

Parasitisme et lutte biologique

É. WAJNBERG ^(a) et N. RIS ^(b)

1. Caractéristiques écologiques des parasitoïdes 259
2. Les différentes étapes du parasitisme 262
3. Caractéristiques démographiques des relations hôtes-parasitoïdes 274
4. Utilisation de parasitoïdes pour lutter contre des ravageurs de culture 280
5. Conclusion 289

a INRA, 400 Route des Chappes, BP 167, 06903 Sophia Antipolis Cedex, France. wajnberg@sophia.inra.fr

b INRA, 1382 Route de Biot, 06560 Valbonne, France. ris@sophia.inra.fr

Introduction

Les parasites exercent sur leurs hôtes des effets négatifs aussi bien au niveau individuel que populationnel. À ce titre, ils peuvent être utilisés pour lutter contre des hôtes nuisibles à l'homme ou à ses activités. C'est sur ce principe que reposent les méthodes de lutte biologique contre des ravageurs de culture. Ces méthodes sont définies globalement comme l'utilisation d'organismes vivants (appelés auxiliaires) pour empêcher ou réduire les pertes ou dommages causés par des organismes nuisibles. Plus d'une centaine d'espèces d'auxiliaires sont utilisées dans le monde mais la très grande majorité est représentée par des insectes parasitoïdes. L'objectif de ce Chapitre est de présenter cette forme de parasitisme, en insistant sur sa formidable diversité écologique, et les conséquences de ce mode de vie particulier sur la dynamique des populations de ces espèces et celles de leurs hôtes. Après une présentation générale des parasitoïdes, nous verrons comment leurs caractéristiques écologiques et dynamiques peuvent être exploitées afin de réguler des populations d'organismes nuisibles, et quelles sont actuellement les récentes avancées susceptibles d'améliorer le succès des programmes de lutte biologique contre des ravageurs de culture. Nous concluons enfin sur la richesse des questions posées par cette forme de parasitisme en terme d'écologie évolutive et sur les applications agronomiques qui en découlent.

1. Caractéristiques écologiques des parasitoïdes

1.1 Généralités

Les parasitoïdes sont des organismes dont les larves se développent aux dépens d'un seul hôte (Godfray, 1994). À ce titre, ils représentent un mode de vie intermédiaire entre les prédateurs et les parasites puisque l'hôte est, à de rares exceptions près, systématiquement tué et qu'il existe une dépendance physiologique étroite entre le parasitoïde et son hôte (Toft et coll., 1991). L'adulte est généralement libre et mobile. Selon les estimations, les parasitoïdes représenteraient entre 8% et 20% des espèces d'insectes décrites à ce jour, la majorité des parasitoïdes appartenant soit à l'ordre des hyménoptères (environ 50 000 espèces décrites), soit à l'ordre des diptères (environ 16 000 espèces connues) (Feener et Brown, 1997). De façon plus anecdotique, des parasitoïdes sont également signalés chez les coléoptères, les lépidoptères, les trichoptères, les neuroptères et les strepsiptères (Quicke, 1997). D'un point de vue évolutif, l'apparition de ce mode de vie s'est déroulée différemment dans les deux principaux ordres. En effet, alors que la transition vers le « parasitoïdisme » ne s'est produite semble-t-il qu'une seule fois chez les hyménoptères, probablement à partir d'un ancêtre mycophage inféodé au bois mort, cette transition a eu probablement lieu de nombreuses fois chez les diptères, sans doute à partir d'ancêtres saprophages ou prédateurs (Eggleton et Belshaw, 1992). Ces origines évolutives différentes expliquent une partie des différences biologiques entre les espèces mais d'autres facteurs, notamment écologiques, doivent également être pris en considération pour expliquer les phénomènes de spéciation et de diversification observés, par exemple, chez les hyménoptères.

1.2 Spectre d'hôtes

Les parasitoïdes infestent principalement d'autres insectes. Cependant, certaines espèces sont capables de parasiter d'autres arthropodes, voire des représentants d'autres phylums, notamment des plathelminthes, des annélides, des mollusques et même certains chordés (Feener et Brown, 1997). Certains de ces hôtes sont parfois eux-mêmes des parasitoïdes et on parle alors d'hyperparasitisme. Le stade parasité est variable d'une espèce à l'autre ce qui permet, lorsqu'il s'agit de parasitoïdes d'insectes, de définir globalement des parasitoïdes d'œufs, de larves, de pupes, voire dans quelques cas d'adultes. Dans certains cas, le parasitisme peut

avoir lieu au stade d'œuf mais avec un développement du parasitoïde suffisamment lent ou différé pour s'achever beaucoup plus tardivement lorsque l'hôte a atteint un stade larvaire (parasitoïdes ovo-larvaires) ou le stade pupe (parasitoïdes ovo-pupaux). Certaines espèces sont également capables de parasiter différents stades : œuf et larve, ou larve et adulte. Le nombre d'espèces susceptibles d'être infestées avec succès varie considérablement d'une espèce à l'autre. Par exemple, certains tachinides sont hautement généralistes (ou polyphages) et peuvent parasiter plusieurs dizaines d'espèces hôtes dans des familles différentes (Stireman et coll., 2006). De nombreuses espèces sont en revanche spécialisées sur une ou quelques espèces hôtes seulement.

Les facteurs déterminant le spectre d'hôtes sont multiples (Godfray, 1994; Stireman et coll., 2006). Les diptères parasitoïdes sont ainsi, dans l'ensemble, plus généralistes que les hyménoptères, laissant suggérer que certaines contraintes ou préadaptations phylogénétiques déterminent en partie le niveau de polyphagie. La taxonomie des hôtes potentiels est également un facteur déterminant, dans la mesure où un parasitoïde peut probablement plus facilement exploiter un nouvel hôte ayant une physiologie et des mécanismes de défense proches de ceux de son hôte d'origine. De même, les parasitoïdes sont plus susceptibles de parasiter des hôtes partageant des exigences écologiques proches. Loin d'être une caractéristique figée, le spectre d'hôtes d'une espèce parasitoïde peut donc évoluer au cours du temps, ou localement, suite à des contraintes particulières. Contrairement à d'autres organismes (Fox et Morrow, 1981; Jaenike, 1990; Nosil, 2002), l'étude des phénomènes de spécialisation écologique ou de la variabilité intraspécifique des spectres d'hôtes des parasitoïdes est encore peu documentée.

1.3 Déterminisme du sexe

Le sexe chez les parasitoïdes est principalement déterminé par trois systèmes : 1) la diplo-diploïdie ; 2) l'haplo-diploïdie ; ou encore 3) la parthénogenèse thélytoque (Normak, 2003). La diplo-diploïdie est le système principal chez les diptères parasitoïdes et correspond à ce qui est observé, par exemple, chez les mammifères. Chaque individu est issu d'un ovocyte fécondé et hérite d'une partie des génomes maternel et paternel, le sexe étant alors déterminé par la combinaison des chromosomes sexuels. Chez la plupart des hyménoptères parasitoïdes, c'est en revanche le système haplo-diploïde qui prédomine. Les femelles sont issues d'ovocytes normalement fécondés tandis que les mâles fertiles proviennent d'ovocytes non fécondés et sont par conséquent haploïdes avec un patrimoine génétique uniquement d'origine maternelle. Une conséquence de ce mode de reproduction est la possibilité, pour les femelles fécondées, de « choisir » la proportion des

sexes dans leur descendance en fécondant ou non les œufs qu'elles pondent (cf. §2.1.e). De nombreux cas de parthénogenèse thélytoque (ou thélytoquie) sont également observés. Dans ce cas, seules des femelles sont présentes et se reproduisent de manière asexuée sans nécessité de s'accoupler. La diploïdie chez les femelles est alors restaurée par des mécanismes variés aboutissant à une reproduction de type clonale. La thélytoquie peut parfois être induite chez une espèce par des agents symbiotiques (cf. Encadré 8-3). Enfin, chez certaines espèces, des lignées à reproduction sexuée et asexuée peuvent coexister (Amat et coll., 2006). Loin d'être anecdotique, la connaissance du déterminisme du sexe est capitale pour comprendre non seulement l'évolution et l'écologie des parasitoïdes, mais également pour optimiser leur utilisation en tant qu'auxiliaires de lutte biologique contre des ravageurs de culture.

1.4 Autres traits d'histoire de vie

Selon les espèces, les stades immatures (œufs, larves) des parasitoïdes peuvent se développer soit à l'intérieur, soit à l'extérieur de leurs hôtes : on parle alors d'endo- ou d'ectoparasitoïdes, respectivement. La possibilité de se développer ou non en présence d'un ou plusieurs congénères aux dépens d'un même hôte conduit à faire la distinction entre parasitoïdes solitaires ou grégaires. Cette distinction doit toutefois être prise avec précaution, certaines espèces pouvant se développer d'une façon ou d'une autre selon les caractéristiques (espèce, taille, qualité) de leur hôte.

La durée relative de l'interaction entre l'hôte et le parasitoïde est également importante et l'on distingue ainsi les espèces idiobiontes qui tuent et exploitent rapidement leurs hôtes, des espèces koïnobiontes qui permettent à leur hôte de continuer plus ou moins normalement leur développement avant de succomber sous l'effet du développement parasitaire (Askew et Shaw, 1986).

Chez l'adulte parasitoïde, la disponibilité des œufs varie également de façon très nette, certaines espèces disposant de la totalité de leurs œufs matures dès l'émergence de la femelle (espèces pro-ovogéniques) tandis que d'autres produisent des nouveaux œufs tout au long de leur vie (espèces syn-ovogéniques). En fait, la distinction est probablement beaucoup moins nette et il semble exister en pratique un continuum entre ces deux stratégies extrêmes (Jervis et coll., 2001).

L'importance et les modalités de la nutrition des adultes parasitoïdes sont également très variables. En effet, si de nombreuses espèces ont une alimentation nulle ou limitée à des substances sucrées (miellat, nectar, etc.) (Wäckers, 2003), d'autres pratiquent le « *host-feeding* » en consommant une partie de l'hémolymphe ou des tissus de l'hôte susceptible d'être parasité (Jervis et Kidd, 1986). Cet apport nutri-

tif se révèle déterminant pour prolonger la vie du parasitoïde, ou pour produire des œufs. Cette activité de nutrition du parasitoïde peut conduire ou non à la mort de l'hôte. Les modalités de ce comportement, présent chez près de 17 familles d'hyménoptères ainsi que chez certains diptères, peuvent affecter profondément la dynamique de l'interaction hôte-parasitoïde (Heimpel et Collier, 1996).

1.5 Covariation entre traits d'histoire de vie

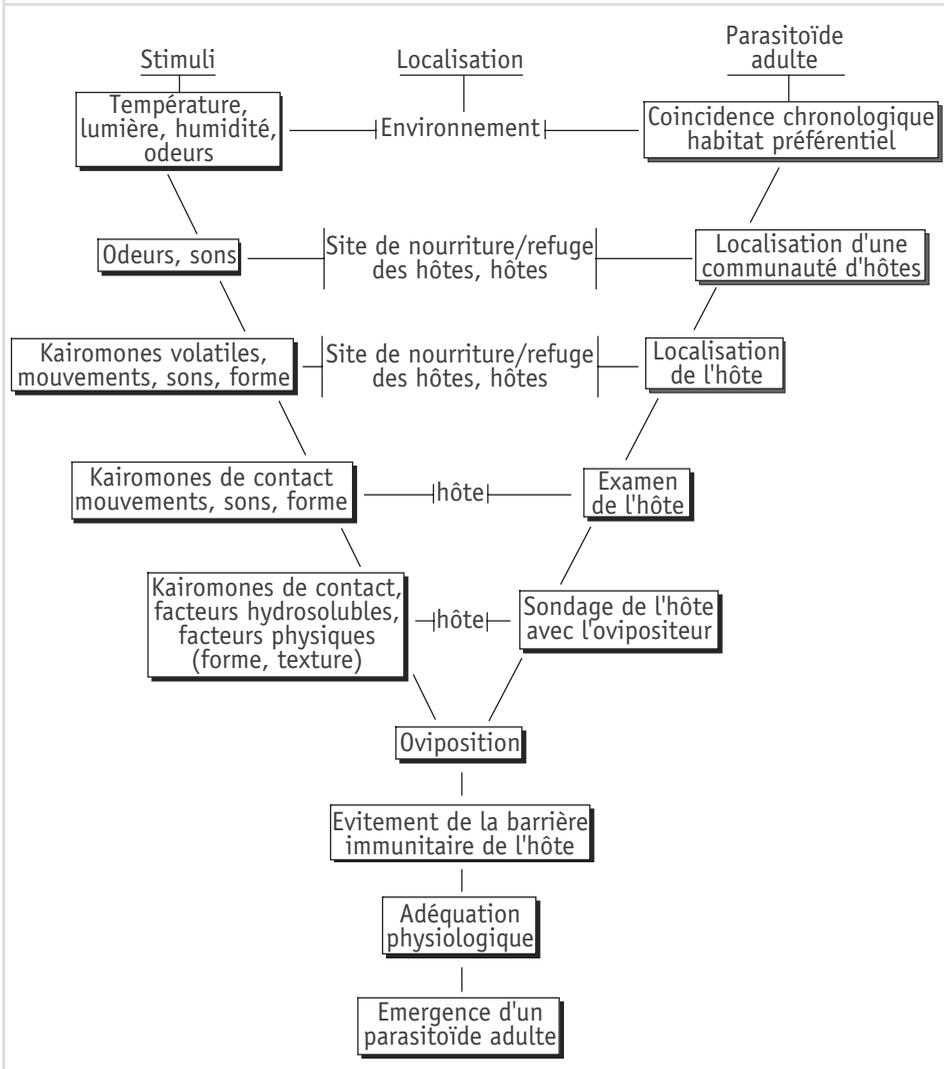
Face à la diversité des parasitoïdes, un des objectifs de l'écologie évolutive est de comprendre l'existence éventuelle de covariations des caractères rapidement présentés ci-dessus (Godfray, 1994; Mayhew et Blackburn, 1999; Jervis et coll., 2001). Globalement, ces études mettent en évidence une dichotomie entre d'une part des endoparasitoïdes koïnobiontes plutôt pro-ovogéniques et spécialisés sur un nombre restreint d'hôtes et, d'autre part, des ectoparasitoïdes idiobiontes synovogéniques pratiquant le *host-feeding* et plutôt généralistes. Cependant, les causes de ces associations entre caractères restent encore largement débattues. Par exemple, H.C.J. Godfray (1994) recense un ensemble de pressions de sélection pouvant orienter vers l'une ou l'autre des deux stratégies. De plus, les contraintes phylogénétiques limitent probablement dans certaines lignées de parasitoïdes les possibilités de transition (par exemple, de l'ecto- vers l'endoparasitisme) par manque de préadaptations. Enfin, il est nécessaire de garder en mémoire que les covariations entre caractères, précédemment évoquées, souffrent de très nombreuses exceptions.

