contribué au succès de ce travail:

Mes maîtres, le Prof. W. Matthey (Université de Neuchâtel) et le Dr. K. Carl (CIBC-Delémont) qui, après m'avoir enseigné l'écologie des insectes théorique et appliquée, m'ont proposé ce travail, m'y ont guidé et encouragé. Qu'ils sachent ma profonde gratitude.

Les entomologistes qui ont récolté et m'ont envoyé des échantillons à analyser: H. Suter & C. Graber (Oberwil); G. Husberg & S. Kurppa (Jokioinen); K. Andersson (Alnarp); I. Henderson & W. Powell (Rothamsted); B. Blossey (Kiel). Un merci particulier à M. Meier (Oberwil) pour ses résultats inédits concernant *Therwil*.

Les taxonomistes K.M. Harris (CIE London, *Cecidomyiidae*), Z. Boucek (CIE London, *Pteromalidae*, *Eulophidae*), L. Huggert, H. Viug et L. Masner (Lund, Wageningen et Ottawa, *Platygastridae*) qui se sont acquittés des délicats travaux de détermination.

Les agriculteurs qui m'ont autorisé à travailler sur leurs terres, en particulier H. et A. Gerber à Büren, ainsi que U. Otti, B. Züger, W. Schaad, N. Fringell, K. Beugger, F. Ruchti et E. Knobel.

Messieurs J. Doane (Saskatoon); S. Keller (Zürich) et J. Waage (CIBC) qui ont suivi mes recherches avec intérêt et m'ont prodigué de précieux conseils.

Mes collaborateurs et collègues au CIBC-Delémont, en particulier N. Mills, H. Müller, A. Gassmann et A. Freese, pour leur aide occasionnelle, de fructueuses discussions critiques et leur contribution à une agréable ambiance de travail.

Le Prof. A. Aeschlimann qui m'a fait l'honneur de participer au jury de thèse en compagnie de messieurs Matthey, Carl et Keller.

Agriculture Canada qui a financièrement soutenu ces recherches dans le cadre du projet CIBC-WHM 660.

9. RESUME

1. La cécidomyie orange du blé *Sitodiplosis mosellana* introduite accidentellement en Amérique du Nord y est plus nuisible qu'en Europe où on la trouve en association avec la cécidomyie jaune *Contarinia tritici*. Leur complexe parasitaire a été étudié dans une perspective de lutte biologique.

2. Le travail de terrain a été réalisé en Suisse de 1985 à 1989 dans trois zones de polyculture céréalière intensive. Les populations larvaires de cécidomyies ont été estimées par un échantillonnage systématique des épis de blé, celles de parasitoïdes par la dissection de leurs hôtes.

3. Une nouvelle méthode d'extraction des larves de cécidomyies a été mise au point. Les cécidomyies *S. mosellana* et *C. tritici* ainsi que leurs principaux parasitoïdes ont été élevés en laboratoire durant une génération.

4. Ces cécidomyies ne s'attaquent qu'au blé et au chiendent *Agropyron repens*. *Phalaris arundinacea* n'est pas attaqué par *S. mosellana* mais par l'espèce apparentée *Sitodiplosis phalaridis*.

5. Malgré une certaine similitude, *S. mosellana* et *C. tritici* présentent d'importantes différences dans leur cycle de développement.

6. *S. mosellana* est une espèce solitaire, tardive, univoltine et dont les L3 estivent pour quitter les épis infestés à une date variable selon la localité et l'année. Il y a diapause obligatoire et une superdiapause* de 2-3 ans qui affecte jusqu'à 40% de la population.

7. *C. tritici* est une espèce grégaire, précoce, partiellement bivoltine et dont les L3 quittent aussi les épis à une date variable. Il y a diapause facultative et la superdiapause* affecte au maximum 4% de la population.

8. Les deux espèces réagissent différemment au facteur-signal "précipitations" qui explique en partie les variations phénoïgiques observées.

9. *S. mosellana* et *C. tritici* occupent des niches écologiques chevauchantes et ne sont en concurrence qu'en cas de très forte infestation.

10. Les méthodes de lutttes contre ces ravageurs sont passées en revue et une stratégie de lutte intégrée est proposée.

11. Les cécidomyies des céréales sont attaquées par 8 espèces d'hyménoptères parasitoïdes spécifiques qui forment deux complexes séparés. Ce sont, dans l'ordre d'abondance:

chez *Sitodiplosis mosellana*
Platygaster sp.
Macroglenes penetrans
Euxestonotus error
Inostemma mosellanae

chez *Contarinia tritici*
isostaslus punctiger
Piestopleura sp.X
Piestopleura sp.Y
Leptacis tipulae

12. La composition de ces complexes évoluant en cours de saison ne dépend pas de la latitude ni du mode de culture (conventionnel ou biologique). Le taux de parasitisme global augmente en cours de saison et est toujours plus élevé chez *Sitodiplosis mosellana* que chez *Contarinia tritici*.

13. Les stades préimaginaux et les cycles de développement de ces parasitoïdes sont illustrés et décrits de manière détaillée.

14. *Leptacis tipulae* est un parasitoïde larvaire non-spécifique s'attaquant préférentiellement aux L3 de *C. tritici*.

15. Les autres espèces sont des parasitoïdes ovo-larvaires*, ubiquistes, univoltins, solitaires, prolifiques et bien synchronisés avec leurs hôtes.

16. Les femelles pondent sans discrimination dans les oeufs de leurs hôtes respectifs. Le développement des parasitoïdes est interrompu pendant la diapause ou la superdiapause* de l'hôte.

17. Le manque de discrimination conduit au super- et multiparasitisme*. Les individus surnuméraires sont éliminés en cours de développement par l'activité prédatrice des L1.

18. Les diverses espèces de parasitoïdes cohabitent en occupant des niches écologiques chevauchantes qui diffèrent par des caractères phénologiques et étho-morphologiques. La compétitivité de chaque espèce a été évaluée et correspond à son abondance sur le terrain.

19. Les populations observées de *S. mosellana* et *C. tritici* évoluent de façon asynchrone selon l'espèce et la localité. Leurs fluctuations ne s'expliquent pas par des facteurs mésoclimatiques.

20. Les populations de parasitoïdes fluctuent parallèlement à celles de leurs hôtes. Ces parasitoïdes sont un facteur régulateur incontestable et retard-densité-dépendant. La réponse fonctionnelle évaluée en laboratoire explique partiellement la densité-dépendance observée sur le terrain.

21. *S. mosellana* et ses parasitoïdes forment probablement un système cybernétique oscillant dont la période est de 5 ans. Il en est de même chez *C. tritici*.

10. SUMMARY

1. Originating from Europe, the orange wheat midge *Sitodiplosis mosellana* was accidentally introduced into North America where it became a serious pest. *S. mosellana* usually occur together with the yellow wheat midge *Contarinia tritici* in Europe. Their parasite complex was investigated in a biological control perspective.
2. Field work was carried out in Switzerland from 1985 to 1989 in three areas of intensive cereal mixed farming. The larval midge populations were evaluated by a methodical ear sampling, the parasitoid populations by the dissection of their hosts.
3. A new method for the extraction of midge larvae was developed. One generation of the wheat midge species *S. mosellana* and *C. tritici* as well as their main parasites was reared in the laboratory.
4. The wheat midges attack only wheat and the couch grass *Agropyron repens* but not *Phalaris arundinacea* which is attacked by the closely related species *Sitodiplosis phalaridis*.
5. Despite certain similarities, the two midge species present some major differences in their development cycle.
6. *S. mosellana* is a solitary, late and univoltine species. The L3 can aestivate and they leave the ears at a varying date according to locality and year. The diapause is obligatory and up to 40% of the population go through a superdiapause* of 2-3 years.
7. *C. tritici* is a gregarious, early and partially bivoltine species whose L3 also leave the ears at a varying date. The diapause is facultative and up to 4% of the population enter a superdiapause*.
8. The two midge species react differently to rainfall which is a signal factor partially explaining the phenological variation observed.
9. *S. mosellana* and *C. tritici* occupy overlapping ecological niches and compete only in case of heavy infestation.
10. The control methods were reviewed and an IPM strategy is suggested.
11. The wheat midges are attacked by 8 species of specific parasitoids forming two distinct parasite complexes. In the order of abundance, these are:

Host: *Sitodiplosis mosellana*

Platygaster sp.

