Etude de l'effet de masse chez *Trichogramma maidis* (Hym., Trichogrammatidae) dans le cas d'un superparasitisme réduit

Manuel Babault, Bernard Pintureau

► To cite this version:

Manuel Babault, Bernard Pintureau. Etude de l'effet de masse chez *Trichogramma maidis* (Hym., Trichogrammatidae) dans le cas d'un superparasitisme réduit. *Agronomie*, 1984, 4 (3), pp.285-290. hal-00884635

HAL Id: hal-00884635

<https://hal.science/hal-00884635>

Submitted on 1 Jan 1984

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Etude de l'effet de masse chez *Trichogramma maidis* (Hym., *Trichogrammatidae*) dans le cas d'un superparasitisme réduit

Manuel BABAUT & Bernard PINTUREAU

I.N.R.A., Station de Zoologie et de Lutte biologique, F 06602 Antibes

RÉSUMÉ

L'étude de l'effet de masse dans des groupes de taille croissante et de taux sexuel différent, lorsque le superparasitisme est réduit, permet de mettre en évidence les interactions comportementales entre individus mâles et femelles. La descendance et la longévité, après une diminution plus ou moins importante et rapide en fonction de l'importance du groupe et de la proportion des mâles, montrent une relative stabilisation. Simultanément, la baisse du taux sexuel de la progéniture serait essentiellement due à la réponse de la femelle à des stimuli provenant du groupe d'individus (fécondation moins fréquente des œufs).

Mots clés additionnels : Longévité, importance et taux sexuel de la descendance.

SUMMARY

Study of the effect of density in Trichogramma maidis (Hym., Trichogrammatidae) when superparasitism is restricted.

Study of the effect of density on groups of different sizes and sex-ratios, when superparasitism is restricted, allowed us to demonstrate behavioral interactions between males and females. The number of descendants, after decreasing to a variable extent and at a variable speed depending on the size of the group and on the proportion of males, became relatively stable. The cause of the phenomenon lays in decreased fecundity in keeping with lower laying duration and disturbed behaviour. Longevity of females, estimated from the mortality rate before 8 days, was also subject to this effect of density, particularly if the male ratio was important. The sex-ratio (♀ rate) of the offspring decreased slightly between restricted groups and larger groups, the phenomenon being in keeping with a modification of the ovocyte fertilization rhythm and with a bad compensation of the beginning of laying, which supplies many males.

Additional key words : Longevity, size and sex-ratio of the offspring.

I. INTRODUCTION

Le genre *Trichogramma* West. comprend de nombreuses espèces de parasites oophages d'insectes et principalement de Lépidoptères. Certaines sont élevées au laboratoire sur les œufs d'un hôte de substitution *Ephesia kuehniella* Zell. (Lep. *Pyralidae*).

Les parasitoïdes, employés en lutte biologique sous forme de lâchers « inondatifs », sont soumis à des techniques d'élevages intensifs. Dans ces populations importantes se manifestent diverses interactions entre individus ; parmi celles-ci, la plus étudiée chez les trichogrammes est l'effet de masse, ou phénomène d'autolimitation. Cet effet est souvent combiné à une compétition intraspécifique alimentaire ou pour les lieux de ponte disponibles qui conduit au superparasitisme.

De très nombreux auteurs ont analysé les effets de l'augmentation de la densité d'une population sur sa dyna-

mique afin de définir une relation optimale entre les nombres de parasites et d'hôtes pour la mise au point d'élevages intensifs dans un but de lutte biologique. Des caractères comme la fécondité, la longévité et le taux sexuel ont ainsi fait l'objet d'études de façon indépendante (FLANDERS, 1935, 1965 ; SALT, 1936 ; DE BACH & SMITH, 1947 ; KUNO, 1962 ; VICTOROV, 1968 ; CHACKO, 1969 ; LARAICHI, 1976 ; Kfir, 1981, 1982 ; WAAGE, 1982) ou combinée (STUBBS, 1977).

Mais la majorité de ces travaux ont été menés en prenant en compte un superparasitisme plus ou moins important, le nombre de parasites augmentant tandis que le nombre d'hôtes restait constant. Il nous a donc paru intéressant de connaître la part prise dans les effets de masse par les interactions comportementales en limitant le superparasitisme, ceci étant réalisé lorsque la population dispose d'un excès d'hôtes qui permet aux femelles d'exprimer une capacité discriminative en reconnaissant les œufs déjà

parasités (SALT, 1934). En cas d'excès d'œufs d'*E. kuehniella*, les trichogrammes ne pondent en effet qu'un œuf et très rarement 2 par hôte, la moyenne ne dépassant pas 1,1 (PINTUREAU *et al.*, 1981) et c'est cette situation que nous appelons « superparasitisme réduit ».

