

ÉTUDE DE LA COMPÉTITION INTRA - ET INTERSPÉCIFIQUE CHEZ LES PARASITES OOPHAGES DES PUNAISES DES BLÉS

M. LARAICHI

École Nationale d'Agriculture, Meknès, Maroc

Dans l'étude de la compétition chez les parasites oophages des punaises des blés, il apparaît que l'espèce *Ooencyrtus fecundus* FERR. & VOEG. l'emporte presque toujours sur les *Asolcus* et les *Trissolcus*. Lorsque deux larves d'*Ooencyrtus* sont en présence dans un même œuf-hôte, la compétition aboutit généralement à l'élimination de la plus jeune ou, si les 2 larves ont le même âge, à l'élimination de *O. nigerrimus* FERR. & VOEG. par *O. fecundus* et de ces 2 espèces par *O. telenomicida* VASS.

La suppression des larves surnuméraires peut résulter soit d'un manque de nourriture soit d'un phénomène de cannibalisme.

Au Maroc, le complexe parasitaire des punaises des blés est essentiellement composé de parasites oophages appartenant aux 2 familles des *Encyrtidae* et de *Scelionidae*. La première famille est représentée par le genre *Ooencyrtus* (*O. fecundus* FERR. & VOEG., *O. nigerrimus* FERR. & VOEG., et *O. telenomicida* VASS.) et la deuxième par les genres *Asolcus* (*A. grandis* THOM., *A. rungsi* VOEG., *A. basalis* WOLL., *A. semistriatus* NEES., *A. djadetchko* RJACH, *A. pseudoturesis* RJACH, *A. rufiventris* MAYR et *A. rufiventris* subsp. *protogyne*), *Trissolcus* (*T. vassilievi* MAYR, *T. scutellaris* THOM., *T. simoni* MAYR, *T. ghorfii* DEL. & VOEG. et *T. histani* VOEG.), *Telenomus* (*T. chloropus* THOM. et *T. heydeni* MAYR) et *Gryon* (*G. monspeliensis* PIC).

L'étude de la compétition entre les différentes espèces de ce complexe parasitaire a été abordée successivement par SAFAVI (1968) et VOEGELÉ (1970, 1973). Ces 2 auteurs ont cependant axé leurs recherches essentiellement sur les hyménoptères *Scelionidae*, laissant de côté les hyménoptères *Encyrtidae*. C'est donc pour compléter les études déjà réalisées que nous avons entrepris d'effectuer les expériences exposées ci-après. Elles ont été en partie facilitées par le fait que l'œuf des *Ooencyrtus*, contrairement à celui des autres genres, présente un pédoncule qui sort partiellement à l'extérieur de l'œuf-hôte.

COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE

Nous avons utilisé pour cette étude des œufs de *Solenostethium lynceum* FIEB (*Het.* : *Pentatomidae*) qui présentent l'avantage d'être complètement hyalins ce qui permet de voir, par transparence, ce qui se passe à l'intérieur de l'œuf.

Les œufs ont été exposés pendant une heure, à 30° C, au parasitisme de *O. fecundus* ou de *O. nigerrimus* puis triés pour ne conserver que ceux présentant un seul pédoncule. Une marque colorée permet de repérer l'emplacement de ce premier pédoncule. Les œufs sont alors placés à 30° C et 60 % d'humidité relative pour n'être soumis au superparasitisme que lorsque le premier parasite est déjà au stade L₁, L₂, L₃ ou L₄.

Chaque œuf superparasité est ensuite isolé dans un tube à hémolyse puis suivi régulièrement jusqu'au moment de l'émergence des parasites.

Les résultats obtenus pour les 2 espèces étudiées sont consignés dans le tableau 1.

TABLEAU 1
Résultats de la compétition intraspécifique à différents stades de développement
de *O. fecundus* et de *O. nigerrimus*

1 et 2 = œufs ayant donné naissance respectivement au 1^{er} et au 2^e parasite.
3 = œufs ayant donné naissance à la fois au 1^{er} et au 2^e parasite.
4 = œufs n'ayant abouti à aucune émergence.

Stades	<i>O. fecundus</i>				<i>O. nigerrimus</i>					
	Effectifs	Émergences				Effectifs	Émergences			
		1	2	3	4		1	2	3	4
L ₁	22	15	1	6	—	35	12	—	21	2
L ₂	32	27	—	2	3	36	16	—	14	6
L ₃	—	—	—	—	—	11	9	—	2	—
L ₄	13	9	2	—	2	11	8	—	2	1

Il apparaît à la lecture du tableau 1 que plus le décalage entre le 1^{er} et le 2^e parasitisme s'accroît, plus les chances du superparasite de parvenir jusqu'au terme de son développement diminuent. La proportion des superparasites qui émergent est cependant nettement plus élevée dans le cas de *O. nigerrimus* que dans le cas de *O. fecundus*.