Macroglenes penetrans

Euxestonotus error

Inostemma mosellanae

Host: *Contarinia tritici*

Isostasius punctiger

Plestopleura sp.X

Plestopleura sp.Y

Leptacis tipulae

12. The composition of these parasite complexes changes in the course of the season and is not conditioned by the latitude or the farming system (conventional versus biological). The rate of total parasitism increases during the season and is always higher in *Sitodiplosis mosellana* than in *Contarinia tritici*.

13. The immature stages and development cycles of these parasitoids are illustrated and described in detail.

14. *Leptacis tipulae* is a non-specific larval parasitoid attacking preferably the L3 of *C. tritici*.

15. The other parasitoid species are oviarvai, widely spread, univoitine, solitary, prolific and well synchronized with their hosts.

16. Parasitoid females do not discriminate when ovipositing in the eggs of their respective hosts. The development of the parasitoid is interrupted during the diapause or the superdiapause* of the host.

17. This inability to discriminate leads to some super- and multipleparasitism. The supernumerary individuals are eliminated during development by the predaceous activity of the L1.

18. The various parasitoid species cohabit in overlapping ecological niches separated by phenological and etho-morphological characters. The competitiveness of each species was evaluated and corresponds to their abundance in the field.

19. The observed populations of *S. mosellana* and *C. tritici* have passed through asynchronous gradations according to species and locality. These fluctuations cannot be explained by mesoclimatical factors.

20. The parasitoid populations fluctuate parallel to their hosts. Parasitoids are undoubtedly a regulating factor which is delayed-density-dependent. The functional response evaluated in the laboratory partially explains the density-dependence observed in the field.

21. *S. mosellana* and its parasitoids probably form a cybernetic oscillatory system with a five years period. The same applies to *C. tritici*.

11. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die orange Weizengallmücke, *Sitodiplosis mosellana*, ist eine europäische Art, welche unbeabsichtigt in Nord-Amerika eingeschleppt und dort zu einem gefährlichen Schädling wurde. In Europa tritt *S. mosellana* gewöhnlich gemeinsam mit der gelben Weizengallmücke, *Contarinia tritici*, auf. Die Parasitoid-Komplexe beider Arten wurden unter dem Gesichtspunkt der biologischen Bekämpfung untersucht.
2. Die Freilandarbeit wurde zwischen 1985 und 1989 in der Schweiz in drei Gebieten mit intensivem Getreideanbau (Mischkulturen) durchgeführt. Die Gallmückenlarven-Population wurde mit Hilfe methodischer Ährensammlung, die Parasitoidpopulation durch Sektion der Wirte bestimmt.
3. Eine neue Methode zur Extraktion der Gallmückenlarven wurde entwickelt. Die Weizengallmücken, *S. mosellana* und *C. tritici*, sowie ihre Hauptparasitoiden wurden über eine Generation im Labor gezüchtet.
4. Beide untersuchten Gallmücken befallen ausschließlich Weizen und Quecke (*Agropyron repens*), nicht aber *Phalaris arundinacea*, welches von der nah verwandten *Sitodiplosis phalaridis* befallen wird.
5. Trotz einiger Gemeinsamkeiten, weisen beide Gallmückenarten wesentliche Unterschiede in ihrem Lebenszyklus auf.
6. *S. mosellana* ist eine solitäre, spät auftretende und univoltine Art, deren L3 eine Aestivation durchmacht. Je nach Standort und Jahr, verläßt sie die Ähren zu verschiedenen Zeiten. Die Diapause ist obligat, und bis 40% der Population durchläuft eine Superdiapause von 2-3 Jahren.
7. *C. tritici* ist eine gregäre, früh auftretende und partiell bivoltine Art, deren L3 die Ähren ebenfalls zu verschiedenen Zeiten verläßt. Die Diapause ist fakultativ; eine Superdiapause tritt bei maximal 4% einer Population auf.
8. Beide Arten reagieren unterschiedlich auf den Signalfaktor Niederschlag, was einen Teil der beobachteten Variabilität in ihrer Phänologie erklärt.
9. *S. mosellana* und *C. tritici* besetzen überlappende ökologische Nischen und konkurrieren nur bei sehr hohen Befallsraten.
10. Ein Überblick über die verschiedenen Methoden zur Bekämpfung dieser beiden Schadinsekten wird gegeben und eine Strategie für den Integrierten Pflanzenschutz wird vorgeschlagen.
11. Die untersuchten Weizengallmücken werden von 8 zumeist spezifischen Parasitoidarten befallen, welche zwei getrennte Parasitoid-Komplexe bilden. In der Reihenfolge ihrer Häufigkeit sind dies:

Wirt: *S. mosellana*

Platygaster sp.

Macroglenes penetrans

Euxestonotus error

Inostemma mosellanae

Wirt: *C. tritici*

Isotasius punctiger

Piestopleura sp.X

Piestopleura sp.Y

Leptacis tipulae

12. Die Zusammensetzung der Parasitoid-Komplexe verändert sich im Laufe der Saison und ist unabhängig von der geographischen Breite wie auch von der Bewirtschaftungsart (konventionell oder biologisch). Die Gesamtparasitierungsrate nimmt im Laufe der Saison zu und liegt bei *S. mosellana* stets höher als bei *C. tritici*.

13. Die Jugendstadien und der Lebenszyklus dieser Parasitoide werden illustriert und im Detail beschrieben.

14. *L. tipulae* ist ein nicht spezifischer Larvalparasitoid, welcher bevorzugt das dritte Larvenstadium von *C. tritici* befällt.

15. Alle übrigen Arten sind Ei-Larven Parasitoide mit weiter Verbreitung. Sie sind univoltin und solitär, haben eine hohe Eizahl und sind gut mit ihren Wirten synchronisiert.

16. Die Weibchen dieser Parasitoide belegen die Eier ihrer jeweiligen Wirte ohne zu diskriminieren. Die Entwicklung beider Arten ist während der Diapause bzw. Superdiapause des Wirtes unterbrochen.

17. Das Fehlen von Diskriminierverhalten führt zu Super- und Multiparasitismus. Durch räuberische Aktivität der Li werden überzählige Individuen eliminiert.

18. Die verschiedenen Parasitoide koexistieren in überlappenden ökologischen Nischen, welche sich durch phänologische und verhaltens-morphologische Faktoren unterscheiden. Die Konkurrenzkraft jeder Art wurde bestimmt und entspricht ihrer jeweiligen Häufigkeit im Freiland.

19. Die untersuchten Populationen von *S. mosellana* und *C. tritici* machten je nach Art und Lokalität asynchrone Massenvermehrungen durch. Diese Fluktuationen können nicht mit mesoklimatischen Faktoren erklärt werden.

20. Die Populationen der Parasitoide fluktuieren parallel zu denen ihrer Wirte. Es handelt sich bei ihnen unzweifelhaft um verzögert Dichte-abhängige Regulationsfaktoren. Die im Labor bestimmte "functional response" erklärt zum Teil die im Freiland beobachtete Dichteabhängigkeit.

21. *S. mosellana* und ihre Parasitoide bilden wahrscheinlich ein oszillierendes kybernetisches System mit einer Periode von 5 Jahren. Das gleiche gilt für *C. tritici*.

12. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbas, A.K. 1984. The biology of Cecidomyiidae and their hymenopterous parasites associated with *Phalaris arundinacea* L. MS Thesis, University of Manchester. 151 pp.
- Abbas, A.K. 1986. A new species of grass midge (Dipt., Cecidomyiidae) infesting the inflorescence of *Phalaris arundinacea* L. in Britain. *Entomologist's Monthly Magazine* 122: 65-71.
- ACTA. 1981. Cécidomyies des fleurs de blé- *Contarinia tritici* Kirby-*Sitodiplosis mosellana* Gehin. Association de Coordination Technique Agricole, Paris. Fiche 114.
- Aeschlimann, J.P. & Carl, K.P. 1987. Les tactiques curatives à l'aide d'ennemis naturels. In: *Protection Intégrée: quo vadis? Parasitisme* 86 (V. Delucchi, Ed.). 167-192.
- Affolter, F. 1987. The Wheat-midges *Sitodiplosis mosellana* and *Contarinia tritici*. Annual Report for 1987. CIBC unpublished Report. 8 pp.
- Affolter, F. & Ràther, M. 1988. L'institut de lutte biologique de CAB-International à Delémont (CIBC). *Schweiz. Z. Forstwes.* 139(7): 613-619.
- Andersson, K. 1984. Comparison of Programmed and Supervised Control Systems for Field Crops. *EPPO Bull.* 14(3): 409-416.
- Anonyme. 1988. Auxiliaires contre ravageurs. *Revue suisse Agric.* 20(2): 89-96.
- Askew, R.R. & Schaw, M.R. 1986. Parasitoid Communities: their Size, Structure and Development. In: *Insect Parasitoids* (Waage & Greathead, Ed.). Academic Press. 225-264.
- Balachowsky, A. & Mesnil, L.P. 1935. Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Leurs moeurs. Leur destruction. Ministère de l'Agriculture, Paris. 1137 pp.
- Barker, P.S. 1986. Statistical distribution of damage on wheat heads caused by the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin), in Manitoba. *Can. Ent.* 118(10): 1075-1077.
- Barnes, H.F. 1928. Wheat blossom midges (Cecidomyiidae, Diptera). Differences between *Contarinia tritici* (Kirby) and *Sitodiplosis mosellana* (Géhin). *Bull. ent. Res.* 18(3): 285-288.
- Barnes, H.F. 1930. On the Biology of the Gall Midges (Cecidomyiidae) attacking Meadow Foxtail-grass (*Alopecurus pratensis*), including the description of one new species. *Ann. appl. Biol.* 17: 339-366.
- Barnes, H.F. 1933. Studies of Fluctuations in Insect Populations. II. The Infestation of Meadow Foxtail Grass (*Alopecurus pratensis*) by the Gall Midge *Dasyneura alopecuri* (Reuter) (Cecidomyiidae). *J. Animal Ecol.* 2: 98-108.
- Barnes, H.F. 1940. The gall midges attacking the seed-heads of cocksfoot, *Dactylis glomerata* L. *Bull. ent. Research* 31(1): 111-120.
- Barnes, H.F. 1946. Gall Midges of economic importance. Vol. II: Gall Midges of fodder crops. Crosby Lockwood & Son Ltd, London. 96 pp.
- Barnes, H.F. 1952a. Studies of fluctuations in insect populations. XII. Further evidence of prolonged larval life in the wheat blossom midges. *Ann. appl. Biol.* 39: 370-373.
- Barnes, H.F. 1952b. Studies of Fluctuations in Insect Populations. XIII. An improved method of ascertaining the correct date of sample when assessing larval infestations of the wheat-blossom midges. *Ann. appl. Biol.* 39(3): 374-378.
- Barnes, H.F. 1953. The Wheat Blossom Midges. *New Biol.* No 14: 82-103.
- Barnes, H.F. 1956. Gall midges of economic importance. Vol VIII: Gall midges of cereal crops. Crosby Lockwood & Son Ltd, London. 261 pp.

- Barnes, H.F. 1958. The gall midges (Dipt., Cecidomyiidae) of timothy grass inflorescences, with the description of one new species. *Ann. ent. fenn.* 24: 59-68.
- Basedow, Th. 1971. Zur morphologische Unterscheidung der beiden Weizengallmückenarten *Contarinia tritici* (Kirby, 1798) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin, 1857) (Dipt., Cecidomyiidae). *Nachrichtenbl. Pflanzensch., Braunschweig* 23: 129-133.
- Basedow, Th. 1972. Über Zusammenhänge zwischen Phänologie und Wirtspflanzen bei den Weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin). *Z. ang. Ent.* 71(4): 359-367.
- Basedow, Th. 1973. Der Einfluss epigäischer Raubarthropoden auf die Abundanz phytophager Insekten in der Agrarlandschaft. *Pedobiologia* 13: 416-422.
- Basedow, Th. 1975. Neues über Biologie und Bekämpfung der Weizengallmücken. *Pflanzensch. Pflanzenkrankh.* 6: 1-9.
- Basedow, Th. 1977a. Der Einfluss von Temperatur und Niederschlägen auf Diapause und Phänologie der Weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae). *Zool. Jb. Syst.* 104(3): 302-306.
- Basedow, Th. 1977b. Über den Flug der weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae) in Beziehung zur Windrichtung und zu Weizenfeldern. *Z. ang. Ent.* 83(2): 173-183.
- Basedow, Th. 1980. Untersuchungen zur Prognose des Auftretens der weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae). I. Die kritischen Larvenzahlen im Boden. *Z. ang. Ent.* 90(3): 292-299.
- Basedow, Th.; Borg, A.; de Clercq, R.; Nijveldt, W. & Scherney, F. 1976. Untersuchungen über das Vorkommen der Laufkäfer (Col., Carabidae) auf europäischen Getreidefeldern. *Entomophaga* 21: 59-72.
- Basedow, Th. & Gillich, H. 1982. Untersuchungen zur Prognose des Auftretens der Weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae). II. Faktoren, die ein Schadauftreten der Mücken verhindern können. *Anz. Schädlingskd., Pflanzenschutz, Umweltschutz* 55(6): 85-89.
- Basedow, Th. & Schütte, F. 1971. Untersuchungen zum Überliegen der Weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) in Norddeutschland im Sommer 1970. *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. Braunschweig* 23(1): 4-8.
- Basedow, Th. & Schütte, F. 1973. Neue Untersuchungen über Eiablage, wirtschaftliche Schadenschwelle und Bekämpfung der Weizengallmücken (Dipt., Cecidomyiidae). *Z. ang. Ent.* 73(3): 238-251.
- Basedow, Th. & Schütte, F. 1974. Über die unterschiedliche Anfälligkeit einiger Winterweizensorten gegenüber den beiden Weizengallmückenarten *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae). *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. Braunschweig* 26: 122-125.
- Basedow, Th. & Schütte, F. 1982. Die Populationsdynamik der Weizengallmücken *Contarinia tritici* (Kirby) und *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae) in zwei norddeutschen Weizenanbaugebieten von 1969 bis 1976. *Zool. Jb. Syst.* 109: 33-82.
- Bayon, F. ; Ayrault, J.P. & Pichon, P. 1983. Rôle du piège à suction dans la détection des vols de cécidomyies des céréales (*S. mosellana* et *C. tritici*). *Défense des Végétaux* 223: 255-266.
- Begon, M. & Mortimer, M. 1981. *Population Ecology. A unified study of animals and plants.* Blackwell Scientific Publications, Oxford. 200 pp.