Nous allons tenter d'appréhender ces phénomènes chez *Trichogramma maidis* Pintureau & Voegelé dans des groupes d'adultes de taille variable, au travers des caractères de multiplication, de mortalité et de taux sexuel. Ces données sont indispensables pour comprendre la dynamique des populations de parasitoïdes dans les élevages intensifs où le superparasitisme est réduit. Elles seront par contre de peu d'intérêt pour expliquer des phénomènes se déroulant dans la nature, car là, les effets de masse sont souvent diminués par la dispersion.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre choix s'est porté sur la souche n° 16 de *T. maidis*, capturée en Moldavie soviétique (PINTUREAU & VOEGELE, 1980), espèce faisant l'objet de la mise au point d'un élevage intensif pour son utilisation en lutte biologique contre *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep. Pyralidae).

Chaque groupe (mâle, femelle ou bisexué) de trichogrammes étudié provient d'individus isolés au stade nymphal et sexés dès l'émergence. Ceux-ci sont nourris durant un jour avant d'être regroupés dans un tube d'élevage en verre de 1 cm de diamètre et 7 cm de longueur.

Nourriture (miel) et œufs hôtes (*E. kuehniella*) sont en quantité excédentaire quelle que soit la taille de la population afin de restreindre le superparasitisme.

Les conditions climatiques sont contrôlées tout au long de l'expérience (25 °C ± 1 °C, 70 p. 100 H. R., 16 h d'éclairage par jour).

La ponte a lieu du 2^e au 8^e jour et les mortalités des parents sont relevées lors de leur retrait, le 8^e j, des tubes d'élevage. Nous avons compté la descendance imaginale issue des 7 premiers j de ponte, bien corrélée avec la descendance totale chez *T. maidis* (PINTUREAU *et al.*, 1981) et avons ramené celle d'un groupe au nombre de femelles qui le compose. La progéniture est sexée au fur et à mesure de son émergence.

Les 3 caractères quantitatifs mesurés (descendance issue des 7 premiers j de ponte, pourcentage de mortalité imaginale avant 8 j, taux sexuel de la descendance exprimé en pourcentage de femelles) seront comparés dans des groupes de taille (1 à 40 individus) et de composition différentes (bisexuée avec 2 fois plus ou autant de femelles que de mâles et monosexuée).

Nous utiliserons le test non paramétrique de Mann-Whitney pour juger de la signification des différences entre échantillons car le nombre de répétitions est seulement compris entre 5 et 15.

III. RÉSULTATS

A. Groupements de taux sexuel 2 femelles pour 1 mâle

Ce type de groupement est celui communément observé dans nos élevages de *T. maidis* en condition de superparasitisme limité.

Entre les groupes composés de 5 et 10 femelles, l'effet de masse se manifeste par une diminution de la descendance de 29 p. 100, une augmentation du taux de mortalité des femelles de 26 p. 100 parallèlement à une diminution de celle des mâles de 20 p. 100 (tabl. 1, fig. 1). La diminution du taux sexuel de la progéniture n'est pas significative.

TABLEAU 1

Pourcentage de mortalité avant 8 jours, nombre de descendants adultes et taux sexuel de la progéniture (% ♀) en fonction de l'effectif et de la composition sexuelle du groupe.

Percent of mortality before 8 days, number of adult descendants and sex-ratio of the offspring (% ♀) in relation to total number of *Trichogrammas* and sexual composition of the group.

Composition des groupes		Taux de mortalité des parents avant 8 jours			Nombre de descendants			Taux sexuel de la progéniture (% ♀)	
♀	♂	n	♀	♂	Par groupe				x̄ par ♀
					x̄	σ	Cocf. de variation		
1	1	15	6	81	51,9	8,9	17,1	51,87	0,65
5	5	10	50	80	175,3	60,5	34,5	35,06	0,67
10	10	5	54	100	348,2	39,4	11,3	34,82	0,57
15	15	5	52	96	495,0	134,3	27,1	33,00	0,56
20	20	5	78	69	648,6	135,2	20,8	32,43	0,56
1	0	15	0	—	61,5	13,7	22,3	61,53	0
5	0	7	9	—	290,4	43,0	14,8	58,09	0
10	0	5	12	—	421,0	41,8	9,9	42,10	0
15	0	5	15	—	571,2	76,3	13,4	38,08	0
20	0	5	41	—	734,4	107,1	14,6	36,72	0
5	2	5	16	100	242,6	20,6	8,5	48,52	0,60
10	5	5	42	80	343,8	64,4	18,7	34,38	0,57
15	7	6	38	98	556,5	198,8	35,7	37,10	0,58
20	10	5	52	84	702,6	304,0	43,3	35,13	0,54

