Notice
pour le praticien

ISSN 1012-4436

Institut fédéral de recherches WSL
CH-8903 Birmensdorf

© WSL Birmensdorf, 2021

WSL, Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
www.wsl.ch/publications

67
Avril
2021

Les ennemis naturels des scolytes

Beat Wermelinger et Doris Schneider Mathis

Les scolytes font régulièrement parler d'eux lorsqu'ils pullulent et qu'ils entraînent le dépérissement d'arbres à grande échelle. Leur pullulation ne se fait toutefois pas sans obstacle. Environ 300 espèces différentes d'ennemis naturels les tiennent en échec, coléoptères prédateurs et guêpes parasitoïdes notamment. La plupart vivent – à l'image de leur proie – de façon discrète sous l'écorce et y régulent les populations de coléoptères.

Fig. 1. Le clairon des fourmis fait partie des ennemis les plus notables des scolytes. Le coléoptère adulte capture des scolytes sur la surface de l'écorce tandis que sa larve dévore leur ponte sous l'écorce.

Parmi les 112 espèces de scolytes présentes en Suisse et les quelque 300 identifiées en Europe (Knížek 2004, Sanchez *et al.* 2020), seule une bonne dizaine infeste à vaste échelle les arbres vivants (Wermelinger et Jakoby 2019). Parce qu'elles peuvent occasionner des pertes économiques, ces espèces sont classifiées comme ravageurs. Les scolytes jouent toutefois un rôle écologique déterminant lors de la dégradation du bois fraîchement mort ou lors de l'aménagement d'habitats dans leur ensemble. Ils sont de ce fait des composantes essentielles de la dynamique naturelle à long terme, notamment dans les forêts de résineux (Wermelinger 2021). En raison de l'impact économique des espèces nuisibles, des études exhaustives ont été effectuées sur les facteurs naturels de leur régulation, en particulier sur le rôle joué par les pics, les coléoptères et mouches prédateurs, ainsi que par les guêpes parasitoïdes. Les principaux prédateurs, parasites et pathogènes («ennemis naturels») sont présentés par la suite et leur impact est décrit.

Insectes prédateurs

Les prédateurs sont définis comme des adversaires (antagonistes) qui, pour leur développement, nécessitent plusieurs proies et sont le plus souvent plus grands que leur proie. Les principaux groupes d'espèces prédatrices – venant s'ajouter aux pics, traités ci-dessous – relèvent des coléoptères et des mouches, ainsi que des acariens (pour consulter un résumé de l'écologie des groupes de prédateurs, voir Kenis *et al.* 2004).

Coléoptères

Sans aucun doute, des presque 70 espèces que compte l'ensemble des coléoptères prédateurs, la plus frappante est le clairon des fourmis aux couleurs noire, rouge et blanche (*Thanasimus formicarius*; fig. 2) issu de la famille des **Cleridae**. Les coléoptères adultes ainsi que les larves du clairon des fourmis se nourrissent de différentes espèces de scolytes (voir tabl. 1a, 2), majoritairement sur des résineux. L'insecte adulte neutralise les scolytes adultes lorsque ceux-ci atterrissent sur l'écorce, à la surface, soit avant qu'ils ne la forent pour y pénétrer, soit dès que leur descendance émerge de l'écorce. Il réagit alors surtout aux mouvements de sa proie. Le ravageur la coupe en deux entre le thorax et l'abdomen, et plonge sa tête dans la plaie béante pour y dévorer les deux parties du corps (Gauss 1954, fig. 2). Ne demeure alors que la carapace vide de la proie. Au printemps et en été, la femelle dépose de 100 à 300 œufs dans les fentes de l'écorce (Ye et Bakke 1997). Au sortir de l'œuf, les larves pénètrent dans les galeries des scolytes et s'alimentent, selon leur taille, d'œufs, de larves ou de nymphes des proies (fig. 3). Un ou deux mois plus tard, elles quittent ces galeries pour se nymphoser. La plupart des larves se déplacent sur l'écorce et descendent le long du tronc jusqu'à la base pour se nymphoser dans l'écorce extérieure ou le sol. Les autres le font dans l'écorce à proximité de leur lieu de développement. La majorité des coléoptères émerge à l'automne, les autres seulement au printemps suivant. Au stade de larve, un clairon des fourmis consomme environ 50 proies (Mills 1985). Avec jusqu'à cinq scolytes adultes dévorés par jour, les coléoptères adultes en ingurgitent quant à eux un multiple de ce nombre au cours des quatre à dix mois de leur vie. Les clairons des fourmis sont ainsi de très efficaces prédateurs des scolytes.

Fig. 2. Un clairon des fourmis *(Thanasimus formicarius)* adulte a capturé un typographe. Il mord sa proie pour la couper en deux et dévorer les deux parties du corps.

Fig. 3. Les larves caractéristiques du clairon des fourmis vivent aussi en tant que prédatrices. Elles se nourrissent du couvain des scolytes sous l'écorce.