2. Les différentes étapes du parasitisme

Pour qu'un parasitoïde réussisse son infestation et son développement, il est communément admis que plusieurs étapes chronologiques doivent être franchies avec succès (Doutt, 1959; Vinson, 1975, 1976). Ces différentes étapes sont représentées schématiquement sur la Figure 8-1. Elles correspondent à deux grandes parties du cycle de vie de ces insectes. La première correspond à la perception, par une femelle, d'une série de stimuli qui vont lui permettre de réduire progressivement son aire de recherche pour aboutir à la découverte d'un hôte et à son acceptation en tant que site de ponte (on parle alors d'oviposition). Les étapes de cette première phase sont qualifiées de pré-ovipositionnelles et dépendent du comportement des femelles adultes (Vinson, 1981). La seconde partie, qui concerne les

stades immatures se développant dans l'hôte, est qualifiée de post-ovipositionnelle et met en œuvre des mécanismes liés à la physiologie de l'association entre les deux partenaires (Vinson et Iwantsch, 1980a, b). Reprenons en détail ces différentes étapes afin de comprendre quels en sont les enjeux biologiques, écologiques et évolutifs.

FIG. 8.1 | Représentation schématique des différentes étapes impliquées dans le fonctionnement d'une interaction hôte-parasitoïde, des stimuli mis en œuvre et leurs localisations (modifié d'après Vinson, 1975)



2.1 Étapes pré-ovipositionnelles

C'est au cours de ces étapes qu'une femelle parasitoïde adulte partira à la recherche d'hôtes pour y déposer une descendance. Les mécanismes impliqués dans ces étapes pré-ovipositionnelles reposent sur les caractéristiques écologiques des niches occupées et les caractéristiques comportementales des deux partenaires. Ces mécanismes vont déterminer la capacité des femelles parasitoïdes à découvrir et à attaquer leurs hôtes et vont donc conditionner l'impact parasitaire sur la dynamique des populations hôtes.

a) Recherche de l'habitat de l'hôte

Une femelle parasitoïde adulte récemment émergée ne se trouve généralement pas à proximité d'hôtes à attaquer. Elle doit, dans un premier temps, partir à la recherche d'habitats potentiellement colonisés par des hôtes. De nombreux travaux démontrent le rôle important joué par les caractéristiques visuelles, acoustiques et surtout olfactives de l'habitat des hôtes dans sa détection par les femelles parasitoïdes (Vinson, 1976, 1981). Certains hôtes sont attaqués non pas parce qu'ils sont préférés, mais simplement parce qu'ils vivent dans un habitat accessible et activement recherché par les femelles parasitoïdes. C'est ainsi qu'a été montré, par exemple, que les femelles *Leptopilina bouvardi* sont attirées par l'éthanol, produit de fermentation qui est présent dans les fruits en décomposition où vivent ses hôtes, les larves de la drosophile *Drosophila melanogaster* (Boulétreau et David, 1980). Plus récemment, des chercheurs ont démontré que certaines plantes émettent, en cas d'attaques par des phytophages, des molécules caractéristiques, appelées synomones, qui peuvent être utilisées par des parasitoïdes pour trouver de façon précise un habitat infesté par leurs hôtes (Turlings et coll., 1990). Une telle « communication chimique » entre niveaux trophiques ouvre de nombreuses questions de recherche aussi bien au niveau fondamental (étude des causes proximales et évolutives) qu'appliqué (utilisation de synomones pour la protection des cultures).

b) Recherche de l'hôte

Une fois un site potentiellement habitable trouvé, la femelle doit commencer à rechercher un hôte proprement dit à partir de stimuli parfois acoustiques ou visuels, mais généralement plutôt chimiques et olfactifs qui proviennent ici des hôtes eux-mêmes. Ces signaux sont qualifiés de kairomones. Il s'agit, par exemple, de phéromones sexuelles impliquées dans la recherche et la reconnaissance de partenaires pour la reproduction. Dans ce cas, la femelle parasitoïde agit comme

un véritable espion en détournant à son avantage des signaux qui ne lui sont pas initialement destinés (Noldus, 1989).

Les mécanismes impliqués dans cette étape sont souvent complexes et présentent parfois des niveaux de spécificité extraordinairement élevés. Ceci traduit très probablement la mise en œuvre de pressions de sélection importantes aboutissant à des mécanismes d'adaptation particulièrement élaborés. Par exemple, le parasitoïde *Cardiochiles nigriceps* est capable de reconnaître des composés (le 13-méthyl dotriacontane) présents dans les glandes mandibulaires des larves du papillon *Heliothis virescens*, et de se servir de ce signal pour remonter jusqu'à lui. Un simple changement dans la branche méthylée sur un des carbones de la molécule peut détruire totalement son activité vis-à-vis de la femelle parasitoïde (Vinson et coll., 1975).

c) Acception de l'hôte

Une fois l'hôte trouvé, la femelle doit encore s'assurer que celui-ci peut convenir au développement de sa descendance. Cet hôte est-il de la bonne espèce ? Est-il du bon stade ? Est-il dans un état physiologique adéquat ? N'a-t-il pas déjà été attaqué précédemment ? Autant de questions auxquelles la femelle va devoir répondre grâce encore à des signaux physiques (taille, forme, couleur) ou chimiques provenant de l'hôte découvert. Ces signaux peuvent être situés à l'extérieur de l'hôte et sont alors généralement perçus par le parasitoïde grâce à de nombreux récepteurs situés sur ses antennes qui sont richement innervées. Ils peuvent aussi se situer à l'intérieur de l'hôte et sont détectés grâce à des organes sensoriels situés sur l'ovipositeur (organe de ponte) lors de son insertion dans l'hôte. Au cours de cette étape également, les mécanismes en jeu peuvent être extraordinairement spécifiques aboutissant à des situations où seul un stade particulier d'une espèce hôte clairement identifiée sera parasité. Ici encore, de puissantes interactions sélectives entre les deux partenaires ont probablement contribué à la riche diversité des stratégies adoptées par les femelles parasitoïdes.

Chez de nombreuses espèces, les informations recueillies par les femelles parasitoïdes permettent également de détecter des hôtes déjà parasités, soit par elles-mêmes précédemment, soit par une ou plusieurs autres femelles conspécifiques ou d'une autre espèce. La décision de pondre dans un hôte déjà parasité (on parle de superparasitisme) est généralement risquée pour un parasitoïde solitaire puisqu'elle entraîne une compétition à l'intérieur de l'hôte. Cependant, plusieurs travaux théoriques prédisent dans quelles situations une telle décision comportementale peut être avantageuse (van Alphen et Visser, 1990 ; Plantegenest et coll., 2004). Un grand nombre de travaux expérimentaux montrent que la décision de superparasitisme est souvent conforme à ces prédictions théoriques.

d) Choix du nombre de descendants par hôte

Chez les parasitoïdes grégaires (cf. §1.4), les informations recueillies lors de l'examen interne et externe des hôtes peuvent permettre aux femelles d'ajuster précisément le nombre de descendants qu'elles doivent déposer par hôte. Des hôtes plus gros pourront en effet permettre le développement d'un nombre plus élevé de descendants. Plusieurs travaux expérimentaux ont montré que les femelles parasitoïdes sont effectivement capables d'estimer la taille de leurs hôtes pour y pondre un nombre adéquat d'œufs. Chez le parasitoïde d'œufs *Trichogramma minutum* par exemple, la femelle inspecte d'abord la surface de l'œuf à attaquer en utilisant ses antennes. Plus l'œuf est gros, plus l'angle entre la tête et le premier segment antennaire sera petit, et il a été démontré que les femelles utilisaient ce paramètre angulaire pour contrôler le nombre d'œufs qu'elles vont pondre dans l'hôte ainsi inspecté (Schmidt et Smith, 1986).

e) Choix du sexe du descendant

Chez les espèces haplo-diploïdes, les femelles fécondées ont la capacité de déterminer le sexe de leurs descendants en fécondant ou non l'ovocyte pondu (cf. §1.3). Ce choix peut être influencé soit par la qualité de l'hôte, soit par le nombre de compétitrices présentes sur le site. Dans tous les cas, d'importantes pressions de sélection s'exercent alors, conduisant les femelles à adopter la sex ratio (*i.e.*, proportion de fils et de filles) qui va maximiser leur succès reproducteur (Encadré 8-1).

ENCADRÉ 8.1 | *Proportion optimale de mâles et de femelles dans la descendance des insectes parasitoïdes*

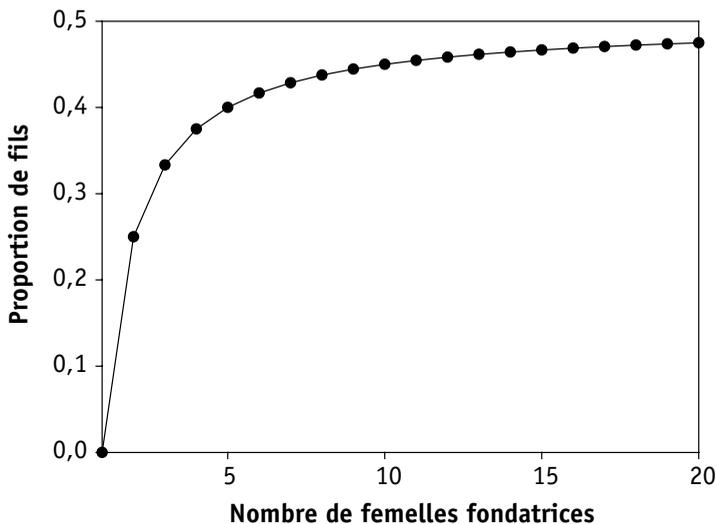
Beaucoup de femelles parasitoïdes possèdent un déterminisme du sexe particulier, l'haplo-diploïdie, qui leur permet de contrôler précisément si chaque œuf pondu sera mâle ou femelle (cf. §1.3). Ces femelles étant sous l'influence de fortes pressions de sélection pour se reproduire, on peut s'interroger sur la proportion optimale de fils et de filles (*i.e.*, la sex-ratio) qu'elles doivent produire pour maximiser la transmission de leur patrimoine génétique aux générations suivantes. Depuis 1930, on sait que dans une population où les croisements se font au hasard (panmixie), la sex-ratio optimale est de 50% de mâles et 50% de femelles (Fisher, 1930). La raison de cet équilibre réside dans le fait que chaque mère réalise un gain en valeur sélective qui est équivalent si elle produit un fils ou une fille. Qui plus est, cet équilibre est une stratégie évolutivement stable (ESS) (Charnov, 1982). Si un des deux sexes se trouvait produit en plus petite proportion, il serait alors avantagé en ayant plus d'opportunités de se reproduire, et ceci conduirait la sex-ratio de la population à revenir à son état d'équilibre.

Chez les insectes parasitoïdes, il n'est pas rare que les croisements ne se fassent pas au hasard. En effet, le plus souvent leurs hôtes sont concentrés en petits agrégats de quelques individus à quelques dizaines d'individus, isolés et distants, colonisés par quelques femelles parasitoïdes seulement. Les descendants qui en émer-

gent s'accouplent entre eux avant de partir à la recherche de nouveaux hôtes à attaquer. Puisque le nombre de femelles exploitant chaque agrégat d'hôtes reste faible, les croisements entre leurs descendants ne sont plus au hasard mais entre descendants apparentés. Il peut être montré que si n femelles colonisent un groupement d'hôtes, la proportion optimale de fils qu'elles devraient pondre est de $(n-1)/2n$. C'est le modèle dit de « *local mate competition* » de W.D. Hamilton (1967) (voir figure ci-dessous). Lorsqu'une seule femelle colonise un agrégat d'hôtes ($n = 1$), elle ne devrait produire, d'après ce modèle, aucun mâle. De manière plus réaliste, elle doit pondre juste assez de fils pour féconder ses filles, c'est-à-dire effectivement très peu car les mâles peuvent généralement s'accoupler plusieurs fois. Lorsque le nombre de femelles fondatrices augmente, il devient alors de plus en plus rentable de produire des mâles car ceux-ci pourront alors féconder les filles des femelles autres que leur propre mère. On se rapproche alors de plus en plus d'une situation de croisement au hasard, et le modèle de Hamilton converge effectivement à l'infini vers une sex-ratio équilibrée de 50% de mâles et de femelles, conformément au modèle initial de R.A. Fisher (1930).

De nombreux travaux expérimentaux montrent que de nombreuses espèces parasitoïdes suivent assez précisément ces prédictions (King, 1993).

Figure: Proportion optimale de fils que les femelles parasitoïdes devraient pondre en fonction de leur nombre sur un agrégat d'hôtes, selon le modèle dit de « *local mate competition* » de W.D. Hamilton (1967).



Charnov, E. L. (1982). *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton.

Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.

Hamilton, W. D. (1967). Extraordinary sex ratio. *Science* **156**: 477-488.

King, B. H. (1993). Sex ratio manipulation by parasitoid wasp. In: *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites* (ed. D. A. Wrensch et M. A. Ebbert). Chapman & Hall, New York & London: 418-441.

f) Temps de résidence sur des agrégats d'hôtes

De manière très générale, les insectes – et plus particulièrement les parasitoïdes – sont des animaux dont la vie adulte est courte. C'est la raison pour laquelle la majorité des travaux théoriques qui cherchent à identifier les stratégies optimales de reproduction s'intéressent à la manière de maximiser le nombre de descendants produits par un parasitoïde par unité de temps. La majorité des hôtes sont concentrés en petits agrégats dans l'environnement (Encadrés 8-1 et 8-2). Les femelles doivent donc optimiser leur temps de résidence sur chaque agrégat d'hôtes avant de partir pour en trouver d'autres. Il existe aujourd'hui de nombreux travaux théoriques qui prédisent le temps optimal que devraient investir les femelles parasitoïdes sur des agrégats de leurs hôtes (Encadré 8-2) et de nombreuses espèces de parasitoïdes suivent assez précisément ces prédictions.