Pour les 2 espèces, l'élimination des superparasites a lieu généralement au stade embryonnaire ou au stade L₁.

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

COMPÉTITION ENTRE LES 3 ESPÈCES D'*Ooencyrtus*

Nous avons procédé comme indiqué dans le paragraphe précédent mais en remplaçant les œufs de *S. lynceum* par ceux d'*Aelia cognata* FIEB (*Het. : Pentatomidae*) et en utilisant pour le 2^e parasitisme une espèce différente du 1^{er} parasite.

Cas du couple *O. fecundus* - *O. nigerrimus*

Le tableau 2 indique le nombre d'hôtes ayant donné un imago de l'une ou l'autre des 2 espèces, un œuf d'*Aelia* ne pouvant assurer le développement que d'un seul individu.

TABLEAU 2
Résultats de la compétition à différents stades de développement entre
O. fecundus (F) et *O. nigerrimus* (N)

Stades	<i>O. fecundus</i> × <i>O. nigerrimus</i>			<i>O. nigerrimus</i> × <i>O. fecundus</i>		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		F	N		N	F
Œuf	18	17	1	17	2	12
L ₁	45	29	5	27	19	3
L ₂	52	35	2	53	36	3
L ₃	20	10	—	36	22	1
L ₄	8	3	—	34	26	6

Le tableau 2 montre que dans le cas d'un multiparasitisme immédiat (stade œuf), la compétition s'effectue presque toujours au profit de *O. fecundus*. Lorsque le multiparasitisme est différé (à partir du stade L₁) on constate, par contre, que le 1^{er} parasite a tendance à éliminer le 2^e.

Cas du couple O. fecundus - O. telenomicida

Les résultats du recensement des œufs ayant donné naissance à l'une ou l'autre des 2 espèces sont indiqués dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. fecundus (F) et O. telenomicida (T)

Stades	<i>O. fecundus</i> × <i>O. telenomicida</i>			<i>O. telenomicida</i> × <i>O. fecundus</i>		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		F	T		T	F
Œuf	43	5	22	15	9	2
L ₁	10	6	3	17	7	—
L ₂	27	10	3	15	10	1
L ₃	31	11	4	31	12	1
L ₄	38	16	3	22	15	—

Les données du tableau 3 indiquent que dans le cas d'un décalage ne dépassant pas 1 h entre le 1^{er} et le 2^e parasitisme, la larve de *O. telenomicida* a tendance à l'emporter sur celle de *O. fecundus*. Ce résultat pourrait s'expliquer par une plus grande agressivité de la 1^{re} espèce par rapport à la 2^e et ne semble pas, en tout cas, lié à une quelconque précocité de l'éclosion larvaire car les 2 espèces ont à peu près la même durée du développement embryonnaire. Ce dernier facteur pourrait, par contre, intervenir dans le cas du couple *O. fecundus* - *O. nigerrimus* (éclosion s'effectuant respectivement au bout de 27 et 34 h à 30° et 60 % d'humidité relative).

Lorsque le multiparasitisme a lieu dans un œuf contenant déjà une larve parasite, on constate que cette dernière arrive presque toujours à éliminer le multiparasite.

Cas du couple O. nigerrimus - O. telenomicida

Les résultats de la compétition entre ces 2 espèces sont indiqués dans le tableau 4.

TABLEAU 4

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. nigerrimus (N) et O. telenomicida (T)

Stades	<i>O. nigerrimus</i> × <i>O. telenomicida</i>			<i>O. telenomicida</i> × <i>O. nigerrimus</i>		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		N	T		T	N
Œuf	14	2	12	20	13	1
L ₁	9	8	1	18	16	—
L ₂	19	18	—	21	10	4
L ₃	11	7	1	10	9	—
L ₄	11	7	1	25	21	—

Un multiparasitisme immédiat aboutit presque toujours à l'élimination de *O. nigerimus* par *O. telenomicida*.

Lorsque le multiparasitisme est différé de plus de 30 h, on constate que la compétition se fait généralement au profit du 1^{er} parasite.

COMPÉTITION ENTRE *Oaencyrtus* ET *Asolcus*

Pour cet essai, nous avons sélectionné *O. fecundus* que nous avons mis en compétition avec respectivement *A. rungsi*, *A. basalis* et *A. grandis*. Pour chaque espèce d'*Asolcus*, 2 séries d'expériences ont été réalisées selon que *O. fecundus* intervient en tant que 1^{er} parasite ou en tant que multiparasite.