- Berry, J.A. & Walker, J.T.S. 1989. *Dasineura pyri* (Bouché), pear leafcurling midge and *Dasineura mali* (Kieffer), apple leafcurling midge (Diptera: Cecidomyiidae). In: A review of Biological Control of Invertebrate pests and Weeds in New Zealand 1874 to 1987. (Cameron, Ed). CAB-IBC & DSIR, Wallingford. Chapter 30: 171-175.
- Berryman, A. A. 1986. On the Dynamics of Blackheaded Budworm Populations. *Can. Ent.* 118(8): 775-779.
- Blunck, H. 1931. Über die Parasiten der Rohrglanzgrasgallmücke *Mayetiola phalaris* Barnes. *Z. ang. Ent.* 18: 582-589.
- Bollow, H. 1952. Massenaufreten zweier bisher in Bayern unbeachteter Getreidegallmücken, der gemeinen und der orangegelben Welzengallmücke (*C. tritici* K. und *S. mosellana* G.). *Pflanzenschutz (München)* 4: 99-102.
- Borkent, A. 1989. A review of the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae) in Canada. Biosystematics Research Centre (Agriculture Canada). Technical Bulletin 1989-5E. 18 pp.
- Borodin, D.N. 1915. The first report on the work of the Entomological Bureau and a review of the pests of the Govt of Poltava in 1914. *Ent. Byn. Poltavsk. Gub. Zemst.* 1. 87 pp.
- Boucek, Z. 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A Biosystematic Revision of Genera of Fourteen Families with a Reclassification of Species. CAB International, Wallingford UK. 832 pp.
- Bouchet, F. & Dagneaud, J.B. 1969. Mise au point sur la lutte contre les cécidomyies des blés en France. *Phytiatrie-Phytopharmacie* 18: 135-145.
- Bovey, R. 1979. La défense des plantes cultivées. *Traité pratique de phytopathologie et de zoologie agricole.* 7e édition. Payot, Lausanne. 864 pp.
- Buhl, C. & Schütte, F. 1971. *Prognose wichtiger Pflanzenschädlinge in der Landwirtschaft.* P.Parey Verlag, Berlin & Hamburg. 364 pp.
- Carl, K.P. 1978. Beobachtungen über die natürlichen Feinde der Apfelblatt-Gallmücke. *Mitt. Südtiroler Beratungsring, Obstbau-Weinbau* 15(3): 77-79.
- Carl, K.P. 1980. Beobachtungen über die Apfelgallmücke, *Dasineura mali* Kieffer und eine neue Art aus Apfelblattgallen, *Macrolabis* sp. (Dipt: Cecidomyiidae). *Anz. Schädlingskde, Pflanzen-Umweltschutz* 53: 99-102.
- Carl, K. & Affolter, F. 1984. The natural enemies of the wheat blossom midges, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) and a proposal for its biological control in Canada. CIBC unpublished Report, 9 pp.
- CIE. 1964. Distribution maps of Pests. Series A (Agricultural). Map No 182 *Contarinia tritici* (Kby). CAB, London.
- CIE. 1985. Distribution maps of Pests. Series A (Agricultural). Map No 183 (revised) *Sitodiplosis mosellana* (Géhin). CAB, London.
- Chow, F.W. & Mackauer, M. 1984. Inter- and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum* (Hymenoptera: Aphididae). *Can. Ent.* 116(8): 1097-1107.
- Clausen, C.P. 1940. *Entomophagous insects.* Mc Graw-Hill, New York & London. 688 pp.
- Clausen, C.P. 1978. *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A world review.* U.S. Dept. Agr., Agr. Handbook No. 480, 551 pp.
- Dajoz, R. 1974. *Dynamique des populations.* Masson & Cie, Paris. 301 pp.
- Dajoz, R. 1980. *Ecologie des insectes forestiers.* Gauthier-Villars, Paris. 489 pp.
- Danks, H.V. 1987. *Insect Dormancy: an ecological perspective.* Biological Survey of Canada Monograph Series No 1: 439 pp.
- DeBach, P. (Ed.). 1964. *Biological Control of Insect Pests and Weeds.* Chapman & Hall Ltd, London. 844 pp.

- Delucchi, V. 1987. La protection intégrée des cultures. In: Protection intégrée: quo vadis? Parasitls 86.(V. Delucchi, Ed.) 7-22.
- Doane, J.F. 1988. Biology and Biological Control Potential of a Wheat Midge Parasite, *Pirene penetrans* in Saskatchewan. Final Report Agriculture Development Fund Contract R-86-05-0113. 69 pp.
- Doane, J.F.; DeClerck, R. & Arthur, A.P. 1988. *Pirene penetrans* a Parasite of Wheat Midge in Saskatchewan. Agriculture Canada Biocontrol News, M.J. Sarazin (Ed.) 1: 30.
- Doane, J.F.; DeClerck-Floate, R.; Arthur, A.P. & Affolter, F. 1989. Description of the life stages of *Macroglenes penetrans* (Kirby) (Hym. Chalcidoidea, Pteromalidae), a parasitoid of the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt. Cecidomyiidae). Can. Ent. 121(12): 1041-1048.
- Doane, J.F.; Olfert, O. & Mukerji, M.K. 1987. Extraction Precision of Sleving and Brine Flotation for Removal of Wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae), Cocoons and Larvae from Soil. J. Econ. Entomol. 80(1): 268-271.
- Doeksen, J. 1938. De tarwegalmuggen *Contarinia tritici* Kirby en *Sitodiplosis mosellana* Géhin (Diptera, Cecidomyiidae) In Nederland. Versl. techn. Tarwe Comm., Groningen 12: 237-296.
- Elliott, R.H. 1988. Factors influencing the efficacy and economic returns of aerial sprays against the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae). Can. Ent. 120(11): 941-954.
- Faber, W. 1970. Zur Problematik der Schadensprognose bei Getreidegalmücken. Pflanzenarzt 23(5): 40-43.
- Felt, E.P. 1912. Observations on the Identity of the Wheat Midge. J. econ. Ent. 5: 286-289.
- Felt, E.P. 1921. Wheat Midge, *Thecodiplosis mosellana* Géhin. Bull. N. Y. St. Mus. Nos 231-232: 35-54.
- Fitch, A. 1856. Sixth, seventh, eight and ninth reports on the noxious, beneficial and other insects of New York. Albany, N. Y. 259 pp.
- Floate, K. 1987. Effects of carabid (Coleoptera: Carabidae) predators on populations of the orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin), in NE Saskatchewan. M. Sc. Thesis, Dept. of Biology, University of Saskatchewan.
- Frickinger, H. 1932. Zur Bekämpfung der Weizengallmücke. Anz. Schädlingskde 8: 143-144.
- Fritzsche, R. & Wolfgang, H. 1959. Beeinflussung des saatgutwertes und der Backqualität des Weizens durch Weizengallmückenbefall. Z. Pflanzenkrankh.-Pflanzensch. 66: 645-653.
- Fröhlich, G. 1960. Die Gallmücken-Schädlinge unserer Kulturpflanzen. Neue Brehm-Bücherei H. 253, Ziemsen Verlag, Wittenberg. 80 pp.
- Géhin, J.B. 1857. Notes pour servir à l'histoire des insectes nuisibles à l'agriculture dans le département de la Moselle. No 2. Insectes qui attaquent les blés. Mém. Soc. Hort. Moselle: 19-38.
- Golebiowska, Z. 1981. Bekämpfung von Getreideschädlingen in Polen. int. Z. Landwirtschaft 25: 256-258.
- Goihtly, W.H. 1952 Soil sampling for Wheat-Blossom Midges. Ann. appl. Biol. 39: 379-384.
- Graham, M.W.R. de V. 1969. The Pteromalidae of North-Western Europe (Hym. Chalcidoidea). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist./ Entomology). Supplement 16. 908 pp.
- Greathead, D.J. 1986. Parasitoids in Classical Biological Control. In: Insect Parasitoids (Waage & Greathead, Ed.). 13th Symp. R. Ent. Soc. London. Academic press, London. 289-318.
- Greathead, D.J.; Carl, K.P.; Schroeder, D. & Mills, N.J. 1988. Pest and weed control. The contribution of the International Institute of Biological Control. Agrologist (Ottawa) 17(1): 8-10.