Figure 1

Nombre de descendants adultes, pourcentage de mortalité (des femelles et des mâles) avant 8 jours et taux sexuel de la progéniture (% ♀) en fonction de l'effectif dans le cas d'une composition sexuelle de 2 ♀ 1 ♂.

Number of adult descendants, percent mortality (of females and males) before 8 days and sex-ratio of the offspring (% ♀) in relation to total number of *Trichogrammas* in the case of a 2 ♀ 1 ♂ sexual composition.

Entre les groupes composés de 10 et 15 femelles, on assiste à une stabilisation de l'effet de masse, phénomène déjà constaté par KFIR (1981) en ce qui concerne le nombre de descendants.

Entre les groupes 15 et 20 femelles, l'effet de masse est régularisé et si la diminution du taux sexuel de la progéniture se poursuit, la différence reste non significative.

Les variations des taux de mortalité femelles et mâles qui semblent se réaliser dans des directions opposées pourraient laisser croire à une corrélation négative. Il n'en est pourtant rien, DEBRET (comm. pers.) ayant montré l'absence de corrélation entre la longévité de la femelle et celle du mâle d'un même couple ($r = 0,035$ pour 388 couples étudiés).

B. Groupements de taux sexuel 1 femelle pour 1 mâle

Ce type de groupement, sexuellement déséquilibré, est parfois observé dans nos élevages des souches en collection.

Le nombre de descendants par femelle passe de 52 à 35,

soit une forte réduction, dès que le groupe atteint 5 femelles/5 mâles, pour ne plus montrer ensuite de différence significative (tabl. 1). L'augmentation de la proportion des mâles chez les parents se traduit par une différence nette de la descendance : entre les groupes 5 femelles/2 mâles et 5 femelles/5 mâles, elle passe de 48 à 35 descendants par femelle.

Comme dans les groupements du type précédent, dits « normaux », on retrouve pour les groupes plus importants (10, 15 et 20 femelles) une stabilisation de la descendance à un niveau légèrement plus bas sans que la différence soit statistiquement significative (fig. 2).

Le taux sexuel (tabl. 1, fig. 2) se trouve déplacé en faveur des mâles entre les groupes 5 femelles/5 mâles et 10 femelles/10 mâles pour être remarquablement stable ensuite malgré l'augmentation de la densité de population. On retrouve le même profil de variation que dans les groupements « normaux » et l'augmentation de la proportion des mâles chez les parents ne semble pas avoir eu une incidence particulière sur la variation du taux sexuel de la progéniture dans les groupes d'au moins 10 femelles, aucune différence statistiquement significative n'étant décelée. Cette incidence est par contre trouvée dans le groupe de 5 femelles où l'augmentation du nombre de mâles parents conduit à une certaine augmentation du pourcentage de filles, celui-ci passant de 60 à 67.

Le taux de mortalité des femelles, très faible dans le groupe 1 femelle/1 mâle, s'élève rapidement pour atteindre 50 p. 100 dans le groupe 5 femelles/5 mâles, puis se stabilise jusqu'au groupe 15 femelles/15 mâles pour s'accroître à

Figure 2

Nombre de descendants adultes et taux sexuel de la progéniture (% ♀) en fonction du nombre de mâles dans le groupe et de l'importance de celui-ci (D = nombre de femelles).

Number of adult descendants and sex-ratio of the offspring (% ♀) in relation to the number of males in the group and with total number of *Trichogrammas* (D = number of females).

nouveau et atteindre 78 p. 100 dans le groupe 20 femelles/20 mâles. Une mortalité très importante existe chez les mâles au bout de 8 j ; elle semble moins soumise à l'importance de l'effectif que chez les femelles (tabl. 1) et fluctue de façon non expliquée.