Dans la famille des **Trogositidae**, il n'existe en Europe que deux espèces prédatrices. La plus fréquente est *Nemozoma elongatum*. Ce coléoptère a été décrit comme étant l'adversaire de 16 espèces de scolytes, aussi bien dans les résineux que dans les feuillus (Kenis *et al.* 2004). Il joue particulièrement un rôle important comme antagoniste du petit scolyte du hêtre *(Taphrorychus bicolor)* et du chalcographe *(Pityogenes chalcographus)*. Dans sa quête des proies, *Nemozoma elongatum* se laisse guider par la sciure des scolytes sur l'écorce. Même si le petit prédateur n'arrive pas à capturer de scolytes à la surface de l'écorce, il réussit parfaitement, avec son corps allongé, à se frayer un chemin dans les galeries forées par les scolytes et à les y saisir pour les dévorer. Il dépose le plus souvent ses œufs sur l'écorce autour des trous de forage des scolytes. Les larves écloses pénètrent dans les galeries et y dévorent les larves, les nymphes et les jeunes adultes des scolytes. Au cours de son développement, chaque larve de ce Trogositidae s'alimente de 30 à 50 larves de scolytes (Dippel 1996). C'est au stade de larve qu'elle hiberne. Une autre espèce issue de la famille des Trogositidae est *Temnochila caerulea*, notamment connue en Europe méridionale comme adversaire du sténographe *(Ips sexdentatus)*. En Europe centrale, elle est considérée comme espèce rélictuelle de la forêt primaire (Eckelt *et al.* 2018).

Il existe en parallèle de nombreuses espèces prédatrices de coléoptères issues de 13 autres familles qui se nourrissent de coléoptères (Kenis *et al.* 2004; voir tabl. 1a). Parmi les **Monotomidae** qui ne mesurent que quelques millimètres de longueur, dix espèces sont connues en Europe comme ennemis naturels des scolytes, toutes issues du genre *Rhizophagus*. Ces prédateurs se nourissent d'œufs ou de larves de scolytes et d'autres insectes sous l'écorce. Pendant son développement larvaire qui dure dix semaines, l'une des espèces les plus fréquentes, *R. depressus*, a, en élevage, consommé 14 larves de scolytes (Hérard et Mercadier 1996). Un rare exemple de prédateur spécialiste d'une seule espèce de scolyte est *R. grandis* (fig. 4, tabl. 2). Il s'en prend exclusivement aux larves du dendroctone de l'épicéa *(Dendroctonus micans)* et est utilisé dans certains pays pour lutter contre ce scolyte (van Averbeke et Grégoire 1995; Akyol et Sarikaya 2017).

Les **Nitidulidae** comptent d'autres espèces prédatrices. Pendant leur développement larvaire, elles ingurgitent des dizaines de larves de scolytes. Les espèces *Corticeus* provenant de la famille des **Tenebrionidae** pénètrent dans les galeries de ponte à travers les trous d'entrée ou les trous d'aération des scolytes. Ce ne sont toutefois que des prédateurs dits facultatifs car ils s'alimentent aussi de champignons ou de résidus d'insectes.

Fig. 4. *Rhizophagus grandis* est utilisé dans certains pays dans la lutte contre l'hylésine géant (une espèce de scolyte).

Parmi les nombreuses espèces que regroupent les **Staphylinidae**, *Placusa depressa* et *Nudobius lentus* sont plus particulièrement connus comme prédateurs de scolytes (voir tabl. 1a, 2). Ainsi, *N. lentus* se retrouve souvent dans les pièges à phéromones destinés au typographe, car il réagit aux mêmes phéromones. Les Histeridae, Silvanidae, Zopheridae et Carabidae comportent d'autres coléoptères prédateurs.

Mouches

Plus de 30 espèces de mouches sont identifiées comme prédatrices des scolytes (Kenis *et al.* 2004). Certaines espèces issues des familles des Lonchaeidae et surtout des Dolichopodidae figurent parmi leurs principaux ennemis. Seules leurs larves sont prédatrices (voir tabl. 2) tandis que la plupart des mouches adultes ne le sont pas ou ne sucent que le contenu de petits insectes à corps mou. Les représentants les plus importants des **Dolichopodidae** relèvent du genre *Medetera*. Au sein de ce genre, dix espèces prédatrices sont connues comme adversaires du typographe *(Ips typographus)*, notamment *M. signaticornis.* Les Dolichopodidae font partie des premiers antagonistes sur place lorsqu'un arbre a été fraîchement infesté. Ils s'accouplent sur la surface de l'écorce et chaque femelle dépose ensuite jusqu'à 120 œufs dans les fentes et sous les écailles de l'écorce à proximité des trous de forage des scolytes (Dippel *et al.* 1997). Les mouches privilégient les arbres sur pied plutôt qu'à terre, et les parties inférieures du tronc plutôt que celles situées plus en hauteur. Une fois sorties de l'œuf, les jeunes larves pénètrent dans les galeries de ponte et se nourrissent des œufs et des larves de scolytes. Avec leurs mandibules, elles déchirent la peau de leur proie et aspirent le contenu de son corps (fig. 5). Pour se déplacer d'une galerie à une autre, les larves de mouches sont tributaires de l'activité de forage des scolytes car elles ne parviennent pas à se frayer un chemin en dévorant le liber. Pendant leur développement, en fonction de la taille de l'espèce chez leur proie, elles consomment de 5 à 20 larves (Hopping 1947). Soit les larves se nymphosent à la fin de l'été avec une émergence des mouches avant l'hiver, soit elles hibernent dans les arbres de ponte.