- Harris, J.L.; Harvey, D.A.; Doane, J.F. & Elliott, R.H. Orange Wheat Blossom Midge (*Sitodiplosis mosellana*). Cooperative Agricultural Extension Service Publication, Regina. 1 pp.
- Harvey, D.A. 1985. Orange wheat midge in Saskatchewan. Proc. 32e Ann. Meet. Can. Pest Management Soc., Charlottetown, Prince Edward Island, 19-25.
- Harvey, D.A. 1986. Orange wheat blossom midge in Saskatchewan. Can. J. Pl. Sci. 66: 204.
- Heinze, G. 1955. Über das Auftreten der Weizengalmücken im mitteleuropäischen Raum im Jahre 1955. Nachr. Bl. Dt. Pflanzenschutzd. 9: 234-236.
- Helenius, J.; Tomminen, J. & Bjorkbacka, R. 1984. Orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Dipt., Cecidomyiidae), on wheat in Finland. J. agr. Sci. Finland 56: 325-329.
- Herting, B. & Simmonds, F.J. 1978. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Section A Host or Prey/enemy. Volume V. Neuroptera, Diptera, Siphonaptera. CAB, London. 156 pp.
- Hill, C. 1926. *Platygastrer hiemalis* Forbes, a Parasite of the Hessian Fly. J. agric. res. 32(3): 261-275.
- Hinks, C.F. & Doane, J.F. 1988. Observations on Rearing and Diapause Termination of *Sitodiplosis mosellana* (Diptera: Cecidomyiidae) in the Laboratory. J. Econ. Entomol. 81(6): 1816-1818.
- Huffaker, C.B. & Messenger, P.S. (Ed.). 1976. Theory and Practice of Biological Control. Academic Press, New York. 788 pp.
- Huffaker, C.B.; Kennett, C.E.; Matsumoto, B. & White, E.G. 1968. Some parameters in the role of enemies in the natural control of insect abundance. In: Insect Abundance (Southwood, Ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford. 59-76.
- Huffaker, C.B.; Luck, R.F. & Messenger, P.S. 1977. The ecological basis of biological control. Proc. 15th Int. Congress Ent. 1976 Washington. 560-586.
- Huggert, L. 1980. Taxonomical studies on some genera and species of *Platygastrinae* (Hymenoptera: Proctotrupoidea). Ent. scand. 11: 97-112.
- Johansson, E. 1936. Studier och Försök Rörande Vetemyggorna *Contarinia tritici* Kirby och *Clinodiplosis mosellana* Géh. samt deras Bekämpande. IV. Undersökning av vetemyggornas parasiter: 1. Svalöf och Weibullsholm åren 1932-1935 anträffade arter. Medd. Växtskyddanst. Stockh. 15: 1-19.
- Johansson, E. 1937. Studier och Försök Rörande Vetemyggorna *Contarinia tritici* Kirby och *Clinodiplosis mosellana* Géh. samt deras Bekämpande. VI. Undersökning av vetemyggornas parasiter: 2. Vetemyggparasiternas ekologi. Medd. Växtskyddanst. Stockh. No 21: 45pp.
- Jourdeuil, P. 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de populations d'une biocénose parasitaire: Etude relative à quelques Hyménoptères (Ophioninae, Diopsilinae, Euphorinae) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères. INRA, Annales des épiphytes (série C) 11(4): 445-660.
- Katayama, J.; Fukui, M. & Sasaki, H. 1987. Seasonal Prevalence of Adult Occurrence and Infestation of the Wheat Blossom Midge, *Sitodiplosis mosellana* Géhin (Diptera: Cecidomyiidae) in Kyoto Prefecture. Jpn. J. Appl. Ent. Zool. 31(1): 46-50.
- Kelleher, J.S. & Hulme, M.A. 1981. Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1969-1980. CAB, London. 410 pp.
- Keller, S. 1987. Die Bedeutung ökologischer Ausgleichsflächen für den Pflanzenschutz. Mitt. Schweiz. Landw. 35(1-2): 56-65.
- Keller, S. & Wilding, N. 1985. *Entomophthora brevinucleata* sp. nov. [Zygomycetes, Entomophthoraceae], a pathogen of gall midges [Dip.: Cecidomyiidae]. Entomophaga 30(1): 55-63.

- Kieffer, J.J. 1913. Diptera. Fam. Cecidomyiidae. Genera Insectorum, fasc No 152.
- Kieffer, J.J. 1926. Hymenoptera Scelionidae. Das Tierreich 48. de Gruyter & Co, Berlin & Leipzig. 885 pp.
- Kirby, W. 1798. History of *Tipula tritici*, and *Ichneumon Tipulae*, with some Observations upon other Insects that attend the Wheat, in a Letter to Thomas Marsham, Esq. Sec. L. S. Trans. Linn. Soc. Lond. (Zool.) 4: 230-239.
- Kirby, W. 1800. A continuation of the history of *Tipula tritici* in a letter to T. Marsham. Trans. Linn. Soc. Lond. (Zool.) 5: 96-111.
- Klee, H. 1932. Die Bekämpfung der Weizengallmücken mittels Bodenbearbeitung und Düngung. Ernähr. Pfl. 28(18): 323-324.
- Klee, H. 1936. Zur Kenntnis der Weizengallmücken *Contarinia tritici* Kirby und *Sitodiplosis mosellana* Géhin (*aurantiaca* Wagner). Inaugural Dissertation, Kiel. 102 pp.
- Klee, H. & Rademacher, B. 1935. Der Stand der Weizengallmückenbekämpfung nach Untersuchungen in Schlesvig-Holstein. NachrBl. dtsh. PflSchDienst 15(1): 3-6.
- Kozlov, M.A. 1970. Supergeneric groups of the Proctotrupoidea (Hymenoptera). Ent. Rev. 49: 115-127 (Transl. from Entom. obozr 49: 203-226 F)
- Kurppa, S. & Husberg, G.-B. (en préparation). Control of orange wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* Géhin, with pyrethroids.
- Kurppa, S. 1989. Wheat blossom midges, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) and *Contarinia tritici* (Kirby) in Finland, during 1981-87. Ann. Agric. Fenn. (sous presse).
- Kutter, H. 1934a. Weitere Untersuchungen über *Kakothrips robustus* Uzel und *Contarinia pisi* Winn.; sowie deren Parasiten, insbesondere *Pirene graminea* Hal. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 16(1): 1-82.
- Kutter, H. 1934b. Die Bekämpfung der Konservenerbsenschädlinge im st.gallischen Rheintal. Untersuchungsbericht 1934. Land. Jahrb. Schweiz. 48: 1133-1172.
- Kutter, H. 1937. Die Bekämpfung der Konservenerbsenschädlinge im st.gallischen Rheintal. Untersuchungsbericht 1936. Landw. Jahrb. Schweiz. 51: 97-120.
- Kutter, H. & Winterhalter, W. 1933. Untersuchungen über die Erbsenschädlinge im st.gallischen Rheintals während der Jahre 1931 und 1932. Landw. Jb. Schweiz. 47: 273-338.
- Langeron, M. 1949. Précis de microscopie. Masson, Paris. 1430 pp.
- Leonardi, G. 1927. Elenco delle Specie di Insetti dannosi e loro parassiti ricordati in Italia fino all'anno 1911. Parte II. Opera postuma (F. silvestri, Ed.), Portici. 301 pp.
- Lübke, M. 1982. Untersuchungen zum Massenwechsel, zur Schadwirkung, Überwachung und Bekämpfung von Weizengallmücken. Dissertation am Martin-Luther-Universität, Halle-Wittenberg. 137 pp.
- Lübke, M. & Wetzel, T. 1984. Zum Auftreten und zur Schadwirkung von Weizengallmücken. Nachrichtenblatt Pflanzenschutz DDR 38(1): 6-8.
- Mackauer, M. 1990. Host Discrimination and Larval Competition in Solitary Endoparasitoids. In: Critical Issues in Biological Control (Mackauer, Ehler & Roland, Ed.). Intercept Ltd, Andover. 41-62.
- MacMahon, E. 1962. Wheat blossom midge infestations. Sci. Proc. R. Dublin Soc. (D) 1: 47-57.
- Marchal, P. 1897. Les cécidomyies des céréales et leurs parasites. Ann. Soc. ent. Fr. 66: 1-105.
- Marchal, P. 1906. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Platygastrs. Arch. Zool. exp. gen. 4(4): 485-640.
- Marchal, P. 1907. La Cécidomyie des poires, *Diplosis* (*Contarinia*) *pirivora* Riley. Ann. Soc. ent. France 76: 5-27.