ENCADRÉ 8.2 | Optimisation du temps de résidence sur des agrégats d'hôtes

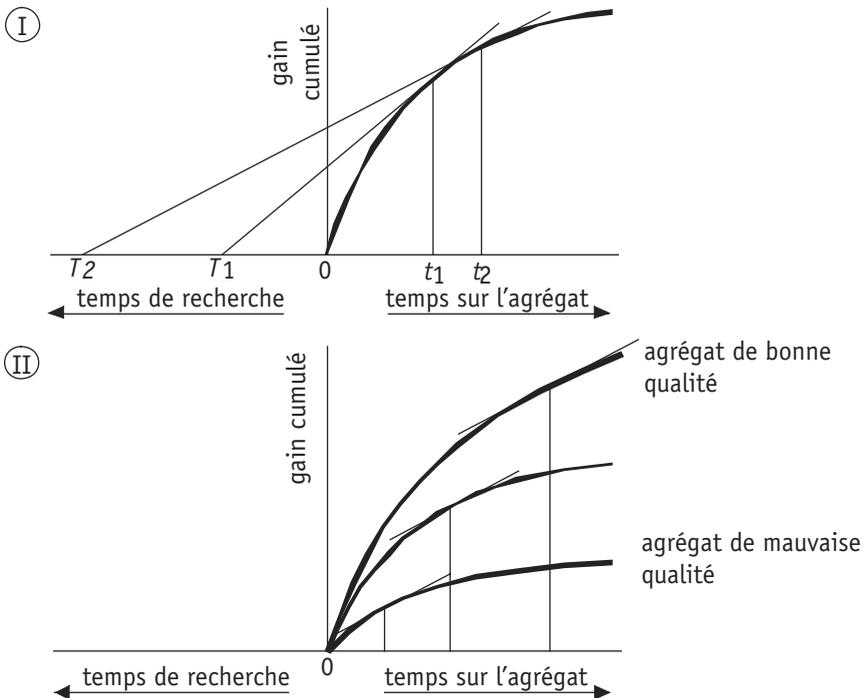
La grande majorité des espèces parasitoïdes s'attaquent à des hôtes distribués dans l'environnement sous la forme d'agrégats, distants les uns des autres. Face à cette situation écologique particulière, les femelles parasitoïdes ont probablement été sélectionnées pour optimiser leur temps de résidence sur chacun de ces agrégats afin de maximiser le nombre de descendants qu'elles produisent par unité de temps. Lorsqu'une femelle exploite un agrégat, le nombre d'hôtes disponibles décroît de manière progressive et il existe également un coût, en terme de temps mais aussi en terme de survie, à le quitter pour en chercher un autre. En l'absence de compétiteurs, le temps de résidence optimal d'une femelle sur un agrégat est dicté par le théorème dit de la « valeur marginale » (Charnov, 1976). Dans ce modèle, la femelle met un temps T à chercher l'agrégat dans l'environnement, et l'exploite durant un temps t , produisant un nombre cumulé de descendants $f(t)$, fonction dont la pente décroît continuellement en raison de l'épuisement progressif du nombre d'hôtes restant à attaquer. Appelons $R(t)$ le nombre de descendants produits par unité de temps investi, ainsi $R(t) = f(t) / (T+t)$. Le temps t qui maximise cette fonction est celui qui annule sa dérivée première, soit :

$$\frac{\partial R(t)}{\partial t} = 0 \rightarrow \frac{\partial f(t)}{\partial t} = \frac{f(t)}{T+t}$$

Une solution graphique permettant de trouver le temps de résidence optimal est présentée sur la Figure ci-dessous.

D'après ce modèle théorique, tous les mécanismes susceptibles de modifier le taux de rencontre d'hôtes potentiels par unité de temps auront donc une influence sur le temps de résidence optimal. Par exemple, si une femelle passe beaucoup de temps pour trouver un agrégat dans l'environnement, le nombre d'hôtes qu'elle attaquera par unité de temps investi sera faible et le théorème de la valeur marginale prédit, dans ce cas, que cette femelle devrait exploiter cet agrégat plus longtemps avant de l'abandonner pour partir en rechercher un autre. De plus, si la qualité des agrégats (exprimée ici en nombre potentiel d'hôtes disponibles) varie dans l'environnement, le modèle prédit que les femelles devraient exploiter plus longtemps des agrégats de meilleure qualité. De nombreux travaux expérimentaux montrent que les femelles parasitoïdes suivent généralement assez précisément ces prédictions (Wajnberg et coll., 2000, 2006).

Figure: Représentation graphique du « théorème de la valeur marginale ». Le temps mis par la femelle parasitoïde pour trouver un agrégat d'hôtes potentiels est représenté par des abscisses négatives. Une fois l'agrégat trouvé, le nombre cumulé de descendants produits (qui correspond au nombre cumulé d'hôtes attaqués) est représenté en traits épais. Le temps de séjour optimal sur l'agrégat en cours d'exploitation correspond à l'abscisse du point de contact de la tangente à la courbe de gain cumulé, cette tangente ayant pour origine le temps auquel commence la recherche de l'agrégat (I). Ce modèle théorique prédit que le temps de séjour optimal sur l'agrégat devra être d'autant plus long que la femelle aura passé beaucoup de temps à le chercher. Sous une autre forme, ce modèle prédit également que la femelle devra abandonner l'agrégat en cours d'exploitation lorsque la vitesse d'acquisition de gain par unité de temps (pente de la courbe) aura diminué jusqu'à une valeur seuil qui correspond à la valeur maximale moyenne réalisable sur tous les agrégats disponibles dans l'environnement. Cette valeur ne dépend pas de la qualité de l'agrégat, mais elle sera atteinte plus tôt sur un agrégat de mauvaise qualité. Ce modèle prédit donc que les femelles devraient investir d'autant moins de temps que l'agrégat en cours d'exploitation est de mauvaise qualité (II).



Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**:129-136.

Wajnberg, E., Bernhard, B., Hamelin, F. et Boivin, G. (2006). Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**:1-10.

Wajnberg, E., Fauvergue, X. et Pons, O. (2000). Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: An experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology* **11**: 577-586.

2.2 Étapes post-ovipositionnelles

Une fois un hôte attaqué avec succès, l'œuf puis la larve du parasitoïde se retrouvent dans un environnement dont les caractéristiques sont particulières. En effet, l'hôte constitue avant tout un milieu de vie que le parasitoïde doit préserver jusqu'à la fin de son développement mais cet hôte représente également une ressource nutritionnelle qu'il doit exploiter et un milieu hostile qui dispose de mécanismes de défense contre lesquels il doit se protéger. Face à cette triple contrainte, les parasitoïdes ont développé différentes stratégies faisant intervenir soit des molécules injectées par la femelle au cours de l'oviposition, soit des adaptations particulières de l'œuf ou de la larve parasitoïde pour aboutir à un développement complet et réussi. La disponibilité et les modes d'action de ces différents mécanismes varient considérablement suivant l'origine phylogénétique et le mode de vie du parasitoïde. Ils partagent cependant deux fonctions principales: 1) contourner, détruire ou détourner rapidement les défenses immunitaires de l'hôte; 2) réguler sur le long terme le développement de l'hôte pour l'assujettir aux besoins du parasitoïde en développement. Conjointement à ces deux aspects qui sont abordés ci-dessous, d'autres composantes de l'adéquation de l'hôte au parasitoïde («*host suitability*» selon Vinson et Iwantsch, 1980a) sont également importantes. Ainsi, la quantité et la qualité nutritives de l'hôte déterminent fortement non seulement la survie de la larve parasitoïde, mais également le phénotype de l'adulte qui en résulte (taille, fécondité, longévité, etc.). De même, l'interaction hôte-parasitoïde peut également être sensiblement modulée par de nombreux facteurs environnementaux biotiques, tels que la présence de pathogènes (Hochberg, 1991), ou abiotiques, tels que la température (Ris et coll., 2004).

a) Réponse immunitaire de l'hôte

Le principal moyen de défense des hôtes face au développement du parasitoïde est l'encapsulation de l'œuf ou de la jeune larve parasitoïde (Carton et Nappi, 1997). Ce processus fait appel à différents types cellulaires, regroupés sous le nom d'hémocytes, qui vont successivement assurer la reconnaissance du corps étranger, adhérer à sa surface, recruter d'autres cellules afin de former une capsule progressivement mélanisée autour de l'intrus et finalement tuer le parasitoïde probablement par asphyxie ou émission de composés toxiques. Face à ce mécanisme de résistance, trois tactiques principales de réponse ont été montrées chez les parasitoïdes (Strand et Pech, 1995). La première consiste à éviter cette réaction, soit en limitant simplement l'interaction avec l'hôte (ectoparasitisme), soit en infestant des stades très précoces sans défenses, soit en se protégeant dans des tissus spécifiques (muscle, tube digestif, glande, etc.) incapables d'initier la réaction de défense. Une autre tactique, utilisée chez de nombreux diptères parasitoïdes, consiste à détourner la réaction immunitaire en s'isolant à l'intérieur du corps de l'hôte tout en maintenant un

« tunnel respiratoire » vers l'extérieur afin d'éviter l'asphyxie. Enfin, de nombreuses espèces détruisent les défenses immunitaires de leurs hôtes à l'aide de différents facteurs de virulence. Dans bien des associations hôtes-parasitoïdes, des processus coévolutifs complexes se mettent ainsi en place chez chacun des partenaires pour sortir vainqueur de la confrontation, conduisant à l'existence d'une variabilité intraspécifique chez l'hôte et chez le parasitoïde des niveaux de résistance ou de virulence observés (Carton et Nappi, 1997; Kraaijeveld et Godfray, 1999).

b) Régulation de l'hôte

En raison de la proximité physiologique entre l'hôte et le parasitoïde, la synchronisation des développements des deux protagonistes est capitale pour la réussite du développement parasitaire. P. O. Lawrence (1986) distingue à ce titre deux types de parasitoïdes : 1) ceux qui utilisent les hormones de leurs hôtes pour réguler leur propre développement ; et 2) ceux qui perturbent le développement de leurs hôtes en induisant des mues, voire des métamorphoses précoces, ou au contraire en bloquant définitivement leur développement à un stade pré-imaginal (*i.e.*, avant le stade adulte). Ces manipulations de la physiologie de l'hôte font intervenir différents facteurs de régulation qui agissent principalement sur deux hormones, l'hormone juvénile et les ecdystéroïdes, impliquées dans la mue ou la métamorphose chez les insectes (Beckage et Gelman, 2004).

c) Facteurs de virulence et de régulation

L'étude des facteurs de virulence et de régulation est actuellement un champ de recherche en pleine expansion qui a fait récemment l'objet de différentes articles de synthèse (Strand et Pech, 1995; Beckage et Gelman, 2004; Pennacchio et Strand, 2006).

► Facteurs de virulence

Le venin est probablement « l'arme ancestrale » des parasitoïdes contre leurs hôtes. Le rôle premier des venins est de paralyser l'hôte soit de façon temporaire pour faciliter l'oviposition, soit de façon permanente. Parfois, il contribue également à la régulation de l'hôte en empêchant sa mue. Chez certains parasitoïdes, le venin facilite également l'action d'autres facteurs de virulence, tels que les polyDNAvirus (PDVs).

Les PDVs sont des symbiontes particuliers présents chez deux familles d'hyménoptères parasitoïdes, les *Braconidae* et les *Ichneumonidae* (on parle de bracovirus et d'ichneumovirus, respectivement). Comme leur nom le suggère, les PDVs ont une grande similarité avec des virus (Encadré 8-3), mais leur ADN est intégré à celui de l'hôte parasitoïde et leur réplication ne s'opère que dans certains tissus et à certains stades de la femelle parasitoïde adulte. Les virions sont injectés avec l'œuf du parasitoïde au cours de l'oviposition dans l'hôte où ils s'expriment plus

ou moins rapidement et durablement selon les espèces. Les PDVs ont un rôle majeur dans la suppression de la réponse immunitaire des hôtes, en modifiant ou détruisant les cellules qui sont impliquées. Dans de nombreux cas, une action des PDVs a également été démontrée sur le système endocriné de l'hôte, entraînant soit des mues ou des métamorphoses précoces, soit au contraire un blocage du développement de l'hôte à un stade donné. Chez d'autres espèces parasitoïdes, des structures proches des virus mais dépourvues en acides nucléiques (les VLPs pour « *Virus-like particles* ») jouent un rôle semblable aux PDVs.

► Facteurs de régulation

Les tératocytes sont des cellules qui dérivent de la membrane séreuse qui entoure l'œuf de certains parasitoïdes. Après l'éclosion, ces cellules se dissocient et se dispersent dans l'hémolymphe de l'hôte où elles grandissent considérablement. Leur rôle reste encore mal connu mais il semble que ces cellules puissent être par la suite ingérées par la larve de parasitoïde, leur servant ainsi d'apport nutritionnel. D'autres fonctions concernant la régulation de l'hôte sont également évoquées. Enfin, le parasitoïde contribue lui-même, par ses propres sécrétions, à contrer les défenses de son hôte et à le réguler. Ainsi, de nombreuses études ont montré que certains parasitoïdes sont capables de sécréter dans l'hémolymphe de l'hôte des hormones afin de réguler son développement.

ENCADRÉ 8.3 | *Quand les parasitoïdes sont eux-mêmes parasités...*

Outre leurs hôtes, les parasitoïdes sont dans la nature en interaction avec de nombreux autres organismes : prédateurs, pathogènes, compétiteurs, etc. Parmi ceux-ci, les endosymbiotes sont longtemps restés inaperçus mais leur influence sur le phénotype du parasitoïde et leur rôle sur leur écologie et leur évolution sont aujourd'hui de plus en plus reconnus (Boulétreau et Fleury, 2005). Ces symbiotes sont soit des virus, soit des bactéries.

Les Virus

Les parasitoïdes, notamment les hyménoptères, sont infestés par de nombreux virus à ADN (ascovirus, par exemple) ou ARN (rhéovirus) dont l'influence est très variable (Renault et coll., 2005; Stasiak et coll., 2005). Dans de nombreux cas, le virus profite de l'activité de parasitisme pour être transmis dans son hôte final. Il se multiplie alors rapidement, entraînant la mort de l'hôte et du parasitoïde. Il s'agit donc d'un parasitisme du parasitoïde par le virus. Dans d'autres cas, la relation est plutôt de type commensal, le virus profitant du parasitoïde pour se transmettre lors des ovipositions ou de façon verticale (de mère à descendants) sans contrepartie (positive ou négative) pour le parasitoïde. Enfin, dans certains cas, la relation parasitoïde-virus semble avoir évolué vers un réel mutualisme, à tel point que ce qu'il reste des virus est considéré par certains auteurs comme des organelles, au même titre par exemple que les mitochondries (Federici et Bigot, 2003). Ils jouent alors un rôle capital de facteur de virulence et de régulation (cf. §2.2.c), assurant simultanément la survie du parasitoïde ainsi que leur propre transmission puisque leur ADN est intégré à celui du parasitoïde. Récemment, le rôle majeur d'un virus sur le comporte-

ment de ponte dans la décision prise par la femelle de superparasiter, c'est-à-dire de déposer un œuf dans un hôte déjà parasité soit par elle-même, soit par une congénère (cf. §2.1.c), a été mis en évidence chez un hyménoptère parasitoïde, démontrant l'étendue des interactions possibles entre parasitoïdes et virus (Varaldi et coll., 2003).