Parmi les **Lonchaeidae**, seul le genre *Lonchaea* vit sous l'écorce des arbres (voir

tabl. 1a, 2). Le mode de vie de ces larves de mouches n'est pas encore complètement éclairci. Certaines sont des espèces saproxyliques et se nourrissent de substance organique morte. D'autres, en particulier celles sur le bois de résineux, mènent une vie de prédateurs en s'alimentant d'œufs, de larves et même d'adultes scolytes. Elles vivent de façon très dispendieuse, tuant davantage de larves que les cinq à six nécessaires à leur développement (Morge 1961). S'il ne reste aucune larve de scolyte, elles ont un mode de vie cannibale.

L'importance écologique des Dolichopodidae notamment est qualifiée de très élevée. Dans les forêts de feuillus et de résineux, ce sont souvent les adversaires les plus fréquents rencontrés dans les systèmes de ponte des scolytes. Leur consommation de proies augmente avec une offre croissante («functional response»). Les larves de mouches du genre *Medetera* peuvent ainsi, à elles seules, être responsables de jusqu'à 90 % de la mortalité des scolytes (Hopping 1947).

En plus de ces deux familles, il existe parmi les mouches d'autres prédateurs des scolytes chez les Asilidae, Stratiomyidae, Pallopteridae et les Muscidae (Kenis *et al.* 2004; voir tabl. 1a).

Autres insectes prédateurs

Certains autres insectes se nourrissent au moins de façon facultative de scolytes (voir tabl. 1a, 2). Les raphidioptères (Raphidioptera) sont des insectes forestiers typiques dont les larves vivent à la surface de l'écorce, y dévorant des œufs d'insectes. Ils privilégient la protection de l'écorce épaisse qui se situe dans la partie inférieure du tronc. Ils ne pourront ingurgiter les larves de scolytes que si l'écorce a été précédemment détachée par les coups de bec du pic ou par les forages de maturation des scolytes, ce qui leur permettra de pénétrer dans leurs systèmes de galeries (Wichmann 1957). C'est pourquoi leur importance dans la régulation des scolytes est faible, et ce d'autant plus qu'ils dévorent également les œufs déposés par les autres prédateurs. Les principaux raphidioptères sont *Puncha ratzeburgi* et *Phaeostigma notata*, une espèce typique aussi bien des forêts de résineux subalpines que de la limite supérieure de la forêt. *Scoloposcelis pulchella* est la plus connue parmi les rares espèces de punaises à se nourrir de scolytes.

Fig. 5. Larve de mouche prédatrice (à gauche) et larve de scolyte dans un système de galeries du typographe.

Acariens prédateurs

Les acariens prédateurs, qui font partie des arachnides, sont des prédateurs plus discrets. Observées à la loupe, des galeries de ponte de scolytes révèlent souvent une faune acarienne abondante. Chez le typographe à lui seul, espèce de scolytes la plus étudiée dans ce contexte, 38 espèces d'acariens ont été identifiées (Moser *et al.* 1989). La majorité des acariens vit toutefois de champignons, de nématodes ou d'autres organismes et utilise uniquement les scolytes comme vecteurs (moyens de transport) pour se déplacer d'un arbre à l'autre et avoir accès à de nouvelles sources de nourriture. Certaines espèces rares s'affirment néanmoins comme prédateurs de scolytes et sucent leurs œufs, leurs larves et leurs nymphes (voir tabl. 1a). *Iponemus, Pyemotes, Proctolaelaps* et *Dendrolaelaps* relèvent des genres importants. Les deux premiers sont en fait similaires aux parasitoïdes car un seul œuf de scolyte suffit au développement de leurs larves. Après la dernière mue, les acariens adultes sucent le contenu des larves et des nymphes de scolytes. L'importance des acariens dans la régulation des scolytes est fortement sous-estimée. Ainsi, pour les œufs de scolytes, des taux de mortalité pouvant atteindre 90 % ont déjà été observés (Gäbler 1947).

Guêpes parasitoïdes

Les principaux insectes parasitoïdes sont les espèces de guêpes parasitoïdes, plus de 150 au total («ichneumons» au sens large du terme). Elles tuent exactement un hôte pendant le développement de leurs larves. Les guêpes adultes ne prennent comme nourriture que du pollen, du nectar et du miellat. L'énergie qui en résulte augmente leur production d'œufs et prolonge leur durée de vie. Les œufs, les larves, les nymphes, de même que les scolytes adultes, peuvent être victimes des parasitoïdes spécialisés. Il est très rare cependant que les œufs soient parasités. Seul le minuscule *Trichogramma semblidis* effectue, en tant qu'unique véritable parasitoïde des œufs de scolytes, l'ensemble de son développement dans l'œuf des hylésines du frêne (*Hylesinus* spp.). Les larves de la plupart des parasitoïdes vivent en revanche comme ectoparasites sur des larves ou des nymphes de scolytes. Pour déposer leurs œufs, presque toutes les espèces percent l'écorce du tronc à l'aide de leur long ovipositeur. Grâce à ce dernier qui s'insère dans l'écorce épaisse, elles peuvent agir comme parasites. Lorsqu'elles ont trouvé un hôte, elles le paralysent en lui injectant un poison avant de déposer un œuf à la surface de son corps. Quelques rares espèces pénètrent toutefois dans les trous d'entrée des scolytes et parasitent les larves depuis les galeries maternelles. L'épaisseur de l'écorce ne joue ainsi aucun rôle pour elles. Une fois sorties de l'œuf,

les larves parasitoïdes de guêpes dévorent le contenu du corps de leurs hôtes et ne laissent que la peau et la capsule céphalique sur leur passage.