La proportion de mâles dans le groupement agit sur la mortalité des individus et surtout des femelles (fig. 3), les différences de pourcentages de mortalité femelle étant souvent significatives ($p < 0,05$ avec 5, 10 et 20 ♀) lorsqu'on compare des groupes comprenant un même nombre de femelles et soit autant de mâles, soit moitié moins. Le taux de mortalité des mâles, par contre, ne dépend pas de la proportion de femelles.

C. Groupements monosexués

1. Femelles

L'effet de masse sur la descendance, très faible dans le groupe de 5 femelles vierges, est particulièrement marqué en passant à 10 femelles, la différence étant hautement significative (d.l.10 ; $p < 0,01$). Une relative stabilité existe ensuite lorsqu'on augmente l'effectif (tabl. 1, fig. 2).

La diminution de la descendance, de 40 p. 100 entre le groupe le plus petit (1 femelle) et le plus grand (20 femelles), est donc relativement importante. L'absence du mâle semble provoquer une descendance un peu plus élevée (différence cependant non significative) dans le groupe 5 femelles vierges, comparativement à celle du groupe normal 5 femelles-2 mâles.

La mortalité avant 8 j des femelles vierges reste inférieure à 15 p. 100 dans les premiers groupes pour passer brusquement à 41 p. 100 dans celui de 20 individus (fig. 3). L'effet de masse se fait sentir sur des groupes de tailles bien plus grandes qu'avec des groupes de type « normal », les différences de pourcentage de mortalité étant hautement significatives entre, d'une part, les groupes de 10 ♀ et 10 ♀/5 ♂ (d.l.8 ; $p = 0,01$) et, d'autre part, ceux de 15 ♀ et 15 ♀/7 ♂ (d.l.9 ; $p < 0,01$).

Figure 3

Pourcentages de mortalité avant 8 jours des femelles en fonction de leur nombre dans le groupe. Trois densités différentes de mâles sont étudiées.

Percent of female mortality before 8 days in relation to number of females in the group. Three different male densities were analysed.

2. Mâles

Nous avons observé l'effet de masse sur la mortalité des mâles en l'absence de femelle.

Le mâle isolé, dont l'activité est normale, présente une mortalité de 60 p. 100 avant 8 j (tabl. 2). Dès la constitution de groupes de quelques individus, on note une augmentation de la mortalité qui passe à environ 80 p. 100 pour ne plus montrer ensuite de différence significative.

Ces résultats ne sont pas différents de ceux obtenus dans les groupes « normaux » ou de taux 1/1 ; la présence de femelles n'affecte donc pas les mâles, sauf en cas de groupement extrêmement réduit (différence entre taux de mortalité des mâles isolés et en couple : d.l.24 ; $p < 0,01$).

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans un groupe de *T. maidis* en équilibre sexuel (2 femelles pour 1 mâle), même si le nombre d'hôtes à l'intérieur de la sphère d'action du parasite dépasse la capacité de reproduction de celui-ci, les interactions comportementales entraînent une importante modification des caractères biologiques, notamment du nombre de descendants. Ce processus apparaît dans les groupes peu importants et se ralentit lorsqu'augmente encore la densité, pour finalement atteindre un niveau relativement stable.

L'analyse des groupements sexuellement déséquilibrés montre que l'augmentation de la proportion de mâles affecte la descendance tout au moins pour les effectifs réduits. Dans les groupes composés uniquement de femelles vierges, la descendance est supérieure particulièrement, de nouveau, chez ceux de faibles densités d'individus.

Il semble qu'une des causes essentielles de l'effet de masse sur la descendance soit liée à la fécondité. La baisse de fécondité est en rapport avec la diminution de longévité des femelles mais aussi avec le comportement de recherche d'hôtes non parasités, la discrimination étant d'autant plus difficile que le groupe est plus important ; une période de temps supplémentaire est donc requise pour la prospection. Une cause également importante de cette diminution résiderait dans l'interaction directe entre individus en compétition (notons que, dans la nature, lorsque les populations ne sont pas trop importantes, les femelles sont le plus souvent isolées lors de la ponte). De plus, les mâles d'autant qu'ils sont nombreux, perturbent la ponte des femelles, voire l'interrompent, par leurs fréquentes tentatives d'accouplement et il n'est pas rare d'observer des luttes entre plusieurs individus.

En cas d'insuffisance d'hôtes, le nombre de descendants est encore plus faible car les femelles ne peuvent pas pondre tous leurs œufs. La capacité de rétention des œufs est

TABLEAU 2

Pourcentage de mortalité des mâles avant 8 jours en fonction de leur nombre.
Percent of male mortality before 8 days in relation to number of males.