Les Bactéries

De nombreuses bactéries sont également hébergées par des parasitoïdes, parmi lesquelles les représentants du genre *Wolbachia* (Werren et Windsor, 2000). Les *Wolbachia* sont des alpha protéobactéries endosymbiotiques (*i.e.*, situées dans le cytoplasme des cellules de leurs hôtes) de la famille des rickettsies qui sont présentes chez au moins 16% des espèces d'insectes, et en particulier chez de nombreux hyménoptères parasitoïdes. Leurs effets sur les hôtes sont complexes et variables suivant les systèmes étudiés. Les effets les plus spectaculaires de ces bactéries s'expriment sur la reproduction de l'hôte qui devient profondément altérée. Chez certaines espèces normalement haplo-diploïdes (cf. §1.3), certains variants de *Wolbachia* sont capables d'induire de la thélytoquie, les femelles gagnant la possibilité de donner une descendance femelle en l'absence de fécondation. Cette induction de la thélytoquie pourrait se révéler particulièrement intéressante dans le cadre de la lutte biologique afin de limiter les coûts de production et d'améliorer l'efficacité après les lâchers, les mâles parasitoïdes n'ayant aucune « utilité » en terme d'impact sur les populations hôtes (Stouthamer, 2003). Chez d'autres espèces, l'effet induit est l'incompatibilité cytoplasmique qui se traduit par la diminution du nombre de femelles produites lors de certains croisements entre des individus ayant des variants de *Wolbachia* différents, dits « incompatibles ». Les conséquences de l'incompatibilité cytoplasmique sont probablement très vastes, allant de l'isolement reproductif entre des populations possédant des variants différents jusqu'à la perturbation des mécanismes d'ajustement du nombre ou du sexe des descendants (cf. §1.3). L'issue de ces interactions entre endosymbiotes et parasitoïdes peut également prendre une tournure inattendue comme, par exemple, chez l'hyménoptère parasitoïde *Asobara tabida* où *Wolbachia* est devenue indispensable pour l'ovogenèse du parasitoïde (Dedeine et coll., 2001).

Références

- Boulétreau, M. et Fleury, F. (2005). Parasitoid insects and their prokaryotic helpers: gifted parasites? *Bulletin de la Société Zoologique de France* **130**: 177-192.
- Dedeine, F., Vavre, F., Fleury, F., Loppin, B., Hochberg, M. E. et Boulétreau, M. (2001). Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 6247-6252.
- Federici, B. A. et Bigot, Y. (2003). Origin and evolution of polydnviruses by symbiogenesis of insect DNA viruses in endoparasitic wasps. *Journal of Insect Physiology* **49**: 419-432.
- Renault, S., Stasiak, K., Federici, B. A. et Bigot, Y. (2005). Commensal and mutualistic relationships of reoviruses with their parasitoid wasp hosts. *Journal of Insect Physiology* **51**: 137-148.
- Stasiak, K., Renault, S., Federici, B. A. et Bigot, Y. (2005). Characteristics of pathogenic and mutualistic relationships of ascoviruses in field populations of parasitoid wasps. *Journal of Insect Physiology* **51**: 103-115.
- Stouthamer, R. (2003). The use of unisexual wasps in biological control. In: *Quality control and production of biological control agents: theory and testing procedures*. (ed. J. C. van Lenteren). CAB International, Oxon: 93-113.
- Varaldi, J., Fouillet, P., Ravallec, M., Lopez-Ferber, M., Boulétreau, M. et Fleury, F. (2003). Infectious behavior in a parasitoid. *Science* **302**: 1930.
- Werren, J. H. et Windsor, D. (2000). *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **267**: 1277-1285.

3. Caractéristiques démographiques des relations hôtes-parasitoïdes

Il existe une importante quantité de travaux, parfois expérimentaux mais souvent théoriques, qui ont cherché à décrire, comprendre et donc à expliquer les fluctuations temporelles des effectifs des parasitoïdes et de leurs hôtes. Il existe plusieurs raisons à cet effort de recherche qui dure depuis plusieurs décennies. La première réside dans le fait que les caractéristiques écologiques du fonctionnement des parasitoïdes, telles qu'elles viennent d'être rapidement décrites ci-dessus, se prêtent assez facilement à la formalisation mathématique. Par exemple, contrairement à ce qui se passe chez des prédateurs, seule les femelles adultes cherchent et attaquent des hôtes. Par ailleurs, dans la mesure où la ponte d'un œuf entraîne dans pratiquement tous les cas la mort de l'hôte attaqué, il existe un lien direct entre l'efficacité de la recherche des femelles parasitoïdes et le taux de mortalité des hôtes. De même, l'efficacité de reproduction des femelles parasitoïdes est en liaison directe avec le nombre d'hôtes attaqués. Enfin, l'hôte et le parasitoïde ont le plus souvent des durées de génération similaires. Une autre raison concerne l'utilisation des insectes parasitoïdes dans la protection des cultures pour lutter contre des insectes phytophages ravageurs de culture; dans ce cas, l'objectif est de réduire l'effectif des hôtes (cf. §4). Une compréhension fine des mécanismes démographiques en cause dans les relations entre les deux partenaires s'avère, à cet égard, indispensable.

3.1 Un modèle démographique de base

Plusieurs approches de modélisation ont été suivies (cf. Hassell, 1978; Nisbet et Gurnet, 1982; Begon et Mortimer, 1986), nous ne présenterons que celles issues du modèle de A.J. Nicholson et V.A. Bailey (1935), conduisant à des modèles d'équations récurrentes qui ont tous la forme de base suivante :

$$\begin{cases} H_{t+1} = e^r (H_t - H_a) \\ P_{t+1} = H_a \end{cases} \quad (\text{équation 1})$$

Dans ce modèle, H_t et P_t représentent respectivement les effectifs des populations hôtes et parasitoïdes à la génération t , et H_a le nombre d'hôtes attaqués à cette même génération. En l'absence de parasitisme, la population hôte présente une croissance exponentielle de taux r . Comme l'indique ce système d'équations, l'effectif de la population d'hôtes à la génération $t+1$ est égal à l'effectif des hôtes qui échappent au parasitisme à la génération précédente, compte tenu de sa croissance exponentielle, et chaque hôte attaqué à la génération t donne un parasitoïde à la génération $t+1$.

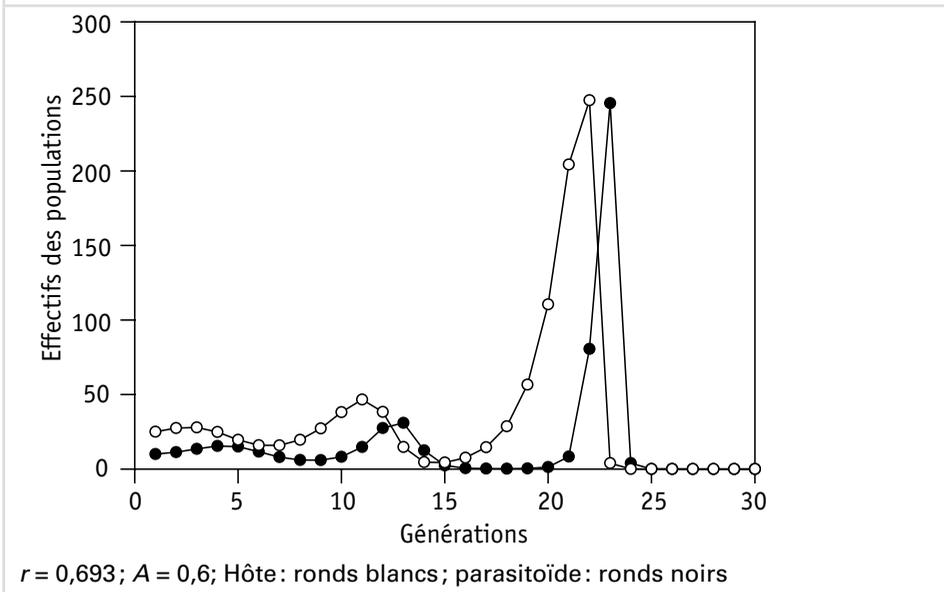
Supposons à présent que les femelles parasitoïdes cherchent leurs hôtes de manière aléatoire et que tout hôte rencontré est parasité. Si R_t est le nombre de

rencontres hôtes-parasitoïdes à la génération t et A est la proportion d'hôtes rencontrés par chaque parasite à cette même génération (A est parfois appelée l'« aire de recherche » du parasitoïde), alors $R_t = AH_tP_t$, et le nombre de rencontres hôtes-parasitoïdes par hôte est donc $R_t/H_t = AP_t$. L'hypothèse d'une recherche aléatoire des hôtes par les parasitoïdes conduit à ce que la proportion p_0 d'hôtes non rencontrés par les parasitoïdes corresponde au premier terme d'une distribution de Poisson ayant pour moyenne le nombre de rencontres hôtes-parasitoïdes par hôte. Ainsi, $p_0 = \exp(-R_t/H_t)$, soit $p_0 = \exp(-AP_t)$. Le nombre d'hôtes attaqués à la génération t devient donc $H_a = H_t\{1 - \exp(-AP_t)\}$ et, en substituant cette équation dans le système d'équations décrivant la démographie des interactions entre les deux partenaires, on obtient :

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp(r - AP_t) \\ P_{t+1} = H_t \{1 - \exp(-AP_t)\} \end{cases} \quad (\text{équation 2})$$

C'est le modèle de A.J. Nicholson et V.A. Bailey (1935) dont les propriétés sont bien connues. Notamment, pour chaque valeur de r et de A , il existe une situation d'équilibre démographique qui est en fait instable car elle aboutit à des oscillations d'amplitudes croissantes et à l'extinction du système, comme on peut le voir sur l'exemple présenté (Figure 8-2). Dans la nature, les associations hôtes-parasitoïdes sont généralement démographiquement stables au cours du temps, dans le

FIG. 8.2 Exemples de fluctuations démographiques entre un hôte et son parasitoïde, calculées à partir du modèle de Nicholson et Bailey (1935) (équation 2)



sens où les deux partenaires restent présents de manière pérenne dans l'environnement. L'objectif de plusieurs travaux a été d'apporter des modifications au modèle de A.J. Nicholson et V.A. Bailey (1935) afin d'en améliorer la stabilité.

3.2 Effet de la compétition entre les hôtes

L'amélioration la plus évidente du modèle de Nicholson et Bailey est de remplacer la croissance exponentielle de la population hôte par une croissance densité-dépendante résultant d'un mécanisme de compétition intraspécifique. Pour ce faire, le taux constant r de croissance exponentielle de la population hôte peut être remplacé par un taux inversement proportionnel à son effectif $r(1 - H_t)/K$. Ce taux décroît linéairement de la valeur r lorsque $H_t = 0$ jusqu'à une valeur nulle lorsque $H_t = K$. K est la capacité de charge (en anglais, *carrying capacity*), c'est-à-dire l'effectif maximal vers lequel tend la population hôte en l'absence de parasitisme. La prise en compte de cette modification du modèle conduit au système d'équations suivant :

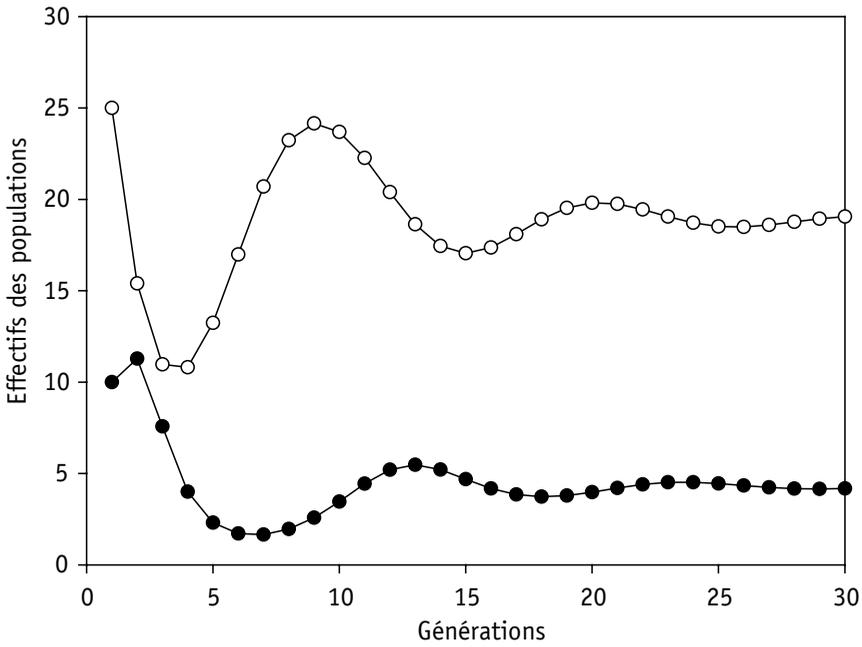
$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{H_t}{K} \right) - AP_t \right\} \\ P_{t+1} = H_t \{ 1 - \exp(-AP_t) \} \end{cases} \quad (\text{équation 3})$$

C'est le modèle de J.R. Beddington et ses collaborateurs (1975) qui, contrairement au modèle précédent, peut présenter pour certaines valeurs des paramètres de conditions de stabilité démographique, comme on peut le voir sur un exemple (Figure 8-3). Plus précisément, les conditions de stabilité dépendent à la fois de la valeur de r et de l'efficacité destructrice des parasitoïdes sur les hôtes. La prise en compte d'une compétition entre les hôtes semble donc être un facteur non négligeable de stabilité démographique d'une association hôte-parasitoïde.

3.3 Effet de la densité des hôtes

Le modèle de Nicholson et Bailey suppose que le nombre d'hôtes attaqués par parasitoïde augmente linéairement avec la densité des hôtes, ce qui est peu vraisemblable. De nombreux travaux expérimentaux montrent en effet que les femelles parasitoïdes ont besoin d'un temps, variable selon les espèces et parfois non négligeable, pour attaquer chaque hôte rencontré. À des densités d'hôtes élevées, cette contrainte limite l'impact des parasitoïdes sur la population d'hôtes, et la relation entre le nombre d'hôtes attaqués par parasitoïde et la densité d'hôtes (on parle de «réponse fonctionnelle») présente alors une concavité tournée

FIG. 8.3 Exemples de fluctuations démographiques entre un hôte et son parasitoïde calculées à partir du modèle de J.R. Beddington et ses collaborateurs (1975) (équation 3)



Hôte: ronds blancs; parasitoïde: ronds noirs

$r = 0,693$; $A = 0,6$; $K = 30$

Pour ces valeurs, il est possible de démontrer que les effectifs des hôtes et des parasitoïdes convergent, par des oscillations de plus en plus faibles, vers des valeurs stables.

vers le bas. La prise en compte de ce phénomène conduit à modifier le paramètre A , qui décrivait la proportion d'hôtes rencontrés par chaque parasite. Si a est le taux instantané de recherche d'hôtes par chaque parasitoïde et si T_b est le temps nécessaire pour attaquer chaque hôte rencontré, alors on peut démontrer que la prise en compte d'une réponse fonctionnelle dont la concavité est tournée vers le bas revient à $A = (aT)/(1 + aT_h H_t)$, où T est le temps total disponible pour chaque femelle parasitoïde. Cette nouvelle formulation du paramètre A conduit alors à modifier le modèle initial de Nicholson et Bailey pour arriver au nouveau système d'équations suivant :

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp \left\{ r - \frac{aTP_t}{1 + aT_h H_t} \right\} \\ P_{t+1} = H_t \left\{ 1 - \exp \left(\frac{-aTP_t}{1 + aT_h H_t} \right) \right\} \end{cases} \quad (\text{équation 4})$$

Les propriétés dynamiques de ce modèle ont été examinées par M.P. Hassell et R. M. May (1973). Dans tous les cas, celui-ci est encore moins stable démographiquement que celui de Nicholson et Bailey, que l'on retrouve lorsque $T_b = 0$. Ceci est dû au fait que la modification apportée revient à ce que l'efficacité destructrice des parasitoïdes est d'autant plus faible que les hôtes sont en densité élevée, ce qui est contraire à ce qu'on devrait attendre d'un mécanisme stabilisateur.