Il existe enfin les parasitoïdes des adultes. Ils attaquent les scolytes qui sont en train de forer afin de pénétrer dans l'écorce et leur injectent un œuf en transperçant leur thorax ou leurs élytres avec leur ovipositeur (fig. 6a). Parasités, les scolytes continuent de forer leurs galeries normalement et commencent à produire des œufs, mais en moindre quantité. La larve parasitoïde, pendant son développement, dévore en effet petit à petit le contenu du corps de son hôte, lequel finit par mourir. La larve se nymphose ensuite à l'intérieur du scolyte et la guêpe émerge à travers un trou qu'elle a elle-même percé à l'extrémité des élytres (du nom de déclivité, fig. 6b). Elle regagne enfin l'air libre en empruntant un trou d'entrée des scolytes dans l'écorce.

Un phénomène intéressant est le cleptoparasitisme qui est manifestement loin d'être rare chez les guêpes parasitoïdes des scolytes (Mills 1991): les espèces qui traquent difficilement les larves-hôtes volent l'hôte d'autres espèces parasitoïdes. Elles attendent jusqu'à ce que l'autre espèce, ayant détecté une larve, s'apprête à transpercer l'écorce de son ovipositeur. Le cleptoparasitoïde repousse alors l'espèce qui a trouvé la proie pour parasiter cette dernière au même endroit.

En général, les guêpes parasitoïdes sont plus spécialisées sur certaines espèces de scolytes que les ravageurs. Ainsi, les parasitoïdes des œufs et les parasitoïdes des adultes ont un très petit spectre d'hôtes. Le parasitoïde des adultes *Tomicobia seitneri* infeste par exemple presque exclusivement des scolytes du typographe. Les parasitoïdes larvaires, soit la majorité des guêpes parasitoïdes, sont toutefois moins sélectives et acceptent des hôtes de différents genres. Vous trouverez un résumé de l'écologie des différentes guêpes parasitoïdes chez Kenis *et al.* (2004). Les deux familles parasitoïdes principales sont présentées par la suite.

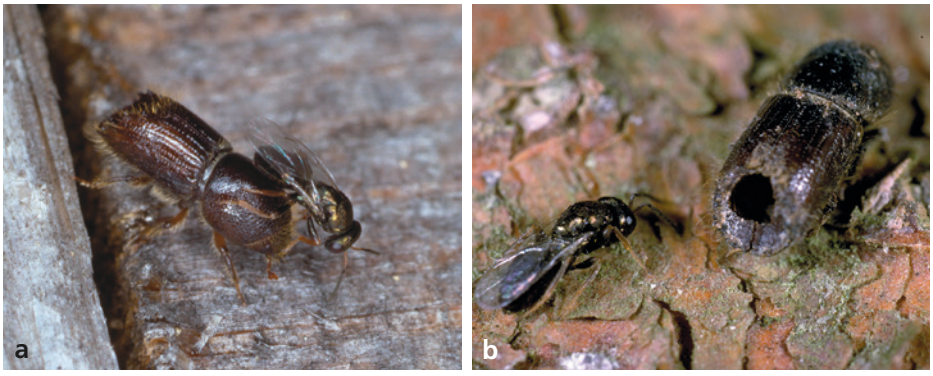


Fig. 6. Le ptéromalidé *Tomicobia seitneri* dépose à chaque fois un œuf dans un scolyte adulte (a); c'est dans le corps de celui-ci que la larve de la guêpe se développe jusqu'au stade de nymphe. La jeune guêpe émerge de la carapace vide de son hôte en y perçant un trou et regagne l'air libre (b).

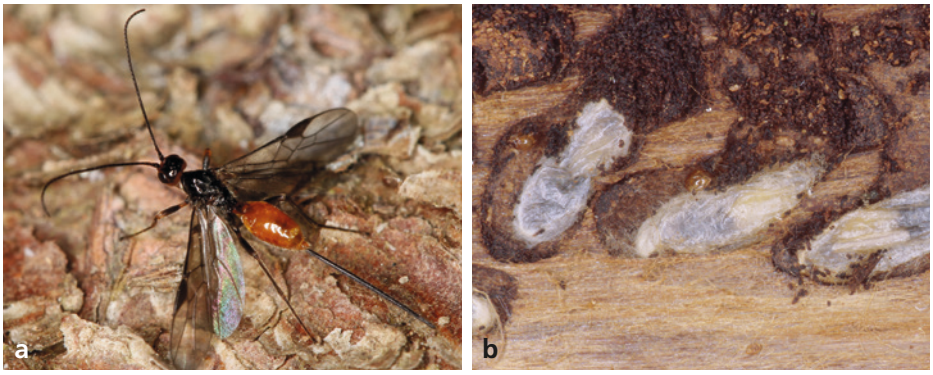


Fig. 7. Le braconide *Coeloides bostrichorum* (a) est surtout présent à faible altitude où il est l'un des plus fréquents parasitoïdes. Dans les loges nymphales du typographe, on retrouve souvent les cocons de ces guêpes à la place des larves du scolyte dont les capsules céphaliques sont les seuls vestiges (b).