Pour voir l'influence du stade de développement du 1^{er} parasite au moment de l'intervention du 2^e parasitisme sur l'issue de la compétition interspécifique, nous avons effectué le multiparasitisme respectivement en présence d'une larve d'*Asolcus* de 1^{er} stade (formes A, B et C), de 2^e stade, de 3^e stade et d'une nymphe (1). Inversement, le multiparasitisme par les *Asolcus* a été réalisé en présence d'une larve L₁, L₂, L₃ ou L₄ de *O. fecundus*.

Le parasitisme des pontes d'*Aelia* par les *Asolcus* a été suivi au microscope stéréoscopique de manière à repérer les œufs ayant été effectivement parasités ainsi que l'heure exacte de la fin de l'oviposition (caractérisée par la danse de marquage). Chaque œuf multiparasité a été ensuite isolé dans un tube à hémolyse plus placé à 30° C jusqu'à l'émergence des parasites.

Tous les œufs contrôlés n'ont permis le développement que d'un seul individu. Les résultats sont consignés dans le tableau 5.

TABLEAU 5
Résultats de la compétition à différents stades de développement entre
O. fecundus (F) et *Asolcus*
(R = *A. rungsi*; B = *A. basalis*; G = *A. grandis*)

Stades	R × F			B × F			G × F		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		R	F		B	F		G	F
L ₁ (A)	48	—	32	23	1	16	50	—	42
L ₁ (B)	35	9	19	51	—	39	46	—	40
L ₁ (C)	33	9	24	77	1	59	44	—	41
L ₂	31	—	23	19	1	13	62	—	53
L ₃	35	—	28	52	—	43	44	—	37
Nymphe	33	—	13	39	—	34	29	—	24

TABLEAU 5 bis

Stades	F × R			F × B			F × G		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		F	R		F	B		F	G
L ₁	23	17	—	28	22	1	43	33	1
L ₂	25	19	1	40	34	1	28	25	—
L ₃	43	37	—	35	32	—	21	18	—
L ₄	33	14	—	27	21	—	30	29	1

(1) Pour la définition et la durée de ces différents stades, nous renvoyons le lecteur aux travaux de VOEGELÉ (1970, 1973).

A quelques rares exceptions près, nous constatons que, quel que soit le stade d'évolution des *Asolcus* au moment du multiparasitisme des œufs d'*Aelia* par *O. fecundus*, ce dernier parvient toujours à éliminer le 1^{er} parasite. Une élimination quasi générale des *Asolcus* s'observe également quand *O. fecundus* intervient non plus en tant que multiparasite mais en tant que 1^{er} parasite.

COMPÉTITION ENTRE *Ooencyrtus* ET *Trissolcus*

Nous avons mis en compétition *O. fecundus* avec respectivement *T. vassilievi* et *T. histani*.

Le protocole expérimental est identique à celui indiqué précédemment et les œufs hôtes utilisés sont également ceux d'*Aelia*. Les résultats sont groupés dans le tableau 6.

TABLEAU 6
Résultats de la compétition à différents stades de développement entre
O. fecundus (F) et *Trissolcus*
(V = *T. vassilievi*, H = *T. histani*)

Stades	<i>T. vassilievi</i> × <i>O. fecundus</i>			<i>T. histani</i> × <i>O. fecundus</i>		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		V	F		H	F
L ₁ (A)	52	1	42	87	1	64
L ₁ (B)	42	—	32	68	10	26
L ₁ (C)	54	—	39	97	2	83
L ₂	42	—	37	92	9	67
L ₃	51	—	43	32	—	28
Nymphe	40	1	22	100	—	61

TABLEAU 6 bis

Stades	<i>O. fecundus</i> × <i>T. vassilievi</i>			<i>O. fecundus</i> × <i>T. histani</i>		
	Effectifs	Émergences		Effectifs	Émergences	
		F	V		F	H
L ₁	48	30	5	37	22	2
L ₂	42	38	—	48	28	1
L ₃	40	35	1	44	38	—
L ₄	29	21	—	28	24	—

L'essai consacre à nouveau la suprématie de *O. fecundus* par rapport aux *Trissolcus*. En effet, quelles que soient les conditions dans lesquelles se réalise la compétition, *O. fecundus* arrive presque toujours à éliminer son concurrent.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les essais de compétition que nous venons d'effectuer en prenant comme hôtes soit des œufs de *S. lynceum* soit ceux d'*A. cognata* permettent de tirer les conclusions suivantes :

— Les œufs de *Solenostethium* superparasités par *O. fecundus* ou *O. nigerrimus* ne donnent naissance qu'au 1^{er} parasite, le 2^e étant éliminé soit au stade embryonnaire, soit au 1^{er} stade larvaire. L'élimination ne devient cependant la règle qu'à partir du moment où le 1^{er} parasite atteint le stade L₂ pour *O. fecundus* et le stade L₃ pour *O. nigerrimus*.