Nombre de mâles	1	5	10	15	20
n	10	7	6	6	6
% de mortalité	60	83	72	88	83

limitée (SALT, 1936) et conduit en partie à l'oosorption et en partie au superparasitisme, phénomène qui lui-même augmente fortement les mortalités préimaginales.

L'effet de masse semble aussi entraîner une diminution du taux sexuel de la progéniture mais de façon beaucoup moins sensible qu'en cas de superparasitisme d'après les données de SALT (1936), CHACKO (1969), Kfir (1981, 1982) et WAAGE (1982). L'augmentation de la proportion de mâles chez les parents a un effet significatif sur la composition de la progéniture si le groupe est peu important. Nous pouvons ainsi penser que le nombre d'accouplements, plus élevé lorsque la proportion de mâles augmente, favorise la fécondation des œufs pondus tard par la femelle (épuisement des spermatozoïdes viables en cas d'un seul accouplement ?) et conduit donc à une élévation du taux sexuel, phénomène compensé dans les groupes plus importants par les effets de masse. Notons que l'augmentation de la proportion de mâles peut avoir pour conséquence outre la diminution de l'effectif de la génération suivante (régulation), une sélection plus efficace, les gènes étant tous exposés chez les mâles haploïdes.

L'hypothèse que l'on peut émettre sur la cause de la diminution du taux sexuel de la descendance dans les groupes importants est la suivante : le déterminisme du sexe du parasite est directement fonction de la fécondation ou non de l'œuf dont il est issu, c'est-à-dire d'une action sur la spermathèque permettant la libération de spermatozoïdes au moment du passage de l'œuf dans l'oviducte (FLANDERS, 1965) ; or, si en situation non perturbée la femelle féconde une proportion d'œufs selon un certain rythme entraînant un taux sexuel caractéristique équilibré, lors de perturbations par effet de masse, les femelles réagiraient à des stimuli qui diminueraient le rythme de fécondation et augmenteraient la proportion d'œufs non fécondés, donc de mâles.

Une autre hypothèse, due à WAAGE (1982) et non exclusive de la précédente, se fonde sur le fait que les femelles pondent d'abord des œufs non fécondés en plus grande quantité et énonce qu'en cas de forte densité, les femelles pondant moins ne parviennent pas à compenser le fort taux de mâles du début de ponte.

Dans le cas de superparasitisme, l'hypothèse avancée pour expliquer l'augmentation plus forte encore du taux de mâles découle de nombreuses observations qui ont été faites sur une mortalité différentielle des sexes lors de la compétition larvaire, attribuée à une « supériorité » du sexe mâle plus « résistant » selon H. S. SMITH cité par SALT (1936), ce qui serait dû à une exigence moindre en vitellus de l'œuf hôte, peut être plus rapidement consommé (CHACKO, 1969). Mais, en fait, l'observation de KLOMP & TEERINK (1978) attribuant la survie à la larve la plus âgée chez une espèce à parthénogenèse thélytoque, alliée à celle de

WAAGE (1982) déjà citée, permet de formuler une autre hypothèse : les nombreux œufs non fécondés pondus tôt donneront des mâles qui seront souvent en compétition avec des femelles plus jeunes issues des œufs fécondés pondus plus tard.

Le taux de mortalité imaginale, essentiellement des femelles, est aussi soumis à l'effet de masse et cela d'autant plus que la proportion de mâles est importante. Dans les groupes composés uniquement de femelles vierges, on observe un moindre effet de masse ; la mortalité n'augmente vraiment alors qu'à partir du regroupement de 20 individus.

Si le taux de mortalité des femelles dépend du nombre de mâles dans la population, la réciproque n'est pas vraie ; le taux de mortalité des mâles avant 8 j fluctue en effet de manière non expliquée entre 70 et 100 p. 100, sauf si l'individu est isolé. Ce phénomène, qui indique l'existence d'interactions complexes entre les 2 sexes, peut être en rapport avec l'intense activité reproductive des mâles.

L'influence de la fécondation ou de son absence sur la longévité observée chez la drosophile par COHET & BOULÉTREAU-MERLE (1974) n'est pas ici certaine, car si les femelles isolées ont un taux de mortalité inférieur aux femelles accompagnées d'un mâle, nous ne connaissons pas la part due à la présence du mâle et celle due à la fécondation. Il en est de même d'une éventuelle influence de l'accouplement sur le taux de mortalité des mâles. Des expériences complémentaires (formation de couples jusqu'à l'obtention de l'accouplement puis isolement des individus) seront nécessaires pour choisir parmi les deux influences possibles.