3.4 Effet de la distribution des hôtes

Une autre caractéristique du modèle de Nicholson et Bailey (1935) est liée à la supposition que les rencontres entre les hôtes et les parasitoïdes se font de manière aléatoire, alors que de nombreux travaux expérimentaux montrent au contraire que les femelles parasitoïdes se concentrent préférentiellement dans les zones où les hôtes présentent de fortes densités. Dans ce cas, la description de la distribution du nombre de rencontres hôtes-parasitoïdes par une loi de Poisson ne convient plus. Une loi dite « binomiale négative » semble en revanche assez bien décrire ce qui peut être observé (May, 1978). Dans ce cas, la probabilité p_0 d'échapper au parasitisme correspond à $(1 + AP_t/k)^{-k}$, où k est un paramètre qui détermine le degré d'agrégation des attaques parasitaires. Plus k est faible, plus les parasites sont concentrés dans les zones de fortes densités d'hôtes. À l'opposé, quand k tend vers l'infini, on retrouve une loi de Poisson décrivant des rencontres aléatoires. La prise en compte simultanée de ce facteur d'agrégation et d'une compétition entre les hôtes (cf. §3.2) conduit au système d'équations suivant :

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp \left\{ r \left(1 - \frac{H_t}{K} \right) \right\} \left[1 + \frac{AP_t}{k} \right]^{-k} \\ P_{t+1} = H_t \left(1 - \left[1 + \frac{AP_t}{k} \right]^{-k} \right) \end{cases} \quad (\text{équation 5})$$

L'analyse des conditions de stabilité de ce modèle montre que des valeurs décroissantes de k (*i.e.*, augmentation de l'agrégation des attaques parasitaires) conduisent à une augmentation du nombre de situations où la démographie des hôtes et des parasitoïdes devient stable au cours du temps. L'agrégation des rencontres entre hôtes et parasitoïdes est aujourd'hui encore considérée comme le facteur le plus puissant de stabilisation démographique des interactions hôtes-parasitoïdes.

Plus précisément, l'analyse de ce modèle montre globalement que les interactions démographiques entre hôtes et parasitoïdes devraient être stables dès lors que $k < 1$ (May, 1978). L'agrégation des attaques des parasitoïdes, prise en compte par

ce modèle, repose en fait sur l'hétérogénéité spatiale de la distribution des hôtes qui se distribuent sous forme d'agrégats distants les uns des autres dans l'environnement. R.M. May (1978) a pu montrer qu'il existait une étroite relation entre la distribution des attaques par les parasitoïdes et la distribution spatiale des hôtes. Cette relation revient à $k = (1/CV)^2$, où CV est le coefficient de variation de la densité des hôtes entre agrégats. Ainsi, les interactions démographiques entre hôtes et parasitoïdes seraient stables dès lors que $CV^2 > 1$, condition décrite dans la littérature sous le nom de « règle du CV^2 » (en anglais, *CV² rule*) (Hassell et Pacala, 1990). Beaucoup de travaux expérimentaux et théoriques montrent que cette règle, particulièrement simple, serait effectivement valide, même si elle est encore fortement discutée (Bernstein, 2000).

3.5 Effet de la densité des parasitoïdes

Le modèle initial de Nicholson et Bailey suppose également que l'efficacité de recherche de chaque femelle parasitoïde est constante, alors que de nombreux travaux expérimentaux montrent en revanche une diminution progressive de cette efficacité lorsque la densité de parasitoïdes augmente. Cette diminution, qui est due à des mécanismes de compétition entre femelles parasitoïdes, est généralement linéaire lorsqu'on la représente dans une échelle log-log. Ainsi, de manière empirique, $\text{Log}(A) = \text{Log}(Q) - m \cdot \text{Log}(P_t)$, ce qui revient à remplacer le paramètre A par QP_t^{-m} , où Q est l'ordonnée à l'origine (efficacité de recherche de chaque parasitoïde pris individuellement) et m est la pente de la relation et décrit l'intensité du phénomène (Hassell et Varley, 1969).

La prise en compte de cette nouvelle modification conduit au système d'équations suivant :

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp\{r - QP_t^{1-m}\} \\ P_{t+1} = H_t \{1 - \exp(-QP_t^{1-m})\} \end{cases} \quad (\text{équation 6})$$

L'analyse des conditions de stabilité de ce modèle, qui retourne au modèle de Nicholson et Bailey lorsque $m = 0$, montre que l'ajout d'une compétition entre les femelles parasitoïdes peut représenter un facteur important de stabilisation des interactions démographiques entre hôtes et parasitoïdes. Il est à noter que ce phénomène est en étroite relation avec les mécanismes issus de l'agrégation des attaques parasitaires, décrits dans le paragraphe précédent. Ceci explique probablement son important effet stabilisateur (Hassell, 1978; Begon et Mortimer, 1986).

4. Utilisation de parasitoïdes pour lutter contre des ravageurs de culture

Comme nous venons de le voir, les caractéristiques écologiques et démographiques des parasitoïdes conduisent, au niveau individuel et dans la plupart des cas, à la mort de leur hôte. Au niveau populationnel, ces caractéristiques contribuent également à la limitation des populations hôtes. À ce titre, les parasitoïdes peuvent se révéler intéressants pour réduire l'impact de ravageurs de culture. De telles pratiques entrent dans le cadre de la lutte biologique définie plus généralement comme «*l'utilisation d'organismes vivants (appelés auxiliaires) pour empêcher ou réduire les pertes ou dommages causés par des organismes nuisibles*» (OILB-SROP, 1973). Il faut noter que les parasitoïdes ne sont pas les seuls auxiliaires utilisés car tous les autres antagonistes peuvent être utilisés : prédateurs, parasites (virus par exemple), pathogènes, voire même compétiteurs. De plus, la lutte biologique ne se limite pas non plus à la régulation de populations d'insectes nuisibles, mais peut également être utilisée contre des mauvaises herbes, d'autres arthropodes, voire des vertébrés (Fraval et Silvy, 1999). D'un point de vue agronomique, la lutte biologique constitue donc l'un des moyens de protection des cultures au même titre que la lutte chimique, physique ou mécanique, ou l'utilisation de variétés naturellement résistantes ou génétiquement modifiées. Dans la pratique, il existe quatre stratégies différentes de lutte biologique (Eilenberg et coll., 2001), chacune présentant des caractéristiques spécifiques et générant des problématiques scientifiques propres.

4.1 La lutte biologique classique

Cette stratégie vise à introduire (on dit aussi acclimater) dans la culture à protéger un (ou plusieurs) auxiliaire(s) exotique(s) pour un établissement permanent et un contrôle durable des ravageurs. Historiquement, cette stratégie a été utilisée pour la première fois dès la fin du XIX^e siècle pour lutter contre la cochenille originaire d'Australie, *Icerya purchasi*, qui pullulait dans les vergers d'agrumes de Californie (Ferron, 1999). Après une étude des ennemis naturels de cette cochenille dans son aire d'origine, une coccinelle prédatrice, *Rodolia cardinalis*, fut ramenée aux États-Unis, multipliée en élevage puis distribuée aux agrumiculteurs qui la dispersèrent dans les vergers. En moins de deux ans, les dégâts causés par la cochenille devinrent insignifiants. Ce premier succès fit de cette lutte biologique par acclimatation l'une des stratégies les plus utilisées pendant plus d'un siècle avec des succès notables, telle l'acclimatation dans le Sud de la France de deux

endoparasitoïdes sud-américains complémentaires *Cales noacki* et *Amitus spiniferus* contre l'aleurode *Aleurothrixus floccosus*, ravageur des agrumes, lui-même originaire d'Amérique du Sud (Riba et Silvy, 1989).

Comme le suggèrent ces exemples, le ravageur est dans la plupart des cas lui-même exotique et pullule en l'absence de son cortège d'ennemis naturels, ou pour d'autres raisons écologiques (Colautti et coll., 2004). Il s'agit alors d'importer un ennemi naturel sympatrique efficace («*original classical biological control*» selon Eilenberg et coll., 2001) et recréer dans un nouveau contexte écologique l'équilibre démographique existant entre l'hôte et le parasitoïde dans leur aire d'origine. Dans certains cas toutefois, un auxiliaire exotique peut être utilisé soit contre un ravageur indigène, soit contre une espèce exotique, bien que n'ayant jamais interagi avec la population de ravageurs que l'on cherche à contrôler («*new association classical biological control*»). Il s'agit alors de créer une nouvelle interaction écologique entre deux protagonistes.

D'un point de vue économique, la stratégie de lutte biologique par acclimatation est particulièrement intéressante puisque les coûts liés à son développement sont relativement limités par rapport à la durabilité du contrôle du ravageur et à la faible intervention humaine nécessaire. Rétrospectivement toutefois, le succès de cette stratégie est variable. À cet égard, D. Greathead (1995) estime que, sur plus de 4 500 tentatives d'introductions d'auxiliaires contre des insectes nuisibles, seuls 10% ont donné lieu à un contrôle économiquement satisfaisant du ravageur. L'un des principaux défis consiste donc à comprendre les causes des réussites ou des échecs rencontrés lors des programmes d'acclimatation d'auxiliaires parasitoïdes. L'analyse rétrospective des programmes de lutte biologique constitue une source d'informations particulièrement utiles, notamment grâce à des outils tels que la base de données BIOCAT qui recense l'ensemble des programmes de lutte biologique dans le monde (Greathead et Greathead, 1992). Ce type d'approches a notamment permis de tester l'importance, sur le succès de l'acclimatation, de nombreuses caractéristiques biologiques des auxiliaires évoquées précédemment, telles que la taxonomie (Lane et coll., 1999), la fécondité (Lane et coll., 1999), le comportement de *host-feeding* (Jervis et coll., 1996), la réponse fonctionnelle (Fernandez et Corley, 2003), la spécificité vis-à-vis des hôtes (Stiling et Cornelissen, 2005) ou encore l'intérêt d'introduire simultanément plusieurs auxiliaires d'un même ravageur (Denoth et coll., 2002; Stiling et Cornelissen, 2005). Enfin, indépendamment de l'efficacité de l'auxiliaire sur l'espèce ciblée, une évaluation de l'impact du parasitoïde doit également être faite sur des espèces non ciblées afin de limiter des risques écologiques potentiels liés au lâcher de parasitoïdes dans la nature (cf. §4.5.b).

4.2 Lutte biologique par lâchers inoculatifs

Dans certaines situations, par exemple dans le cas où les ravageurs s'attaquent à des cultures non pérennes, l'auxiliaire relâché ne peut s'installer définitivement. Dans ce cas, la lutte biologique par lâchers inoculatifs a pour objet d'établir une population d'auxiliaires suffisante pour contrôler le ravageur durant une période limitée dans le temps. L'utilisation de cette stratégie est particulièrement répandue pour les cultures sous serre puisque l'on estime que 5 % des 300 000 ha de serres dans le monde sont gérées grâce à la protection intégrée, notamment grâce à des lâchers inoculatifs de parasitoïdes ou d'autres auxiliaires (van Lenteren, 2000) et que cette proportion pourrait dans les prochaines années atteindre 20 %. Le succès de la lutte biologique sous serre par des lâchers inoculatifs s'explique en partie par la large gamme d'auxiliaires (plus d'une centaine d'espèces) disponibles et commercialisés dans le monde.

Contrairement à la lutte biologique classique, la lutte biologique par lâchers inoculatifs (ainsi que la lutte biologique par lâchers inondatifs, cf. §4.3), nécessite un approvisionnement régulier et important d'auxiliaires. Cette étape supplémentaire de production de masse soulève plusieurs problèmes. En effet, les conditions de production et de stockage doivent préserver les qualités des individus, notamment leur fécondité, leur longévité, leur capacité de dispersion, etc. Par ailleurs, de nombreux auteurs soulignent l'importance d'évaluer l'impact des élevages de masse au niveau génétique (van Lenteren, 2003; Wajnberg, 2004). En effet, comme indiqué dans le Tableau 8-1, les conditions imposées lors de la production de masse sont souvent très différentes de celles rencontrées dans l'agrosystème. La question se pose donc de savoir si les pressions de sélection lors de la phase de production de masse peuvent à long terme altérer les performances des auxiliaires initialement choisis. De même, des phénomènes de dérive génétique ou de consanguinité importante pourraient également conduire à une réduction de la variabilité génétique avec une modification des caractéristiques initiales des souches utilisées.