— Dans le multiparasitisme immédiat des œufs d'*Aelia*, la compétition interspécifique entre les 3 espèces d'*Ooencyrtus* prises 2 à 2, révèle que *O. fecundus* a tendance à éliminer *O. nigerrimus*, ces 2 espèces étant par ailleurs constamment dominées par *O. telenomicida*.

Lorsque le multiparasitisme est différé de plus de 30 h, la compétition se fait généralement au profit du 1^{er} parasite.

— Dans la compétition entre espèces appartenant à des genres différents, *O. fecundus* l'emporte presque toujours sur les *Asolcus* et les *Trissolcus*.

L'élimination des larves surnuméraires a donné lieu à de nombreuses observations et semble faire appel à différents processus : cannibalisme (HOWARD & FISKE, 1911), sécrétion d'une substance toxique (TIMBERLAKE, 1910), sécrétion d'une enzyme cytolitique (SPENCER, 1926), asphyxie par manque d'oxygène (FISHER, 1961), inanition par appauvrissement du milieu nutritif (FISKE & THOMPSON, 1909), réaction phagocytaire de l'hôte provoquée par l'éclosion de la 1^{re} larve (LABEYRIE, 1958).

Chez les *Ooencyrtus*, les modalités de suppression des larves surnuméraires sont soit d'ordre physique soit d'ordre trophique. Dans le premier cas, la larve la plus âgée ou la plus agressive a tendance à éliminer sa congénère par combat direct au cours duquel les mandibules jouent un rôle actif. Après avoir blessé sa proie, la larve dominante peut, comme nous l'avons observé à plusieurs reprises, soit l'abandonner soit la consommer.

Dans le cas d'un super — ou multiparasitisme différé, il arrive fréquemment que la larve surnuméraire soit arrêtée dans son développement pour des raisons uniquement trophiques, tout le vitellus de l'œuf-hôte ayant été consommé par le 1^{er} parasite.

SUMMARY

Study of the intra- and interspecific competition between the oophagous parasites of wheat bugs

In a study of the competition within the population of oophagous parasites of wheat bugs, the species *O. fecundus* FERR. & VOEG. appeared to be more competitive than *Asolcus* and *Trissolcus* species.

When two *Ooencyrtus* larvae are present in the same host-egg, competition results generally in elimination of the younger larvae. If the 2 larvae are of the same age, *O. nigerrimus* is eliminated when in presence of *O. fecundus*; *O. telenomicida* eliminates both preceding species.

Suppression of supernumerary larvae is a result of either a lack of nutrients or a cannibalism phenomenon.

BIBLIOGRAPHIE

- FISCHER, R. C. — 1961. A study in insect multiparasitism. II. The mechanism and control of competition for the host. — *J. Exp. Biol.*, 38, 605-628.
- FISKE, W. F. & THOMPSON, W. R. — 1909. Notes on the parasites of *Saturniidae*. — *J. Econ. Entomol.*, 2, 450-460.
- HOWARD, L. O. & FISKE, W. F. — 1911. The importation in the United States of the parasites of the gypsy moth and the brown tail moth. — *Bull. Bur. Entomol. U.S. Dep. Agric.*, 91, 1-344.
- LABEYRIE, V. — 1958. Importance du superparasitisme et son élimination chez *Microgaster globatus* NÉES [*Hym. Braconidae*]. — *C.R. Acad. Sc., Paris*, 246, 3116-3118.
- SAFAVI, M. — 1968. Étude biologique et écologique des Hyménoptères parasites des œufs des punaises des céréales. — *Entomophaga*, 13, 381-495.
- SPENCER, H. — 1926. Biology of parasites and hyperparasites of aphids. — *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 19, 119-153.
- TIMBERLAKE, P. H. — 1910. Observations on the early stages of two aphidiine parasites of aphids. — *Psyche, Camb.*, 17, 125-130.
- VOEGELÉ, J. — 1970. Les *Aelia* du Maroc et leurs parasites oophages. — *Thèse, Fac. Sc., Orsay*, 323 p.
- VOEGELÉ, J. & HAMIDOUCH, M. — 1973. Aspects de la compétition parasitaire chez les parasites oophages des punaises des blés. — *Entomophaga*, 18, 271-277.