- Masner, L. 1989. *Euxestonotus error* (Fitch)-Palearctic or Nearctic? Agriculture Canada Biocontrol News 2: 23-24.
- Masner, L. & Huggert, L. 1989. World review and keys to genera of the subfamily Inostemmatinae with reassignment of the taxa to the Platygasterinae and Scellotrachelinae (Hymenoptera: Platygasteridae). Mem. ent. Soc. Can. 147: 1-214.
- Matthey, W.; Della Santa, E. & Wannemacher, C. 1984. Manuel pratique d'écologie. Payot, Lausanne. 264 pp.
- Meier, W. 1985. Pflanzenschutz im Feldbau. Tierische Schädlinge und Pflanzenkrankheiten. 8e erweiterte Auflage. Huber & Co, Frauenfeld. 240 pp.
- Milne, D.L. 1961. The function of the sternal spatula in gall midges. Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 36(7-9): 126-131.
- Mühlow, J. 1935. Studier och Försök Rörande Vetemyggorna *Contarinia tritici* Kirby och *Clinodiplosis mosellana* Géh. samt deras Bekämpande. I. Vetemygglarvernas skadegörelse i Sverige åren 1931-1934 samt studier över olika vetesorters angreppsgrad. Medd. Växtskyddanstalt Stokh. No 10: 74 pp.
- Mühlow, J. 1936. Studier och Försök Rörande Vetemyggorna *Contarinia tritici* Kirby och *Clinodiplosis mosellana* Géh. samt deras Bekämpande. III. Fältförsök för bekämpning av larverna med kemiska medel. Medd. Växtskyddsanst. Stockh. No 14: 30 pp.
- Mukerji, M.K.; Olfert, O.O. & Doane, J.F. 1988. Development of sampling designs for egg and larval populations of the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera: Cecidomyiidae), in wheat. Can. Ent. 120: 497-505.
- Murbach, R. 1962. Observations sur les cécidomyies du blé *Contarinia tritici* (Kirby) et *Sitodiplosis mosellana* (Géhin). Agriculture Romande 1(11A): 79.
- Myers, J.G. 1927. Natural Enemies of the Pear Leaf-curling Midge, *Perrisia pyri* Bouché (Dipt. Cecidom.). Bull. ent. Res. 18: 129-138.
- NECC 1983. North East Crops Committee. Wheat midge in N.E. Saskatchewan. Papers presented at the Midge Information Meeting, Nipawin. E. Tanner (Ed.), Tisdale. 11 pp.
- Nijveldt, W. & Bokhorst, H.J. 1973. Over het Optreden en de Economische Betekenis van de Gele en de Oranje Tarwegalmug (*Contarinia tritici* Kirby en *Sitodiplosis mosellana* (Géhin)) in Nederland. Inst. Plantenziekt. Onderz. Wageningen. Mededeling No 629: 59-79.
- Nijveldt, W. 1959. On two new gall midges (Dipt. Cecidomyiidae) from the Netherlands. Ent. Ber. Amsterdam 19: 78-82.
- Oakley, J.N. 1981. Wheat blossom midges. ADAS. Ministry Agric., Fisheries and Food Leaflet No 788: 6 pp.
- Olfert, O.O.; Mukerji, M.K. & Doane, J.F. 1985. Relationship between infestation levels and yield loss caused by wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Géhin) (Diptera, Cecidomyiidae), in spring wheat in Saskatchewan. Can. Ent. 117: 593-598.
- Pesson, P. 1983. Origine et évolution des peuplements animaux des agroécosystèmes. In: Faune et flore auxiliaire en agriculture (ACTA, Ed.), Paris 9-17.
- Postner, M. 1960. Die biologische Bekämpfung der Tannennadelgallmücke *Agavillea abietis* Hubaut (Cecido., Dipt.) mit Hilfe der Schlupfwespe *Platygaster manto* Walk. (Platy., Proctotr.). Forstw. Cbl. 79: 158-161.
- Postner, M. 1973a. Beiträge zur Kenntnis der Tannennadel-Gallmücke, *Agavillea abietis* Hubaut (Cecidomyiidae, Diptera). II. Regulationsfaktoren, insbesondere Parasiten. Z. ang. Ent. 73: 263-294.
- Postner, M. 1973b. Beiträge zur Kenntnis der Tannennadel-Gallmücke *Agavillea abietis* Hubaut (Cecidomyiidae, Diptera). III. Populationsdynamik. Z. ang. Ent. 73: 405-422

- Prasad, S.N. 1969. Measures employed to control gall-midge infestation-3. Biological control. *Cecidologia Indica* 4(1): 43-57.
- Reeher, M.M. 1945. The wheat Midge in the Pacific Northwest. *Circ. USDA* No 732: 8 pp.
- Rogers, D. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369-383.
- Sanderson, E.D. 1915. Insect pests of farm, garden and orchard. First edition. J. Wiley & Sons Inc., New York. Xil +684 pp.
- Séguy, E. 1951. Ordre des Diptères. In: *Traité de Zoologie* (Grassé, Ed., Paris). X/1: 449-744.
- Sjöberg, K. 1936. Studier och Försök Rörande Vetemyggorna *Contarinia tritici* Kirby och *Clinodiplosis mosellana* Géh. samt deras Bekämpande. II. Laboratorieförsök för bekämpning av larverna med kemiska medel. *Medd. Växtskyddsanst. Stockh.* No 13: 22 pp.
- Skuhrava, M.; Skuhravy, V. & Brewer, J.W. 1984. The Distribution and Long-Term Changes in Population Dynamics of Gall Midges on Cereals in Europe. (*Cecidomyiidae*, *Diptera*). *Cecidologia Internationale* 5(1-2): 1-7.
- Skuhravy, V. & Skuhrava, M. 1978. Die Weizengallmücken, ihre Bedeutung und Kontrolle in der CSSR. Ber. II. Symp. Schaderreger der Industriemässigen Getreideproduktion 1977. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg Beitr. 14: 155-160.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods with particular reference to the ecology of insect populations.* Second Edition. Chapman & Hill, London & New York. 524 pp.
- Speyer, W. 1957. Die Eiablage der Weizengallmücken *Contarinia tritici* Kirby und *Sitodiplosis mosellana* Géhin. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch.* 64: 535-540.
- Speyer, W. & Waede, M. 1956. Feinde und parasiten der Weizengallmücken. (Beitrag zur Biologie und Bekämpfung von *Contarinia tritici* Kirby und *Sitodiplosis mosellana* Géhin). *Anz. Schädlingsk.* 29(12): 185-191.
- Spittler, H. 1969. Beiträge zur Morphologie, Biologie und Ökologie des sattelmückenparasiten *Platygaster equestris* nov. spec. unter besonderer Berücksichtigung seines abundanzdynamisches Einflusses auf *Haplodiplosis equestris* Wagner. Teil I. *Z. ang. Ent.* 63: 354-381.
- Spittler, H. 1970. Beiträge zur Morphologie, Biologie und Ökologie des Sattelmückenparasiten *Platygaster equestris* nov. sp. (Hymenoptera Proctotrupeoidea, Scelionidae) unter besonderer Berücksichtigung seines abundanzdynamischen Einflusses auf *Haplodiplosis equestris* Wagner (*Diptera*, *Cecidomyiidae*). Teil II. *Z. ang. Ent.* 64(1): 1-34.
- Strebier, G. 1977. Fluctuations des populations de cécidomyies des fleurs de luzerne (*Contarinia medicaginis*) sous l'action de ses parasites. *C. Rendus Séances Acad. Agric. France.* 63(5): 314-327.
- Svårdson, G. 1940. Studier och Försök Rörande Vetemyggorna *Contarinia tritici* Kirby och *Clinodiplosis mosellana* Géh. samt deras Bekämpande. VII. Vetemyggornas vindspridning. *Medd. Växtskyddsanst. Stockh.* No 31: 36 pp.
- Sweetman, H.L. 1936. *The Biological Control of Insects.* Comstock Publ., Ithaca-New York. 461 pp.
- Tomaszewski, W. 1931. *Cecidomyiden (Gallmücken) als Grasschädlinge.* Arb. Biol. Reichsanstalt Land- Forstwirtschaft, Berlin. 19(1): 1-15.
- Tscharatke, T. 1986. Die Gallmücke *Giraudiella inclusa* (Diptera, *Cecidomyiidae*) im Nahrungsnetz des Ökosystems Schilf (*Phragmites australis*): Wechselwirkungen zwischen den populationen von vier trophischen Ebenen. Dissertation, Universität Hamburg. 135 pp.
- Van den Bosch, R. & Aeschlimann, J.P. 1986. *L'engrenage des pesticides.* Payot, Lausanne. 255 pp.
- Varley, G.C. & Gradwell, G.R. 1960. Key factors in population studies. *J. anim. Ecol.* 29: 399-401.