Les **Braconidae** (voir tabl. 1b) représentent une importante famille de guêpes parasitoïdes. Sont connues environ 60 espèces européennes qui parasitent les scolytes. Celles sur les feuillus se distinguent de celles sur les résineux. Même s'il existe certains parasitoïdes des adultes prépondérants, la plupart des espèces vivent comme ectoparasites sur des larves en fin de croissance. L'une des plus fréquentes, *Coeloides bostrichorum* qui mesure de 3 à 5 mm de longueur, cible les scolytes de différents résineux, et privilégie alors les faibles altitudes (fig. 7). De cinq millimètres de longueur, son ovipositeur est l'un des plus longs parmi l'ensemble des guêpes parasitoïdes de scolytes. Elle peut ainsi atteindre des larves qui, du fait de l'épaisseur de l'écorce, restent inaccessibles à d'autres guêpes. *Dendrosoter protuberans*, autre représentant de cette famille, parasite un large éventail de scolytes sur les feuillus.

Les **Pteromalidae** (voir tabl. 1b, 2) forment une autre famille importante et extrêmement variée de guêpes parasitoïdes. Celle-ci comprend la plupart des parasitoïdes de scolytes. Presque la totalité des quelque 35 espèces sont des parasitoïdes larvaires. Il existe néanmoins des parasitoïdes des adultes ainsi que des hyper-parasitoïdes facultatifs et obligatoires qui parasitent eux-mêmes des guêpes parasitoïdes. Certaines espèces ciblent un très large éventail d'espèces de scolytes habitant les résineux et les feuillus. L'une des plus fréquentes est *Roptrocerus xylophagorum* (fig. 8). Elle infeste des scolytes provenant d'au moins dix genres, dont certains prépondérants au niveau économique à l'image du scolyte acuminé *(Ips acuminatus)*, du typographe, du scolyte nordique de l'épicéa *(Ips duplicatus)* et des deux espèces d'hylésines du pin (*Tomicus* spp.). La principale distinction entre cette espèce et les autres parasitoïdes est la suivante: pour le parasitage, la guêpe pénètre dans les trous d'entrée des scolytes et parasite les larves depuis les galeries maternelles. Elle y arrive particulièrement bien lors de densités élevées de ponte car en raison du manque de place, les galeries larvaires se situent ainsi à proximité des galeries maternelles. Lors de densités moindres, les galeries larvaires bifurquent presque en angle droit depuis les galeries maternelles, ce qui empêche *R. xylophagorum* d'avoir accès aux hôtes. Ce parasitoïde trouve également des conditions très propices dans les galeries stellaires du chalcographe, dont les galeries larvaires

Tabl. 1. Sur le plan économique, le typographe *(Ips typographus)* est le scolyte le plus important. Ci-dessous sont énumérés les principaux groupes et certains représentants fréquents de leurs prédateurs (a), parasitoïdes (b) et pathogènes (c). Une liste exhaustive des antagonistes de l'ensemble des scolytes européens se trouve dans Kenis *et al.* (2004). Il convient de noter que pour un certain nombre d'espèces, les larves ont aussi un mode de vie prédateur ou parasitaire, voire sont les seules à avoir un tel mode de vie (pour découvrir plus de photos des antagonistes, veuillez consulter l'adresse www.wsl.ch/antagonistes → Les ennemis naturels). * = espèce représentée sur la photo.

a) Prédateurs

Coléoptères

Cleridae
* *Thanasimus formicarius* (L.)

Salpingidae
* *Salpingus planirostris* F.

Histeridae
Paromalus parallelepipedus (Herbst)
* *Plegaderus vulneratus* (Panzer)

Staphylinidae
* *Nudobius lentus* (Grav.)
Phloeonomus pusillus (Grav.)
Placusa depressa (Maeklin)

Monotomidae
Rhizophagus depressus (F.)
* *Rhizophagus dispar* (Paykull)

Tenebrionidae
* *Corticeus linearis* F.

Nitidulidae
* *Epuraea marseuli* Reitter

Trogositidae
* *Nemozoma elongatum* (L.)

Mouches

Dolichopodidae
Medetera excellens Frey
* *Medetera signaticornis* Loew

Pallopteridae
* *Palloptera ustulata* Fallén

Lonchaeidae
* *Lonchaea bruggeri* Morge

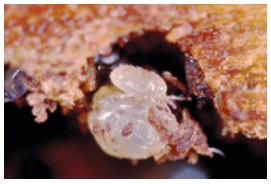
Stratiomyidae
* *Zabrachia tenella* (Jaennicke)

Muscidae
* *Phaonia gobbertii* (Mik)

Autres prédateurs

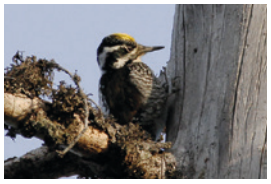
Punaises
Anthocoridae
* *Scoloposcelis pulchella* (Zett.)

Acariens
* *Dendrolaelaps* sp.
Pyemotes dryas (Vitzt.)