4.3 Lutte biologique par lâchers inondatifs

Cette stratégie vise à contrôler les populations de ravageurs par la seule activité de destruction réalisée par les auxiliaires lâchés en grand nombre dans l'agrosystème. Contrairement aux deux stratégies précédentes, l'action des auxiliaires sur la population de ravageurs se veut donc beaucoup plus brutale et limitée dans le temps. L'effet des descendants des individus lâchés peut s'avérer également intéressant pour prolonger le contrôle du ravageur, mais il constitue ici rarement un

TAB 8.1 Comparaison des conditions environnementales rencontrées par des auxiliaires lors de la phase de production de masse et lors de leur utilisation dans l'agrosystème (d'après van Lenteren, 2003)

	Production de masse	Agrosystème
Facteurs abiotiques (température, photopériode, humidité, etc.)	Stables Homogènes	Variables Hétérogènes
Présence d'hôtes	Densité élevée Répartition et qualité uniformes	Densité et qualité variables Distribution souvent agrégative
Relations interspécifiques (compétition, prédation, etc.)	Limitées	Importantes
Recherche de partenaires sexuels	Favorisée	Plus difficile
Dispersion	Limitée	Souvent nécessaire

objectif en soi. Cette méthode particulière de lutte biologique par lâchers inondatifs modifie sensiblement les critères de sélection des parasitoïdes utilisés comme auxiliaires. Ainsi, les espèces idiobiontes (cf. §1.4) attaquant des stades précoces de l'hôte avant qu'il ne commette des dégâts sur la plante à protéger se révèlent particulièrement intéressantes de même que les espèces à fécondité élevée. Ceci explique notamment les succès obtenus lors de la mise en œuvre d'une telle stratégie de lutte biologique avec des parasitoïdes d'œufs (Wajnberg et Hassan, 1994) et notamment avec les espèces du genre *Trichogramma* pour la lutte contre des lépidoptères ravageurs de cultures. Ces espèces, appelées communément trichogrammes, sont des micro-hyménoptères qui pondent principalement leurs œufs à l'intérieur d'œufs de lépidoptères. Actuellement, plusieurs espèces (*T. brassicae*, *T. cacoeciae*, *T. dendrolimi*, *T. evanescens*, etc.) sont utilisées sur différentes cultures (céréales, coton, canne à sucre, cultures maraîchères, etc.) pour une surface mondiale totale variant, suivant les estimations, de 15 millions à environ 30 millions d'hectares (Li-Ying, 1994; van Lenteren et Bueno, 2003). À l'échelle de la France, plus de 80 000 ha de maïs sont ainsi traités chaque année avec *T. brassicae* contre un ravageur majeur, la pyrale *Ostinia nubilalis*. Pour ce faire, des lâchers de plus de 200 000 trichogrammes par ha sont préconisés (Frandon et Kabiri, 1999). Ces chiffres mettent en évidence le rôle capital des phases d'optimisation de la production de masse et de stratégies de lâchers. Ceci implique non seulement la mise en œuvre de compétences technologiques (pilote de production, conditionnement des auxiliaires pour les lâchers, etc.), mais aussi des travaux touchant à différents domaines de la biologie des parasitoïdes. L'étude de leur physiologie doit être conduite en s'intéressant à l'influence de paramètres abiotiques tels que la température, l'humidité, la photopériode, etc., ou biotiques (espèce hôte). Des études d'écologie comportementale sont également nécessaires, concernant notamment le comportement de recherche des hôtes par les femelles parasitoïdes ainsi que

leur comportement de dispersion. Plus généralement, des travaux d'écologie doivent aboutir à une description précise de la démographie de l'hôte et de l'impact démographique des auxiliaires sur les autres espèces en présence. Les progrès dans ses différentes disciplines sont sources de nombreuses innovations importantes et spectaculaires, telles que par exemple la possibilité de produire des parasitoïdes sur des milieux artificiels (Thompson, 1999).

4.4 Lutte biologique par conservation

Dans le cas de la lutte biologique par conservation, l'objectif est de modifier l'agrosystème ou les pratiques culturales afin de protéger et de favoriser la présence d'ennemis naturels locaux, facilitant ainsi leur capacité à contrôler les populations d'insectes nuisibles. À l'heure actuelle, cette forme de lutte biologique est probablement la moins développée. Elle offre cependant des solutions pratiques efficaces et soulève des questions scientifiques particulièrement intéressantes en écologie des communautés (Landis et coll., 2000). Trois tactiques – non exclusives – peuvent généralement être mises en œuvre dans cette stratégie de lutte biologique contre des ravageurs de culture.

La première consiste à créer des abris ou des microclimats susceptibles de favoriser l'installation et la pérennisation des auxiliaires. Des températures trop élevées au niveau de la culture peuvent en effet se révéler défavorables pour leur activité, voire même dangereuses pour leur survie. La proximité d'endroits ombragés (création de haies) peut alors constituer un refuge temporaire. De même, la mise en place de sites pour favoriser leur hibernation a également été évoquée et parfois expérimentée, le maintien des auxiliaires sur l'agrosystème devant permettre un contrôle plus précoce des espèces nuisibles.

La seconde stratégie consiste à mettre en place des sources de nourriture pour les auxiliaires adultes. À ce titre, l'implantation de certaines espèces de plantes peut permettre d'apporter l'alimentation sucrée (nectar, pollen) nécessaire à certains parasitoïdes adultes. Par exemple, l'influence de différentes espèces de fleurs sauvages sur le parasitoïde *Diadegma insulare* a été évaluée dans le cadre de la lutte biologique contre la teigne *Plutella xylostella* (Idris et Grafius, 1995).

Une dernière piste de la lutte biologique par conservation cherche à maintenir des hôtes afin de maintenir la population d'auxiliaires sur la culture à protéger. Dans le cas des cultures arrachées ou fauchées, la préservation de certains plants peut à ce titre permettre d'éviter le départ massif des auxiliaires. Le maintien des populations de parasitoïdes généralistes peut également être assuré en fournissant, sur une autre espèce végétale, des hôtes d'une autre espèce. Cette stratégie, dite des « plantes-relais », est actuellement utilisée sous serre et également en plein

champ. C'est ainsi que plus de trois millions d'hectares sont plantés en Chine avec une alternance de parcelles de coton et de blé (Landis et coll., 2000). Les champs de blé servent alors de réserves d'ennemis naturels contre les ravageurs du coton qui peuvent être ainsi contrôlés plus précocement et plus efficacement.

D'un point de vue écologique, l'ensemble de ces pratiques a tendance à augmenter la biodiversité de l'agrosystème tant au niveau des espèces végétales qu'animales. Cette constatation n'est cependant pas une fin en soi et peut même se révéler contre-productive. Ainsi, L. Baggen et G. Gurr (1998) et L. Baggen et collaborateurs (1999) soulignent que l'espèce de plante qu'ils avaient initialement sélectionnée en laboratoire pour son impact positif sur le parasitoïde *Copidosoma koe-heri* se révélait également positive pour le ravageur ciblé, remettant en cause l'intérêt de la pratique. Seule une évaluation conjointe de l'influence des différentes espèces végétales sur le parasitoïde et sur le ravageur permet d'identifier une espèce profitable au premier, mais pas au second. Cet exemple montre à quel point cette forme de lutte biologique repose sur des processus écologiques complexes qu'il convient d'étudier en détail.

4.5 Limites de la lutte biologique

Comme nous l'avons vu, les méthodes de lutte biologique à l'aide d'insectes parasitoïdes s'avèrent être un moyen efficace de protection des plantes cultivées, tout en préservant la santé des utilisateurs et des consommateurs et en respectant, dans la majorité des cas, l'environnement. Pour autant, il existe encore un certain nombre de limites à la mise en œuvre de cette méthode de phytoprotection, à la fois en termes de coût et d'effets secondaires potentiels.

a) Coût économique et social

Le coût, à la fois économique et social, associé à la mise en œuvre d'un programme de lutte biologique contre un ou plusieurs ravageurs de culture dépend évidemment des méthodes de lutte biologique qu'il est possible d'utiliser. Les quelques estimations qui existent dans la littérature ont généralement été élaborées dans le cas de la lutte biologique par acclimatation seulement (Tisdell, 1990). Le coût de la mise en œuvre d'une lutte par lâchers inondatifs saisonniers semble en effet plus difficile à estimer. Il dépend de plusieurs indicateurs économiques et sociaux, notamment : 1) de la réduction de l'effectif de la population du ravageur ; 2) de l'augmentation du rendement de la culture protégée ; 3) de l'augmentation de la production ; 4) de l'augmentation des revenus des exploitations agricoles concernées ; 5) du gain réalisé par rapport à d'autres méthodes de phytoprotection ; 6) de l'augmentation de la valeur commerciale de produit ; et même 7) du

gain social, voire sanitaire, réalisé (Huffaker et coll., 1976; Tisdell, 1990). En retour, si le programme mis en place est efficace pour lutter contre le ou les ravageur(s) ciblé(s), les avantages écologiques et les retombées économiques peuvent être extrêmement élevés (Tableau 8-2).

TAB 8.2 Comparaison des performances mondiales relatives des méthodes de lutte chimique ou biologique contre des ravageurs de cultures (d'après van Lenteren, 1997)

	Lutte chimique*	Lutte biologique
Nombre de produits ou d'agents testés	Plus d'un million	Environ 2 000
Taux de succès	1:30 000	1:10
Coût de développement	Environ 160 millions US\$	Environ 2 millions US\$
Durée du développement	10 ans	10 ans
Rapport bénéfice / coût	2:1	20:1
Risque d'acquisition de résistance	Important	Très faible
Spécificité	Très faible	Bonne
Effets secondaires nocifs	Nombreux et importants	Pratiquement aucun

*Les données concernant les méthodes de lutte chimique proviennent des industries produisant des pesticides.

b) Effets secondaires non-intentionnels

Au cours des 120 dernières années, plus de 2 000 espèces d'arthropodes ont été introduites pour des programmes de lutte biologique dans 196 pays ou îles, et ces introductions n'ont que très rarement conduit à des effets négatifs sur l'environnement. En effet, seulement environ 1,5% des introductions réalisées semblent conduire à un problème potentiel (van Lenteren et coll., 2006). Pourtant, il existe aujourd'hui un débat important, aussi bien sur le plan scientifique que politique, sur l'existence de risques écologiques potentiels qui conduit un nombre croissant de pays à mettre en place une législation régulant l'importation d'agents de lutte biologique sur leur territoire (Wajnberg et coll., 2001; van Lenteren et coll., 2006). Les risques potentiels liés au lâcher d'un agent de lutte biologique apparaissent lorsque :

- 1) l'agent relâché s'attaque par exemple directement à une ou plusieurs espèce(s) non initialement ciblée(s) pouvant parfois conduire à leur extinction;
- 2) l'agent entre en compétition avec une ou plusieurs espèce(s) du même étage trophique (*i.e.*, s'attaquant à la même espèce hôte);
- 3) l'agent est vecteur de pathogènes nocifs aux espèces endémiques.

Ces risques peuvent aussi être de nature économique si l'agent relâché s'attaque à des espèces qui elles-mêmes avaient, par exemple, pour action la réduction de mauvaises herbes. Ils peuvent enfin parfois concerner des problèmes de santé humaine lorsque l'agent peut être à l'origine d'allergies, notamment dans la phase de production précédant les lâchers proprement dits (Louda et coll., 2003).

Dans la mesure où ces problèmes potentiels, même s'ils restent rares, peuvent entacher l'image de la lutte biologique et ses utilisations, la communauté scientifique internationale s'accorde aujourd'hui pour préconiser un certain nombre d'études visant à vérifier autant que possible l'absence de risques écologiques potentiels associés à la mise en œuvre d'un lâcher d'agents de lutte biologique. Plus précisément, plusieurs points clés font l'objet d'un nombre croissant de travaux, conduisant parfois à la proposition de protocoles expérimentaux précis.

Tout d'abord, il convient de s'assurer de la spécificité de l'agent de lutte biologique pour vérifier que celui-ci ne s'attaque bien qu'à la seule espèce ciblée. Ceci ne représente pas nécessairement une question simple et facile à résoudre. Le spectre d'hôtes, potentiellement attaqués par une espèce parasitoïde, n'est pas nécessairement connu ou mesurable. Il faut parfois s'appuyer sur des données incomplètes, disponibles seulement dans la littérature ou dans les muséums. Des travaux de laboratoire sont préconisés au cours desquels un certain nombre d'espèces hôtes potentielles sont successivement « offertes » aux parasitoïdes pour savoir si elles sont attaquées ou non. Généralement, afin de limiter le nombre d'espèces à tester, l'approche dite de « phylogénie-centrifuge » est utilisée (Wapshere, 1974). Elle consiste à tester la capacité du parasitoïde à attaquer avec succès des espèces phylogénétiquement les plus proches de l'hôte ciblé, puis des espèces de plus en plus éloignées afin de définir son spectre d'hôtes potentiel. Les protocoles expérimentaux reposent sur des tests avec ou sans choix, au cours desquels les parasitoïdes sont mis en présence de plusieurs espèces ou d'une seule, et des outils d'analyse statistique spécifiques sont utilisés pour analyser les résultats obtenus (Prince et coll., 2004; Babendreier et coll., 2005).

Des études « post-lâchers » sont également proposées, comparant la démographie des espèces hôtes ciblées dans des zones où l'agent est ou non relâché. Parfois, des espèces hôtes non ciblées sont volontairement relâchées pour estimer leur taux d'attaque par le parasitoïde (Mills, 1997).

Par ailleurs, dans la mesure où l'espèce relâchée pourrait potentiellement entrer en compétition avec d'autres espèces du même étage trophique, des travaux sont également préconisés s'appuyant sur des suivis faunistiques précis des espèces en présence comparativement avant et après les lâchers. Parfois, des expérimentations de laboratoire sont également menées au cours desquelles les mécanismes de la compétition interspécifique pour l'accession aux hôtes sont quantifiés.

Enfin, il convient de s'assurer que l'espèce relâchée ne présente pas une capacité de dispersion pouvant lui permettre d'envahir des espaces naturels ou cultivés autres que ceux que l'on cherche à protéger. L'expérimentation dans ce cas consiste à disposer des points de recapture à des distances variables autour des points de lâcher, sur les bords et également à l'extérieur de la parcelle à traiter. Des outils

statistiques puissants, spécifiquement conçus pour étudier et décrire des capacités de dispersion, sont disponibles et utilisés (Mills et coll., 2006).

4.6 Amélioration de l'efficacité, une approche d'écologie et de biologie des populations

Bien qu'efficaces, les méthodes de lutte biologique méritent d'être encore perfectionnées afin de diminuer leurs coûts et de limiter leurs effets secondaires non intentionnels éventuels. C'est ainsi qu'ont été sensiblement perfectionnées, au cours des dernières années: 1) les méthodes de production des agents de lutte biologique avant les lâchers, accompagnées des outils du contrôle de leur qualité; 2) les méthodes de stockage avant l'acheminement de ces agents vers les zones de lâcher; et 3) les méthodes de lâchers elles-mêmes. En complément de cet effort d'amélioration fondé sur des bases empiriques, de plus en plus d'auteurs soulignent la nécessité d'une formalisation des mécanismes impliqués dans le fonctionnement d'un lâcher de lutte biologique afin d'en améliorer l'efficacité. La lutte biologique est ainsi aujourd'hui pleinement reconnue comme étant une démarche d'«écologie appliquée» (Waage, 1990). En conséquence, une démarche centrée sur les concepts de l'écologie et de la biologie des populations des insectes parasitoïdes, tels qu'ils ont été brièvement présentés au début de ce Chapitre, devrait pouvoir fournir les concepts, connaissances ou méthodes nécessaires à l'optimisation des programmes de lutte biologique.