Souvent faibles et peu perceptibles dans la nature, les conséquences de l'effet de masse et du superparasitisme chez *Trichogramma* permettent toutefois dans certaines situations d'augmenter la sélection et d'ajuster l'adaptation. Lorsqu'il s'agit d'élevages intensifs, l'effet de masse peut avoir par contre des conséquences plus importantes sur les populations sans présenter cependant le caractère de gravité du superparasitisme. Dans de tels élevages il sera possible de limiter aisément ce superparasitisme :

- en utilisant notamment des quantités d'œufs hôtes supérieures à celles qui sont nécessaires à la reproduction des femelles ;

- en faisant en sorte que le pouvoir de discrimination des œufs parasités ne diminue pas (temps limité d'exposition des œufs hôtes aux parasites, renouvellement régulier des œufs hôtes) ;

- et en assurant une bonne distribution des femelles, rendue la plus homogène possible par utilisation de lumière alternée (STINNER, 1977) ou d'une infrastructure alvéolaire.

Reçu le 30 mai 1983.

Accepté le 3 novembre 1983.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Chacko M. J., 1969. The phenomenon of superparasitism in *Trichogramma evanescens minutum* Riley and *Bracon gelechia* Ashmead. *Beitr. Entomol.*, **19**, 617-635.

Cohet Y., Boulétreau-Merle J., 1974. Influences épigénétiques sur la reproduction d'un insecte. *C.R. Acad. Sci., Série D*, **278**, 3235-3238.

De Bach P., Smith H., 1947. Effects of parasite population density on rate of change of host and parasite populations. *Ecology*, **28**, 290-298.

Flanders S. E., 1935. Effect of host density on parasitism. *J. Econ. Entomol.*, **28**, 898-900.

Flanders S. E., 1965. On the sexuality and sex-ratio of hymenopterous populations. *Am. Nat.*, **49** (909), 489-494.

Kfir R., 1981. Effect of hosts and parasite density on the egg parasite *Trichogramma pretiosa* (Hym. *Trichogrammatidae*). *Entomophaga*, **26** (4), 445-451.

- Kfir R.**, 1982. Reproduction characteristics of *Trichogramma brasiliensis* and *T. lutea*, parasitizing eggs of *Heliothis armigera*. *Entomol. Exp. Appl.*, **32**, 249-255.
- Klomp H., Teerink B. J.**, 1978. The elimination of supernumerary larvae of the gregarious egg parasitoid *T. embryophagum* (Hym., Trichogrammatidae) in eggs of the host *E. kuehniella* (Lep., Pyralidae). *Entomophaga*, **23**, 153-159.
- Kuno E.**, 1962. The effect of population density on the reproduction of *Trichogramma japonicum* Ashmead (Hym. Trichogrammatidae). *Res. Popul. Ecol.*, **4**, 47-59.
- Laraichi M.**, 1976. *Etude biologique et écologique des Oocnecyrtus*. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Université de Paris-Sud, 389 p.
- Pintureau B., Babault M., Voegelé J.**, 1981. Etude de quelques facteurs de variation de la fécondité chez *Trichogramma maidis* Pintureau & Voegelé (Hym. Trichogrammatidae). *Agronomie*, **1**, 315-322.
- Pintureau B., Voegelé J.**, 1980. Une nouvelle espèce proche de *Trichogramma evanescens* : *T. maidis* (Hym. Trichogrammatidae). *Entomophaga*, **25**, 431-440.
- Salt G.**, 1934. Experimental studies in insect parasitism. II. Superparasitism. *Proc. R. Soc.*, **114 B**, 455-476.
- Salt G.**, 1936. Experimental studies in insect parasitism. IV. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. *J. Exp. Biol.*, **13**, 363-375.
- Stinner R. E.**, 1977. Efficacy of inundative release. *Annu. Rev. Entomol.*, **22**, 515-531.
- Stubbs M.**, 1977. Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in K- and r-strategies. *J. Anim. Ecol.*, **46**, 677-688.
- Victorov G. A.**, 1968. The influence of the population density upon the sex-ratio in *Trissolcus grandis* Thoms. (Hym. Scelionidae). *Zool. J.*, **47**, 1035-1038.
- Waage J. K.**, 1982. The reproductive strategy of *Trichogramma*. *Les colloques de l'I.N.R.A.*, **9**, 155-163.