Raphidioptères
Phaeostigma notata (F.)
* *Puncha ratzeburgi* (Brauer)

Pics
* *Picoides tridactylus* (L.)



b) Parasitoïdes

Braconidae
* *Coeloides bostrichorum* Giraud
Dendrosoter middendorffii (Ratzeb.)
Ropalophorus clavicornis (Wesmael)

Eurytomidae
* *Eurytoma arctica* Thomson
Eurytoma blastophagi Hedqvist

Pteromalidae
* *Rhopalicus tutela* (Walker)
Roptrocerus mirus (Walker)
Roptrocerus xylophagorum (Walker)
Tomicobia seitneri (Ruschka)

c) Champignons pathogènes

* *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.)
Metarhizium anisopliae (Metschn.)

Tabl. 2. Quelques représentants typiques des larves prédatrices et parasitoïdes.

Cleridae
Thanasimus formicarius

Monotomidae
Rhizophagus grandis

Staphylinidae
Nudobius lentus

Raphidiidae
Phaeostigma notata

Lonchaeidae
Lonchaea sp.

Dolichopodidae
Medetera signaticornis

Anthocoridae
Scoloposcelis pulchella

Pteromalidae
Roptrocerus xylophagorum

Fig. 8. Le ptéromalidé *Roptrocerus xylophagorum* (a), qui mesure de 2 à 4 mm de longueur, est un parasitoïde larvaire. Pendant leur développement, ses larves consomment une larve de scolyte dont seuls demeurent à la fin la capsule céphalique brune et quelques morceaux de peau résiduels (b).

sont plus rapprochées des galeries maternelles. Cette espèce de guêpe est toutefois aussi capable de traverser les fines écorces en vue du parasitage.

Certaines espèces de ptéromalidés infestent les scolytes adultes. Le représentant le plus fréquent est *Tomicobia seitneri*, qui parasite les scolytes du genre *Ips* (fig. 6). Les larves se développent à l'intérieur du corps des scolytes et les guêpes, une fois développées, quittent le corps de leur victime à travers un trou qu'elles ont elles-mêmes percé. L'importance de cet antagoniste est toutefois limitée car les scolytes parasités continuent de produire des œufs pendant un certain temps, tandis que *T. seitneri* lui-même peut être parasité par l'hyper-parasitoïde *Mesopolobus typographi*.

Outre les deux familles de guêpes parasitoïdes mentionnées, il existe environ 30 parasitoïdes de scolytes issus de sept autres familles d'hyménoptères (Kenis *et al.* 2004). La plupart sont de minuscules espèces, qui mesurent moins d'un demi-centimètre; presque toutes sont des parasitoïdes larvaires. Particularité des Eurytomidae: elles comptent quelques hyper-parasitoïdes facultatifs.

Comment les prédateurs et les parasitoïdes trouvent-ils les scolytes ?

Les insectes prédateurs et parasitoïdes détectent les arbres infestés par les scolytes, ou les parasitoïdes trouvent l'endroit précis où placer leur ovipositeur sur la surface de l'écorce, en se laissant uniquement guider par des substances volatiles. Les insectes prédateurs, coléoptères et mouches notamment, sont attirés jusqu'aux arbres colonisés par les substances volatiles produites par les arbres, comme l'éthanol et l'α-pinène, de même que par les phéromones (Schroeder et Lindelöw 1989). Les phéromones sont des substances volatiles spécifiques à l'espèce, ici les monoterpènes comme le cis-verbenol ou ipsdienol, émis par les scolytes pour attirer leurs congénères (Blomquist *et al.* 2010). Lorsqu'une substance volatile produite par une espèce dessert cette dernière alors qu'elle est avantageuse pour une autre espèce, on parle de kairomone. C'est surtout au début de la colonisation d'un arbre que les scolytes produisent des phéromones d'agrégation, c'est-à-dire des substances volatiles qui attirent les congénères des deux sexes. Celles-ci servent en même temps de kairomones aux prédateurs, ce qui explique que souvent ces derniers arrivent presque simultanément sur les arbres fraîchement infestés. Ils y déposent leurs œufs, et les larves écloses disposent ainsi dès le début d'œufs et de jeunes larves de scolytes comme nourriture. Le clairon des fourmis ou les Dolichopodidae relèvent par exemple de ces antagonistes primaires.

À l'inverse, la plupart des guêpes parasitoïdes, lors de leur quête d'hôtes appropriés, ne réagissent pas aux phéromones produits par les scolytes lors de la phase de colonisation uniquement, mais aux substances volatiles (monoterpènes oxydés), générées quant à elles par les champignons et les microorganismes dans les galeries des scolytes (Wegensteiner *et al.* 2015). Ces substances volatiles se développent dans les déchets laissés par les scolytes en train de forer leurs galeries. Les parasitoïdes n'atteignent ainsi l'arbre infesté qu'aux moments propices à leur parasitage lorsque leurs hôtes, notamment au stade de larves âgées ou de nymphes, s'y prêtent particulièrement. Une fois l'arbre infesté découvert, les parasitoïdes doivent localiser l'endroit exact où placer leur ovipositeur, et ce afin de déposer un œuf dans le corps de la larve cachée sous l'écorce. Sans doute réagissent-ils alors aux mêmes substances volatiles que celles qui les guident vers les arbres colonisés en percevant les différences les plus infimes au niveau de leur concentration.