L'objectif principal d'une telle démarche revient à étudier scientifiquement ce qui détermine l'efficacité d'une espèce parasitoïde. Ceci conduit, dans un premier temps, à s'interroger sur l'espèce qu'il convient d'utiliser contre un ravageur dans un contexte agro-écologique donné, question centrale à laquelle il est le plus souvent difficile de répondre (Waage, 1990). Elle nécessite de nombreuses approches complémentaires, mettant en œuvre des analyses phylogénétiques et des études de spécificité vis-à-vis des ravageurs ciblés, mais aussi des cultures à protéger et des caractéristiques biotiques et abiotiques de l'environnement. Elle nécessite également l'utilisation des outils modernes de l'analyse comparative dans la mesure où les différentes espèces potentiellement utilisables dans un programme de lutte biologique doivent être décrites et comparées en tenant compte de leurs liens phylogénétiques (Harvey et Pagel, 1991; Martins, 1996). En tout état de cause, cette problématique scientifique implique des inventaires faunistiques et s'insère donc, entre autres, dans des questions d'actualité sur la quantification de la biodiversité dans les écosystèmes naturels ou cultivés.

Une fois l'espèce d'auxiliaire déterminée, il convient d'identifier les caractères biologiques, au niveau individuel et populationnel, qui sont impliqués dans la

capacité des parasitoïdes à contrôler les ravageurs. Nous avons vu que le succès d'une attaque parasitaire peut être découpé en une succession d'étapes allant de la capacité de ces insectes à découvrir un habitat potentiellement colonisé par un hôte, jusqu'à l'émergence d'un parasite adulte à la génération suivante. Au niveau pré-ovipositionnel, ces étapes reposent sur la capacité des femelles à percevoir de nombreux stimuli dans leur environnement biotique et abiotique. Des réponses adéquates à ces stimuli représentent les conditions indispensables pour que ces insectes s'accouplent, découvrent des hôtes et les attaquent, et déterminent donc leur capacité de destruction des ravageurs. Dans ce cas, une démarche d'amélioration centrée sur l'écologie des parasitoïdes a pour objet l'étude des mécanismes biologiques impliqués au cours de ces différentes étapes ainsi que leurs différentes sources de variabilité. De même, la brève description de quelques approches théoriques menées pour décrire les caractéristiques démographiques des relations hôtes-parasitoïdes nous a permis de montrer que certaines caractéristiques écologiques et comportementales des parasitoïdes jouaient probablement un rôle important dans la régulation des populations hôtes. La volonté d'améliorer l'efficacité des programmes de lutte biologique à l'aide de parasitoïdes doit donc également passer par une étude des déterminismes de ces caractères écologiques et des mécanismes impliqués dans leurs variations au sein des populations étudiées.

Dans tous les cas, la démarche qu'il convient d'adopter est d'utiliser comme base de réflexion les thèmes de la biologie évolutive et plus particulièrement de l'écologie comportementale (Krebs et Davies, 1997). Les caractères biologiques sont alors étudiés comme des composantes des stratégies adaptatives, adoptées par les individus dans un contexte environnemental donné. Ces stratégies sont alors vues sous l'angle de l'optimisation dans le sens où elles permettent aux individus qui les adoptent de maximiser leur performance (ou *fitness*) à travers la production d'une descendance. Dans le cas particulier des parasitoïdes, la reproduction d'un individu est en liaison directe avec la destruction des hôtes. Identifier les facteurs qui maximisent les capacités d'un auxiliaire de lutte biologique à contrôler des ravageurs revient donc, d'une manière ou d'une autre, à s'intéresser aux conditions qui maximisent leur performance.

5. Conclusion

Les insectes parasitoïdes présentent de nombreuses caractéristiques biologiques, écologiques et évolutives qui en font un modèle d'étude idéal pour aborder des questions de biologie des populations, allant de l'écologie comportementale jusqu'à la dynamique des interactions démographiques qu'ils entretiennent avec

leurs hôtes. Nous avons vu que la compréhension de leurs stratégies reproductives, qui présentent une importante variation d'une espèce à une autre, soulève des questions nécessitant la mise en œuvre de thématiques touchant à des domaines aussi diversifiés que la biologie moléculaire, la biochimie, la physiologie, ou encore la biologie des organismes, la génétique des populations, voire l'écologie théorique ou l'écologie des communautés.

Par ailleurs, le mode particulier de développement des parasitoïdes, qui aboutit dans la très grande majorité des cas à la mort des hôtes attaqués, permet d'utiliser ces insectes dans le cadre de la protection des cultures contre des ravageurs phytophages. Ces applications agronomiques ont pris depuis des décennies une dimension économique incontournable dans le monde entier, ce qui amène aujourd'hui à remettre sérieusement en cause l'utilisation, comme seuls agents de phytoprotection, des pesticides chimiques nuisibles pour l'environnement et la santé publique.

La mise au point de méthodes de lutte biologique efficaces et économiquement rentables repose principalement sur la capacité à identifier, pour un ravageur et un agrosystème donnés, un (ou quelques) auxiliaire(s) et de comprendre sa (leur) biologie. Cette démarche repose sur la complémentarité entre d'une part une approche pragmatique et/ou empirique et, d'autre part, une approche plus conceptuelle fondée sur l'écologie des populations et la biologie évolutive. Cette double approche (fondamentale et appliquée) des parasitoïdes explique le nombre important de laboratoires de recherche dans le monde voués à leur étude. Ces structures de recherche produisent régulièrement des résultats fascinants montrant – contrairement à ce que ce Chapitre pourrait laisser penser – que beaucoup des mécanismes régissant le fonctionnement des associations hôtes-parasitoïdes restent encore à découvrir. L'objectif de ce Chapitre est de donner au lecteur les bases indispensables pour comprendre ce que sont les insectes parasitoïdes, leur biologie et leur écologie, et également comment ils peuvent être utilisés comme agents de lutte biologique. Éventuellement, ce Chapitre a pour objectif d'inciter le lecteur à s'engager dans un travail scientifique dont l'objet d'étude sera centré sur ces organismes fascinants.

À RETENIR

- Les parasitoïdes sont des insectes dont le développement se fait au détriment de leurs hôtes qui sont généralement d'autres insectes. Ce développement conduit généralement à la mort de leurs hôtes.
- Sous l'influence de fortes pressions de sélection, différentes stratégies de reproduction et d'interactions avec leurs hôtes sont apparues, conduisant à une très grande diversité interspécifique.
- La formalisation mathématique des interactions démographiques entre les parasitoïdes et leurs hôtes permet d'identifier certaines caractéristiques clés des deux partenaires qui permettent de déterminer la stabilité de ces interactions et le niveau de régulation de l'hôte par le parasitoïde.
- Compte tenu de leur mode de vie, ces insectes parasitoïdes peuvent être utilisés dans des programmes de lutte biologique contre des ravageurs de culture. L'amélioration de ces programmes repose en partie sur l'utilisation de concepts ou outils issus de l'écologie, de la biologie des populations et de la biologie évolutive.

QUESTIONS DE DISCUSSION

- Qu'est-ce qui différencie les parasitoïdes des « vrais » parasites, aussi bien sur le plan de leur biologie que sur le plan des conséquences écologiques?
- Selon les modèles théoriques décrits dans ce Chapitre à propos des interactions démographiques entre les parasitoïdes et leurs hôtes, quels sont les mécanismes comportementaux qui participent à la stabilité de ces interactions et ceux qui n'ont pas d'effet?
- Compte tenu de l'écologie de ces insectes particuliers, quels pourraient être les moyens à mettre en œuvre pour améliorer leur efficacité en tant qu'agents de lutte biologique?

LECTURES POUR ALLER PLUS LOIN

- Begon, M. et Mortimer, M. (1986). *Population ecology: A unified study of animals and plants*. 2nd edition. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Mackauer, M., Ehler, L. E. et Roland, J. (1990). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept Ltd, Andover.
- Quicke, D. L. J. (1997). *Parasitic Wasps*. Chapman and Hall London.
- van Lenteren, J. C. (2003). *Quality control and production of biological control agents: theory and testing procedures*. CABI Publishing, Oxon.
- Wajnberg, E. et Hassan, S. A. (1994). *Biological control with egg parasitoids*. CABI Publishing, Oxon.
- Wajnberg, E., Scott, J. K. et Quimby, P. C. (2001). *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. CAB International, Wallingford.

Glossaire

Croissance densité-dépendante : augmentation de l'effectif d'une population inversement proportionnelle au nombre d'individus déjà présents. Ainsi, une population présentant un effectif faible présentera une croissance en nombre d'individus plus élevée qu'une population dont l'effectif est déjà élevé. Un tel mécanisme, s'il est le seul à déterminer l'effectif d'une population, conduira celle-ci à tendre vers un effectif limite maximal correspondant à la capacité d'accueil (ou capacité de charge ou encore «*carrying capacity*») du milieu.

Diplo-diploïdie : mode de déterminisme du sexe selon lequel les deux sexes sont diploïdes.

Diptère : les diptères constituent un ordre d'insectes holométaboles. Ils sont caractérisés par la possession d'une seule paire d'ailes, l'autre s'est transformée en balanciers. Cet ordre contient pour l'essentiel les mouches et les moustiques.

Ecdystéroïdes : hormone impliquée dans le processus de mue des insectes.

Ectoparasitisme : mode de développement au cours duquel le corps du parasitoïde (appelé aussi ectoparasitoïde) est situé principalement à l'extérieur de l'hôte. Dans de nombreux cas, seule la tête du parasitoïde est ancrée dans l'hôte afin notamment de permettre la nutrition. (Contraire : endoparasitisme.)

Encapsulation : mécanisme de défense de certains hôtes qui aboutit à la constitution d'une couche cellulaire autour de corps étrangers, tels qu'un œuf ou une larve de parasitoïde. Ces derniers sont alors tués probablement par asphyxie ou intoxication.

Endoparasitisme : mode de développement au cours duquel le parasitoïde (appelé aussi endoparasitoïde) se développe à l'intérieur de l'hôte. Suivant les cas, le développement s'effectue dans l'hémocoèle (cavité contenant les principaux organes) ou dans divers tissus. (Contraire : ectoparasitisme.)

Endosymbiotes : organismes symbiotiques dont toute ou partie de la vie s'effectue à l'intérieur des cellules (cytoplasme ou noyau) de son hôte.

Haplo-diploïdie : mode de déterminisme du sexe selon lequel les femelles sont diploïdes et les mâles haploïdes. L'haplo-diploïdie est particulièrement fréquente chez les hyménoptères parasitoïdes : les femelles sont alors issues des œufs fécondés, tandis que les mâles se développent à partir d'œufs non fécondés. (Synonyme : parthénogenèse arrhénotoque.)

Hémolymphé : l'hémolymphé est l'équivalent du sang chez les arthropodes, et notamment les insectes.

Hormone juvénile : hormone impliquée dans le processus de mue des insectes.

Hyménoptères : les hyménoptères constituent un ordre d'insectes holométaboles. Ils constituent, après les coléoptères, l'ordre d'insectes le plus diversifié. On évalue actuellement leur nombre à plus de 120 000 espèces. Cet ordre comprend les abeilles, les fourmis, les guêpes, et on y retrouve la grande majorité des insectes parasitoïdes.

Hyperparasitoïde : mode de développement particulier des parasitoïdes où l'hôte attaqué est lui-même un parasitoïde. On distingue les hyperparasitoïdes obligatoires, dont le développement s'ef-

fectue uniquement au détriment d'une autre espèce de parasitoïde (relation tritrophique: hôte-parasitoïde-hyperparasitoïde), des hyperparasitoïdes facultatifs qui peuvent également se développer comme de simples parasitoïdes (relation simple: hôte-parasitoïde).

Hyperparasitisme: mode de parasitisme impliquant l'attaque par un hyperparasitoïde.

Idiobionte: parasitoïde dont le développement pré-imaginal (*i.e.*, concernant les stades immatures situés avant le stade adulte) aboutit à la mort rapide de l'hôte. (Contraire: koïnobionte.)

Incompatibilité cytoplasmique: mécanisme d'isolement reproductif post-zygotique entre des individus présentant des endosymbiotes (bactérie du genre *Wolbachia* notamment) différents. Suivant les cas, l'œuf issu d'un croisement entre partenaires incompatibles peut avorter ou se développer, généralement en mâle.

Kairomone: substance produite par un être vivant, libérée dans l'environnement, qui déclenche une réponse comportementale chez une autre espèce et dont l'effet est négatif pour l'espèce émettrice. Ainsi les odeurs émises par un insecte, et qui permettent à ses parasitoïdes de le localiser, sont appelées kairomones.

Koïnobionte: parasitoïde dont le développement pré-imaginal (*i.e.*, concernant les stades immatures situés avant le stade adulte) permet à l'hôte parasité de continuer son développement généralement au moins jusqu'au dernier stade larvaire. Ce mode de développement est donc caractérisé par une longue interaction avec l'hôte. (Contraire: idiobionte.)

Lutte biologique: utilisation d'organismes vivants (appelés auxiliaires) pour empêcher ou réduire les pertes ou dommages causés par des organismes

nuisibles. Les principaux agents de lutte biologique sont les insectes parasitoïdes, utilisés pour lutter contre des insectes ravageurs de culture.

Oviposition: dépôt d'un œuf par une femelle parasitoïde.

Parasitoïde: organisme appartenant à la classe des insectes dont la larve se développe au détriment d'un seul hôte. L'adulte est généralement libre et mobile.

Parthénogenèse thélytoque: mode de reproduction grâce auquel les femelles peuvent se reproduire en l'absence de mâles et de fécondation. La diploïdie des gamètes peut être restaurée par différents mécanismes. Les populations thélytoques ne sont donc constituées que par des femelles.

PolyDNAvirus: virus de la famille des *PolyDNAviridae*. Les polyDNAvirus vivent en étroite interaction avec certains parasitoïdes (famille des *Braconidae* et des *Ichneumonidae*) chez qui ils persistent de façon intégrée (sous forme de provirus) dans le génome nucléaire. Ils se répliquent au niveau des ovaires des parasitoïdes et sont injectés lors de l'oviposition dans l'hôte dont ils modifient la physiologie, facilitant ainsi le développement du parasitoïde (et donc leur propre transmission).

Post-ovipositionnelle: se dit de toutes les étapes du succès parasitaire situées après la phase d'oviposition, correspondant au dépôt d'un œuf dans ou sur un hôte par une femelle parasitoïde. Ces étapes concernent donc les modalités du développement du parasitoïde immature aux dépens de l'hôte attaqué, et reposent donc principalement sur des mécanismes physiologiques. Les principales étapes post-ovipositionnelles concernent la réaction immunitaire de l'hôte et l'adéquation physiologique entre les

caractéristiques de l'hôte et les besoins métaboliques du parasitoïde en développement.

Pré-ovipositionnelle: se dit de toutes les étapes du succès parasitaire situées avant la phase d'oviposition, correspondant au dépôt d'un œuf dans ou sur un hôte par une femelle parasitoïde. Ces étapes concernent donc les mécanismes comportementaux impliqués dans la recherche d'un hôte par la femelle parasitoïde adulte. Les principales étapes pré-ovipositionnelles concernent la recherche d'un habitat potentiellement colonisé par des hôtes, la recherche des hôtes et leur acceptation, ainsi que les décisions comportementales aboutissant au choix du nombre et du sexe des descendants pondus.