- Varley, G.C. & Gradwell, G.R. 1968. Population Models for the Winter Moth. In: Insect Abundance (Southwood, Ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford. 132-142.
- Varley, G.G.; Gradwell, G.R. & Hassell, M.P. 1973. Insect Population Ecology, an analytical approach. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 212 pp.
- Venturi, F. 1938. Contributi alla conoscenza dell' Entomofauna delle Graminacee. 5. *Contarinia tritici* (Kirby) (Dipt. Cecidomyiidae). Redia 24: 57-95.
- Vlug, H.J. 1985. The types of Platygasteridae (Hym. Scellonoidea) described by Haliday and Walker and preserved in the National Museum of Ireland and in the British Museum (Natural History). 2. Keys to species, redescriptions, synonymy. Tijdschrift voor Entomologie 127(9): 179-224.
- Vlug, H.J. 1990. Two new species of Platygasteridae (Hymenoptera, Scellonoidea) from wheat gall midges (Diptera, Cecidomyiidae). Ent. Ber. Amst. 50: (sous presse).
- Waede, M. 1959. Ein Beitrag zur Biologie der Weizengallmücken *Contarinia tritici* Kirby und *Sitodiplosis Mosellana* Géhn. Die Fähigkeit der Gallmückenlarven zur mehrfachen Kokonbildung. Z. Pflanzenkrankh. 66: 509-514.
- Wagner, B. 1866. *Diplosis tritici* Kirby sp. und *Diplosis aurantiaca* n.sp. Stettiner ent. Ztg. 27: 65-96 & 169-187.
- Wallengren, H. 1935. Studier över *Vetemyggorna* (*Contarinia tritici* Kirby och *Sitodiplosis mosellana* Géhn.). I. Kläckning, Svärmning, Lavernas intraflorala Liv och Utvandring. Acta Univ. Lund, N.F. Avd.2. 30(4): 71 pp.
- Wallengren, H. 1937. Studier över *Vetemyggorna* (*Contarinia tritici* Kirby och *Sitodiplosis mosellana* Géhn.). II. Larverna: Jordan. Acta Univ. Lund, N.F. Avd.2. 33(10): 52 pp.
- Walgand, G. 1974. *Isostasus punctiger* Nees - ein wichtiger Parasit der Weizengallmücke (*Contarinia tritici*). Anz. Schädlingskde, Pflanzen-Umweltschutz 47: 99-102.
- Wellso, S.G. & Freed, R.D. 1982. Positive Association of the Wheat Midge (Diptera: Cecidomyiidae) with Glume Blotch. J. Econ. Entomol. 75: 885-887.
- Wetter, L.R. & Constabel, F. 1982. Plant tissue Culture methods. National Research Council of Canada (Ed.).
- Wetzel, Th. 1974. Weizengallmücken. In: Anleitung zur Schaderreger- und Bestandesüberwachung im Pflanzenschutz. Erfurt.
- Wetzel, T. & Freler, B. 1981. Bekämpfungserichtwerte für Schädlinge des Getreides. Nachrichtbl. Pflanzensch. DDR. 35: 47-50.
- Wetzel, T.; Skuhravy, V.; Camprag, D.; Pileckis, S. & Freler, B. 1984. Zur Verbreitung wichtiger Weizenschädlinge im europäischen Raum. Hercynia N.F., Leipzig. 21(3): 294-303.
- Wright, A.T. & Doane, J. 1987. Wheat midges infestation of spring cereals in northeastern Saskatchewan. Can. J. Plant sci. 67(1): 113-120.
- Yukawa, J. 1971. A revision of the Japanese Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae). Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ. 8; 1-203.
- Zadoks, J.C.; Chang, T.T. & Konzak, C.F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Weed res. 14: 415-421.

13. ANNEXES

Localité	Date	Nombre	Code	Localité	Pays	Date	Nombre	Code
		d'épis					d'épis	
Büren A	25.6.85	126	5B1	Delémont	CH	9-11.7.85	12	5D
Büren AB	4.7.85	200	5B2	Delémont		16.7.86	100	6D
Büren AB	12.7.85	300	5B3	Delémont		9.7.87	300	7D
Büren AB	19.7.85	518	5B4	Delémont		21.6.88	5	8D0
Büren ABC	26.7.85	384	5B5	Delémont		6.7.88	200	8D1
Büren AB	7.8.85	400	5B6	Delémont		14.7.88	1000	8D2
Büren	1.7.86	310	6B1	Delémont		23.7.88	600	8D3
Büren	8.7.85	310	6B2	Delémont		31.7.88	300	8D4
Büren	14.7.86	310	6B3	Delémont		21.6.89	500	9D1
Büren	21.7.86	310	6B4	Delémont		28.6.89	600	9D2
Büren	22.6.87	300	7B1	Delémont		5.7.89	600	9D3
Büren	29.6.87	300	7B2	Delémont		12.7.89	600	9D4
Büren	6.7.87	600	7B3	Delémont		19.7.89	400	9D5
Büren	13.7.87	600	7B4	Delémont		26.7.89	120	9D6
Büren	20.7.87	600	7B5	Delémont		11.7.89	1650	9DADM
Büren	27.7.87	600	7B6	Delémont		12.7.89	1200	9DADM
Büren	16.6.88	340	8B1	Delémont		20.7.89	1200	9DMC
Büren	23.6.88	680	8B2	Delémont		26.7.89	1800	9DMC
Büren	30.6.88	891	8B3	Engollon	CH	20.7.87	400	7EN
Büren	7.7.88	1010	8B4	Engollon	CH	8.7.88	100	8EN
Büren	14.7.88	1060	8B5	Engollon	CH	4.7.89	125	9EN1
Büren	21.7.88	340	8B6	Engollon	CH	11.7.89	150	9EN2
Büren	28.7.88	340	8B7	Engollon	CH	18.7.89	150	9EN3
Büren	4.7.89	600	9B3	Engollon	CH	25.7.89	150	9EN4
Büren	20.6.89	300	9B1	Therwil	CH	7.86	400	6DOK
Büren	27.6.89	600	9B2	Crassier	CH	21.7.86	150	6CR
Büren	11.7.89	600	9B4	Montezillon	CH	20.7.87	250	7MON
Büren	18.7.89	300	9B5	Oberwil/Büren	CH	13.7.87	540	7OBB
Büren	18.7.89	80	9B5R	Prêles	CH	18.7.89	150	9PR
Büren	25.7.89	30	9B6R	Courtelary	CH	18.7.89	100	9CTR1
Neunkirch	24.6.85	4	5K0	Courtelary	CH	25.7.89	150	9CTR2
Neunkirch	6.7.85	100	5K1	Tavannes	CH	18.7.89	100	9TAV
Neunkirch	16.7.85	100	5K2	Le Pâquier	CH	18.7.89	150	9PAQ
Neunkirch	24.7.85	131	5K3	Châtillon	CH	17.7.89	100	9CHA
Neunkirch	7.86	600	6K1	Rossemaison	CH	17.7.89	100	9ROSS
Neunkirch	10.7.86	750	6K2	Montsevelier	CH	19.7.89	100	9MTS
Neunkirch	21.7.87	600	7K1	Poppenwind	DDR	10.7.87	400	7DDR
Neunkirch	28.7.87	600	7K2	Rothamsted	GB	14.7.87	214	7GB
Neunkirch	6.8.87	600	7K3	Kiel	D	29.7.87	400	7SLH
Neunkirch	20.6.88	600	8K1	Liljendal	SF	87	212	7SF1
Neunkirch	4.7.88	800	8K2	Anjala	SF	87	219	7SF2
Neunkirch	18.7.88	700	8K3	Angelholm	S	17.8.87	294	7SV
Neunkirch	15.6.89	600	9K1					
Neunkirch	22.6.89	600	9K2					
Neunkirch	29.6.89	650	9K3					
Neunkirch	6.7.89	1150	9K4					
Neunkirch	13.7.89	600	9K5					