Contrairement aux parasitoïdes larvaires, les parasitoïdes des adultes doivent arriver sur place en même temps que leurs hôtes, les scolytes adultes. C'est pourquoi, à l'image des ravageurs, ils utilisent les phéromones des scolytes comme kairomones en vue de trouver les arbres cibles où les scolytes sont en train d'atterrir et de forer l'écorce pour y pénétrer (Kenis *et al.* 2004).

À l'intérieur d'un tronc infesté par des scolytes, la répartition entre insectes ravageurs et parasitoïdes varie: lors de leur colonisation, les mouches et coléoptères ravageurs privilégient les parties inférieures du tronc, tandis que les parasitoïdes, du fait de la longueur restreinte de leur ovipositeur, doivent s'en tenir à la partie supérieure du tronc ou aux branches. Cette répartition n'est pas stricte, elle réduit toutefois la concurrence entre ravageurs et parasitoïdes.

Les pics

En plus des ennemis invertébrés naturels des scolytes, les pics jouent un certain rôle en tant qu'antagonistes. Même si d'autres oiseaux capturent sporadiquement les scolytes en plein vol ou sur la surface de l'écorce, les pics revêtent, parmi les oiseaux, une importance cruciale. Ce sont les seuls à être capables également d'atteindre les scolytes cachés sous l'écorce, ainsi que leurs larves. Selon l'espèce de pics, le recours aux scolytes comme nourriture varie en fonction de la saison. L'hiver, chez certaines espèces de pics, d'autres sources de nourriture comme des chenilles ou des fourmis étant une denrée rare ou difficilement accessible, les scolytes peuvent représenter jusqu'à 99 % de l'alimentation (Baldwin 1968). Pour maintenir la température de leur corps en hiver, les pics ont de surcroît des besoins énergétiques largement supérieurs.

Les pics jouent un rôle direct et indirect dans la mortalité des scolytes. D'une part, ils attrapent des scolytes à la surface de l'écorce et recherchent les larves, les nymphes et les jeunes adultes cachés sous l'écorce en cognant et frappant le bois de leur bec avant d'extraire leurs proies dissimulées dans le bois. D'autre part, leurs coups de bec détachent des morceaux d'écorce qui abritent des œufs de scolyte et qui tombent à terre. Là, soit la ponte des scolytes se dessèche, soit elle se fait dévorer par des oiseaux, soit elle est ingurgitée par des insectes prédateurs ou de petits mammifères. Quant à la ponte restant sous l'écorce de l'arbre perforée, elle se dessèche elle aussi plus vite, dépérit plus souvent en raison des incursions de froid ou de fortes fluctuations de températures, ou devient accessible aux autres oiseaux comme nourriture. Un phénomène intéressant a été observé chez les pics d'Amérique du Nord: lors de leur recherche de larves de *Dendroctonus brevicomis*, un scolyte du pin, ils ont enlevé l'écorce jusqu'à un demi-centimètre environ d'épaisseur résiduelle. Avec la conséquence suivante: le parasitage des larves restantes par des guêpes parasitoïdes au court ovipositeur. Le taux local de parasitage a parfois même été multiplié ainsi par dix (Otvos 1979).

Dans les pessières européennes, le pic tridactyle est un ennemi naturel important des scolytes (fig. 9). Il détache les morceaux d'écorce infestés du tronc et veille à ce que ceux-ci ne tombent pas à terre ni ne renversent les larves. Il extrait ensuite avec son bec les larves ainsi exposées. Des analyses d'estomac ont démontré qu'un pic tridactyle ingurgitait environ 3200 larves de scolytes par jour en hiver (Wimmer et Zahner 2010). Les arbres infestés attirent en effet les pics des environs, tandis qu'une infestation à vaste échelle et à long terme entraîne une reproduction accrue et de ce fait une population croissante de pics. L'influence des pics sur les populations de scolytes peut de ce fait être prépondérante, notamment à haute altitude avec une seule génération de scolytes. À faible altitude, les taux de reproduction des scolytes restent la plupart du temps supérieurs à ceux des pics. Lors d'une épidémie du scolyte de l'épicéa *D. rufipennis* aux États-Unis, la mortalité des scolytes due aux pics, en particulier au pic tridactyle présent dans ces contrées, avoisinait 50 %. Cette mortalité survenait surtout en période hivernale (McCambridge et Knight 1972).

Les pathogènes

À l'image d'autres insectes, les scolytes sont infestés par différents champignons, virus, organismes unicellulaires ou nématodes. Les principaux pathogènes, les plus remarquables également, sont les champignons. Leurs spores germent sur la surface des scolytes; leurs hyphes, en grandissant, transpercent la carapace des insectes et se répandent depuis l'intérieur dans tout le corps des scolytes infestés si bien que ces derniers dépérissent encore dans les galeries sous l'écorce. Le mycélium, qui pousse dans le corps du scolyte, transperce la carapace de celui-ci et s'en extrait, puis recouvre l'insecte tout entier et forme de nouvelles spores pour se disséminer. Un grand nombre de champignons, et les plus divers, sont associés aux scolytes. La principale espèce chez le typographe est *Beauveria bassiana* (fig. 10); dans une moindre mesure, *Metarhizium anisopliae* infeste aussi ce scolyte (Keller *et al.* 2004). L'infestation fongique se solde par la mort des scolytes. Les taux d'infection, surtout vers la fin d'une pullulation massive, peuvent atteindre 90 %, voire plus (Wegensteiner *et al.* 2015). Il ne faut donc pas sous-estimer l'impact de l'infestation fongique chez les larves et les adultes dans les systèmes de galeries.