Pro-ovogénique: terme qui caractérise les femelles parasitoïdes dont le stock d'œufs est constitué et disponible dès leur émergence et qui ne présentent pas d'ovogenèse imaginale (*i.e.*, à l'état adulte). (Contraire: syn-ovogénique.)

Protection intégrée: application rationnelle d'une combinaison de mesures de

protection des cultures dans laquelle l'emploi de produits chimiques est limité au strict nécessaire, pour maintenir la présence des organismes nuisibles en dessous du seuil à partir duquel apparaissent des dommages ou des pertes économiquement inacceptables.

Superparasitisme: comportement de ponte d'une femelle parasitoïde dans un hôte déjà parasité soit par elle-même (self-superparasitisme), soit par une congénère (superparasitisme conspécifique).

Syn-ovogénique: terme qui caractérise les femelles parasitoïdes dont les œufs sont progressivement produits ou maturés au cours de la vie adulte. (Contraire: pro-ovogénique.)

Synonome: composé chimique dont l'émission profite non seulement à l'individu émetteur mais également aux individus des espèces réceptrices.

Sympatrique: se dit de populations qui vivent dans la même aire géographique ou dont les aires de distribution se recourent. (Contraire: allopatrique.)

Références

- Amat, I., Castello, M., Desouhant, D. et Bernstein C. (2006).** The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasp of the same species. *Oecologia* **48**:153-161.
- Askew, R. R. et Shaw, M. R. (1986).** Parasitoid communities: their size, structure and development. In: *Insect parasitoids* (ed. J. K. Waage et D. Greathead). Academic Press, London: 225-264.
- Babendreier, D., Bigler, F. et Kuhlmann, K. (2005).** Methods used to assess non-target effects of invertebrate biological control agents of arthropod pests. *BioControl* **50**: 820-870.
- Baggen, L. et Gurr, G. (1998).** The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control* **11**: 9-17.
- Baggen, L., Gurr, G.M. et Meats, A. (1999).** Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **91**: 155-161.
- Beckage, N. E. et Gelman, D. B. (2004).** Wasp parasitoid disruption of host development: Implications for new biologically based strategies for insect control. *Annual Review of Entomology* **49**: 299-330.
- Beddington, J. R., Free, C. A. et Lawton, J. H. (1975).** Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature* **255**: 58-60.
- Begon, M. et Mortimer, M. (1986).** *Population ecology: A unified study of animals and plants. 2nd edition.* Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Bernstein, C. (2000).** Host-parasitoid models: The story of a successful failure. In: *Parasitoid population biology* (ed. M. E. Hochberg et A. R. Ives). Princeton University Press, Princeton: 41-57.
- Boulétreau, M. et David, J.R. (1980).** Sexually dimorphic response to host habitat toxicity in *Drosophila* parasitic wasps. *Evolution* **35**: 395-399.
- Carton, Y. et Nappi, A.J. (1997).** *Drosophila* cellular immunity against parasitoids. *Parasitology Today* **13**: 218-227.
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovitch, I. A. et Mac Isaac, H. J. (2004).** Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**: 721-733.
- Denoth, M., Frid, L. et Myers, J. H. (2002).** Multiple agents in biological control: improving the odds? *Biological Control* **24**: 20-30.
- Doutt, R. L. (1959).** The biology of parasitic hymenoptera. *Annual Review of Entomology* **4**: 161-182.
- Eggleton, P. et Belshaw, R. (1992).** Insect parasitoid: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences* **337**: 1-20.
- Eilenberg, J., Hajek, A. et Lomer, C. (2001).** Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* **46**: 387-400.
- Feener, D.H.J. et Brown, B.V. (1997).** Diptera as parasitoid. *Annual Review of Entomology* **42**: 73-97.
- Fernandez, V. et Corley, J.C. (2003).** The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology* **13**: 403-413.

- Ferron, P. (1999).** La lutte biologique: définition, concept et stratégie. *Dossier de l'environnement INRA* **19**: 7-18.
- Fox, L. R. et Morrow, P. A. (1981).** Specialization: species property and local phenomenon? *Science* **211**: 887-893.
- Frandon, J. et Kabiri, F. (1999).** La lutte biologique contre la pyrale du maïs avec les trichogrammes. *Dossier de l'environnement* **19**: 107-112.
- Fraval, A. et Silvy, C. (1999).** Lutte biologique (II). *Dossier de l'environnement de l'INRA* n° 19.
- Godfray, H. C. J. (1994).** *Parasitoids*. Princeton University Press, Princeton.
- Greathead, D. J. (1995).** Benefits and risks of classical biological control. In: *Biological control. Benefits and risks*. (ed. H. M. T. Hokhanen et J. M. Lynch). Cambridge University Press, Cambridge: 53-63.
- Greathead, D. J. et Greathead, A. J. (1992).** Biological control of insect pests by insect parasitoids and predators: the BIOCAT database. *Biocontrol News Information* **13**: 61-68.
- Harvey, P. H. et Pagel, M. D. (1991).** *The comparative method in evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hassell, M. P. (1978).** *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Hassell, M. P. et May, R. M. (1973).** Stability in insect host-parasite models. *Journal of Animal Ecology* **42**: 693-726.
- Hassell, M. P. et Pacala, S. W. (1990).** Heterogeneity of host-parasitoid interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **330**: 203-220.
- Hassell, M. P. et Varley, G. C. (1969).** New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* **223**: 1133-1136.
- Heimpel, G. E. et Collier, T. R. (1996).** The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biological Review* **71**: 373-400.
- Hochberg, M. E. (1991).** Intra-host interactions between a braconid endoparasitoid, *Apanteles glomeratus*, and a baculovirus for larvae of *Pieris brassicae*. *Journal of Animal Ecology* **60**: 51-63.
- Huffaker, C. B., Simmons, F. J. et Laing, J. E. (1976).** The theoretical and empirical basis of biological control. In: *Theory and practice of biological control* (ed. C. B. Huffaker et P. S. Messenger). Academic Press: 41-78.
- Idris, A. B. et Grafius, E. (1995).** Wild-flowers as nectar sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology* **24**: 1726-1735.
- Jaenike, J. (1990).** Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematic* **21**: 243-273.
- Jervis, M. A., Hawkins, B. A. et Kidd, N. A. C. (1996).** The usefulness of destructive host feeding parasitoids in classical biological control: theory and observation conflict. *Ecological Entomology* **21**: 41-46.
- Jervis, M. A., Heimpel, G. E., Ferns, P. N., Harvey, J. A. et Kidd, N. A. C. (2001).** Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'ovigeny'. *Journal of Animal Ecology* **70**: 442-458.
- Jervis, M. A. et Kidd, N. A. C. (1986).** Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Review* **61**: 395-434.
- Kraaijeveld, A. R. et Godfray, H. C. J. (1999).** Geographic patterns in the evolution of resistance and virulence in *Drosophila* and its parasitoids. *American Naturalist* **153**: S61-S74.
- Krebs, J. R. et Davies, N. B. (1997).** *Behavioral Ecology*. 4th edition. Blackwell Science Ltd, Oxford.

- Landis, D., Wratten, S. et Gurr, G. M. (2000).** Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**: 175-201.
- Lane, S. D., Mills, N. J. et Getz, W. M. (1999).** The effects of parasitoid fecundity and host taxon on the biological control of insect pests: the relationship between theory and data. *Ecological Entomology* **24**: 181-190.
- Lawrence, P. O. (1986).** Host-parasite hormonal interactions: an overview. *Journal of Insect Physiology* **13**: 295-298.
- Li-Ying, L. (1994).** Worldwide use of *Trichogramma* for biological control on different crops: a survey. In: *Biological control with egg parasitoids*. (ed. E. Wajnberg et S.A. Hassan). CABI Publishing, Oxon: 37-53.
- Louda, S. M., Pemberton, R. W., Johnson, M. T. et Follett, P. A. (2003).** Nontarget effects: the Achilles' heel of biological control? *Annual Review of Entomology* **48**: 365-396.
- Martins, E. P. (1996).** *Phylogenies and the comparative method in animal behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- May, R. M. (1978).** Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology* **47**: 833-843.
- Mayhew, P. J. et Blackburn, T. M. (1999).** Does development mode organize life-history traits in the parasitoid Hymenoptera? *Journal of Animal Ecology* **68**: 906-916.
- Mills, N. J. (1997).** Techniques to evaluate the efficiency of natural enemies. In: *Methods in ecological and agricultural entomology* (ed. D.R. Dent et M.P. Walton). CAB International, Wallingford: 271-291.
- Mills, N.J., Babendreier, D. et Loomans, A.J.M. (2006).** Methods for Monitoring the dispersal of natural enemies from point source releases associated with augmentative biological control. In: *Environmental impact of invertebrates for biological control of arthropods: Methods and risk assessment* (ed. F. Bigler, D. Babendreier et U. Kuhlmann). CABI Bioscience, Wallingford: 114-131.
- Nicholson, A. J. et Bailey, V. A. (1935).** The balance of animal population. *Proceedings of the Zoological Society of London* **3**: 551-598.
- Nisbet, R. M. et Gurnet, W. S. C. (1982).** *Modelling fluctuating populations*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Noldus, L. P. J. J. (1989).** *Chemical espionage by parasitic wasps*. Thèse de l'Université de Wageningen, The Netherlands.
- Normak, B. J. (2003).** The evolution of alternative genetic systems in insects. *Annual Review of Entomology* **48**: 397-423.
- Nosil, P. (2002).** Transition rates between specialization and generalization in phytophagous insects. *Evolution* **56**: 1701-1706.
- OILB-SROP (1973).** Statuts. *Bulletin SROP 1973/1*: 1-25.
- Pennacchio, F. et Strand, M. R. (2006).** Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* **51**: 233-258.
- Plantegenest, M., Outreman, Y., Goubault, M. et Wajnberg, E. (2004).** Parasitoids flip a coin before deciding to superparasitize. *Journal of Animal Ecology* **73**: 802-806.
- Prince, J. S., Leblanc, W.G. et Macia, S. (2004).** Design and analysis of multiple choice feeding preference data. *Oecologia* **138**: 1-4.
- Quicke, D. L. J. (1997).** *Parasitic wasps*. Chapman & Hall, London.

- Riba, G. et Silvy, C. (1989).** *Combattre les ravageurs des cultures; enjeux et perspectives.* Editions INRA, Paris.
- Ris, N., Allemand, R., Fouillet, P. et Fleury, F. (2004).** The joint effect of temperature and host species induce complex genotype-by-environment interactions in the larval parasitoid of *Drosophila*, *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Figitidae). *Oikos* **106**: 451-456.
- Schmidt, J. M. et Smith, J. J. B. (1986).** Correlations between body angles and substrate curvature on the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurements. *Journal of Experimental Biology* **125**: 271-285.
- Stiling, P. et Cornelissen, T. (2005).** What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* **34**: 236-246.
- Stireman, J. O., O'Hara, J. E. et Wood, M. D. (2006).** Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology* **51**: 525-555.
- Strand, M. R. et Pech, L. L. (1995).** Immunological basis for compatibility in parasitoid-host relationships. *Annual Review of Entomology* **40**: 31-56.
- Tisdell, C. A. (1990).** Economic impact of biological control of weeds and insects. In: *Critical issues in biological control* (ed. M. Mackauer, L. E. Ehler et J. Rolland). Intercept: 301-316.
- Thompson, S. N. (1999).** Nutrition and culture of entomophagous insects. *Annual Review of Entomology* **44**: 561-592.
- Toft, C. A., Aeschlimann, A. et Bolis, L. (1991).** *Parasite-host associations: coexistence or conflict?* Oxford University Press, Oxford.
- Turlings, T. C. J., Tumlinson J. H. et Lewis, W. J. (1990).** Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* **250**: 1251-1253.
- van Alphen, J. J. M. et Visser, M.E. (1990).** Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **35**: 59-79.
- van Lenteren, J. C. (1997).** From *Homo economicus* to *Homo ecologicus*: towards environmentally safe pest control. In: *Modern agriculture and the environment* (ed. D. Rosen, E. Tel-or, Y. Hadar, Y. Chen). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht:17-31.
- van Lenteren, J. C., Bale, J., Bigler, F., Hokkanen, H. T. M. et Loomans, A. J. M. (2006).** Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropods pests. *Annual Review of Entomology* **51**: 609-634.
- van Lenteren, J. C. et Bueno, V. H. P. (2003).** Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl* **48**: 123-139.
- van Lenteren, J. C. (2000).** A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Protection* **19**: 375-384.
- van Lenteren, J. C. (2003).** *Quality control and production of biological control agents: theory and testing procedures.* CABI Publishing, Oxon.
- Vinson, S. B. (1975).** Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites* (ed. P.W. Price). Plenum: 14-48.
- Vinson, S. B. (1976).** Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **21**: 109-133.
- Vinson, S. B. (1981).** Habitat location. In: *Semiochemicals: Their role in pest control* (ed. D. A. Nordlund, R. L. Jones et W.J. Lewis). John Wiley, New York: 51-77.
- Vinson, S. B. et Iwantsch, G. F. (1980a).** Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **25**: 397-419.

- Vinson, S. B. et Iwantsch, G. F. (1980b).** Host regulation by insect parasitoids. *Quarterly Review of Biology* **55**: 143-165.
- Vinson, S. B., Jones, R. L., Sonnet, P. E., Bierl, B. A. et Beroza, M. (1975).** Isolation, identification and synthesis of host-seeking stimulant for *Cardiochiles nigriceps* a parasitoid of tobacco budworm. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **18**: 443-450.
- Waage, J. K. (1990).** Ecological theory and the selection of biological control agents. In: *Critical issues in biological control* (ed. M. Mackauer, L. E. Ehler et J. Roland), Intercept Ltd, Andover: 135-157.
- Wäckers, F. L. (2003).** The parasitoids' need for sweets: sugars in mass rearing and biological control. In: *Quality control and production of biological control agents: Theory and testing procedures* (ed. J. C. van Lenteren). CABI Publishing, Oxon: 59-72.
- Wajnberg, E. (2004).** Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how? In: *Genetics, evolution and biological control* (ed. L.E. Ehler, R. Sforza et T. Mateille). CABI Publishing, Oxon: 19-37.
- Wajnberg, E. et Hassan, S. A. (1994).** *Biological control with egg parasitoids*. CABI Publishing, Oxon.
- Wajnberg, E., Scott J. K. et Quimby, P. C. (2001).** *Evaluating indirect ecological effects of biological control*. CAB International, Wallingford.
- Wapshere, A. J. (1974).** A strategy for evaluating the safety of organisms for biological weed control. *Annals of Applied Biology* **77**: 201-211.