Annexe 1. Plan d'échantillonnage des épis de blé

Localité en Suisse	Date	Nombre d'épis	Code	Localité en Suisse	Date	Nombre d'épis	Code
Büren AB	12.7.85	205	B3	Neunkirch	24.6.85	2	5K0
Büren AB	19.7.85	20	5B4	Neunkirch	6.7.85	50	5K1
Büren ABC	26.7.85	10	5B5	Neunkirch	16.7.85	300	5K2
Büren	1.7.86	60	6B1	Neunkirch	24.7.85	50	5K3
Büren	11.8.86	300	6B5	Neunkirch	10.7.86	50	6K2
Büren	24.8.87	2000	7B8	Delémont	9.7.85	2	6D0
Büren	28.7.88	105	8B7'	Delémont	19.7.89	20	9D5Q
Büren	4.8.88	315	8B8	Sorvilier	12.7.85	18	5SOR1
Büren	4.7.89	80	9B3Q	Sorvilier	19.7.85	20	5SOR2
Büren	11.7.89	100	9B4Q	Pieterlen	12.7.85	13	5PIET
Büren	18.7.89	160	9B5Q	Pieterlen	8.7.86	21	6PIET
Büren	25.7.89	150	9B6Q	Basel	10.7.85	10	5BS

Annexe 2. Plan d'échantillonnage des graminées adventives

Date	Nombre d'échantillons	Surface unitaire en cm ²	Profondeur en cm
19.7.85	1	625	36
26.7.85	1	400	24
4.12.86	36	20	36
11.5.87	54	20	24
6.7.87	21	20	48
23.6.88	1	400	24
9.8.88	5	400	24
11.10.88	20	20	36

Annexe 3. Plan d'échantillonnage du sol

Période	Nombre de pièges		total
	zones emblavées l'année précédente	autres zones	
27.5-8.7.1986	25	27	52
8.7-14.7.1986	8	23	31
1.6-29.6.1987	29	40	69
29.6-21.7.1987	29	28	57
19.5-30.6.1988	22	1	23
30.6-7.7.1988	3	-	3
21-28.7.1988	5	-	5

Annexe 4. Plan d'échantillonnage à l'émergence

Période	Localité	Type de piège	Nombre de pièges
4.7-26.7.1985	Büren	X	4
12.7-26.7.1985	Büren	Y	3
6.7-24.7.1985	Neunkirch	Y	7
8.7-21.7.1986	Büren	Z eau(ϕ 20 cm)	56
30.6-7.7.1988	Büren	Z sol(ϕ 18 cm)	20

Annexe 5. Plan d'échantillonnage des larves matures

Date	Localité	Nombre de coups de filet	Période horaire
22.6.1987	Büren	10	14 h
25.6.1987	Büren	10	14 h
28-29.6.1987	Büren	160	7h45-22h45
2.7.1987	Delémont	50	15 h
6.7.1987	Büren	120	15 h
9.6.1988	Büren	60	15 h
16.6.1988	Büren	50	11h30-13h40
23.6.1988	Büren	30	17h45-19h45

Annexe 6. Plan d'échantillonnage au filet fauchoir

1. (a) Corps bleu-vert métallique. Enormes yeux rouges et bicolores chez le mâle. Oviscapte inséré ventralement.....*M. penetrans*
- (b) Corps noir. Nervation alaire très réduite (*Platygastridae*).....2.
2. (a) Aile antérieure à sous-costale apparente se terminant par un noeud (stigma) (*Inostemmatinae*).....3.

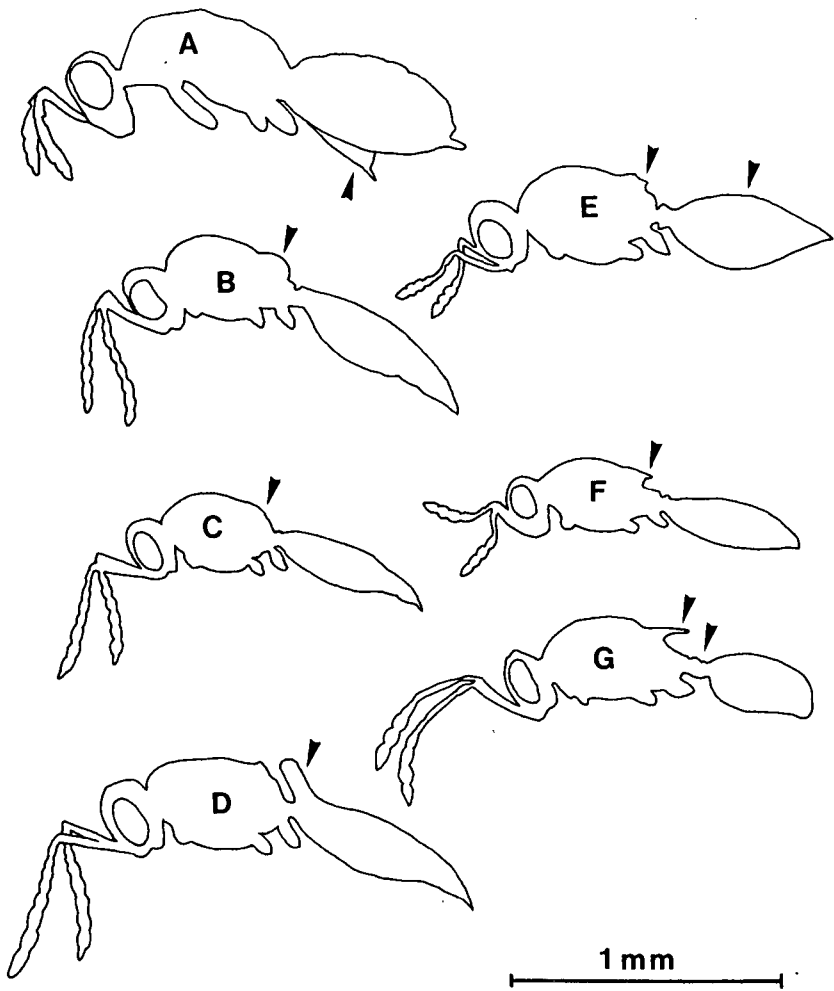


- (b) Aile antérieure à sous-costale absente ou indistincte.....4.



3. (a) Premier tergite abdominal de la femelle muni d'une courte corne surplombant le scutellum. Abdomen déprimé aux tergites 3-5 bien visibles. Scutellum presque plat*I. mosellanae*
- (b) Pas de corne abdominale chez la femelle. Abdomen pyriforme aux tergites 3-5 indistincts. Scutellum portant une gibbosité mucronée.....*I. punctiger*
4. (a) Scutellum inerme (*Platygastrini*).....5.
- (b) Scutellum muni d'une épine (*Synopeadini*).....6.
5. (a) Scutellum à forte gibbosité et thorax velu.....*Platygaster* sp.
- (b) Scutellum presque plat, glabre et brillant.....*E. error*
6. (a) Thorax étroit et comprimé. Scutellum muni d'une courte épine (*Piestopleura* spp.).....7.
- (b) Thorax normal. Scutellum muni d'une longue épine. Pétiole allongé. Corps noir, pattes et antennes jaune-brun.....*L. tipulae*
7. (a) Sillons parapsidaux nuls. Ailes étroites et blanchâtres. Tête 1,9 x plus large que longue.....*Synopeas myles*
- (b) Sillons parapsidaux à peine distincts. Ailes non amincies, brunâtres. Tête 1,7 x plus large que longue....*Piestopleura laura*

Annexe 7. Clé de détermination des parasitoïdes
de *S. mosellana* et *C. tritici*



Annexe 8. Silhouette des diverses espèces de parasitoïdes (♀♀).

La flèche indique les caractères distinctifs.

A: *M. penetrans*

E: *I. punctiger*

B: *Platygaster* sp.

F: *Piestopleura* spp.

C: *E. error*

G: *L. tipulae*

D: *I. mosellanae*

(d'après JOHANSSON, 1936)