Fig. 9. Le pic tridactyle *(Picoides tridactylus)* se nourrit surtout de larves de scolytes. Son habitat principal se situe par là même dans les pessières riches en bois mort. La calotte jaune des mâles permet de facilement distinguer les mâles des femelles.

D'autres pathogènes, comme les virus et les organismes unicellulaires (bactéries, protozoaires, microsporidies, amibes), sont ingérés par les scolytes quand ceux-ci s'alimentent. Ils se multiplient alors dans le tissu intestinal des scolytes dont ils détruisent les cellules à l'aide de toxines. Les virus sont plutôt spécifiques à un hôte. Rares sont néanmoins à ce jour les informations sur leur propagation et leur impact sur les scolytes. Il en est de même pour les bactéries et autres microorganismes qui causent à long terme une mortalité élevée dans des conditions de laboratoire (Wegensteiner *et al.* 2015).

Avec leur stylet buccal creux, les nématodes percent le tissu des animaux-hôtes et l'aspirent. Les nématodes, qui mesurent au maximum quelques millimètres de longueur, pénètrent dans la peau, ou encore dans l'ouverture buccale ou anale de leur hôte, où ils transpercent et aspirent des cellules dans la cavité corporelle. Les hôtes infestés peuvent toutefois achever leur développement. Les nématodes produisent des œufs dans le scolyte adulte, et les jeunes larves se développent dans le scolyte jusqu'au dernier stade larvaire. Elles se déplacent ensuite dans le rectum et sont excrétées dans les fèces. Après une dernière mue, les nématodes devenues adultes s'accouplent et les femelles recherchent un nouvel hôte. Chez d'autres espèces, seuls quelques stades larvaires sont parasitaires, le reste du temps, les larves perdurent simplement dans les

Fig. 10. Dans les systèmes de galeries du typographe, on retrouve souvent des individus infestés par le champignon *Beauveria bassiana*.

systèmes de galeries. Les scolytes peuvent être infestés par des centaines de nématodes, ce qui a des répercussions sur la condition physique des insectes, sur leur capacité de reproduction, et sur ce qui peut même entraîner leur mort. Le rôle joué par les nématodes dans la régulation des scolytes n'a pas encore été clarifié à ce jour, il est toutefois probablement limité.

Importance des ennemis naturels

Même si les pics sont les adversaires les plus remarquables des scolytes, on ne leur attribue pas de façon générale un rôle décisif dans la régulation des pullulations de scolytes. Plusieurs raisons l'expliquent: (i) les générations de scolytes et de pics ne se déroulent pas de façon synchronisée; (ii) les taux de reproduction des pics sont bien inférieurs à ceux des scolytes et pourront à peine s'accroître, même en présence d'une abondante offre de proies; (iii) pour des raisons de territorialité, les loges où les pics pourraient nicher et dormir sont en nombre limité dans la forêt et (iv) en fonction de l'offre et de la saison, la plupart des pics changent de proies. Du fait de leur mobilité, ils sont toutefois capables de voler rapidement depuis des zones forestières limitrophes dans des peuplements infestés par les scolytes. Dans des zones colonisées par les scolytes en Scandinavie, la densité des pics pouvait ainsi être jusqu'à 21 fois supérieure à celles de zones comparables (Fayt *et al.* 2005), et en Amérique du Nord, elle a été multipliée par 50 pendant une infestation du scolyte *D. rufipennis* (Koplin 1969). Les pics jouent toutefois le rôle le plus prépondérant lors de faibles densités de populations de scolytes entre des pullulations. Ils rallongent cette période de latence en retardant le début des épidémies et en accélérant l'effondrement des populations de scolytes.

Même s'il existe une multitude d'études sur la mortalité des scolytes due aux arthropodes prédateurs et parasitoïdes ainsi qu'aux pathogènes dans des conditions de laboratoire et dans des milieux ouverts, leur impact ne peut pas se traduire en chiffres de façon générale. En comparaison avec les parasitoïdes, les insectes prédateurs et les acariens sont néanmoins considérés comme très significatifs, et peuvent causer des taux de dépérissement élevés chez les scolytes. Les prédateurs ne se limitent pas à certaines espèces déterminées et se nourrissent aussi de proies alternatives. C'est pourquoi une certaine densité de base d'insectes prédateurs est toujours présente qui, en cas de pullulation de scolytes, pourra réagir rapidement à l'offre abondante. Les prédateurs se retrouvent d'ailleurs toujours en densités supérieures à celles des parasitoïdes, et nombre d'entre eux consomment des proies lorsqu'elles sont aussi bien en phases de développement qu'à l'état d'adulte. Les parasitoïdes plutôt spécialisés réagissent néanmoins aussi très rapidement à une augmentation des scolytes, comme l'a révélé une étude sur des chablis d'épicéa à terre dans des forêts de montagne (Wermelinger *et al.* 2013): après la tempête, les nombres de scolytes et de parasitoïdes ont augmenté très rapidement et pratiquement de façon synchronisée, et ils ont chuté à nouveau trois à quatre ans plus tard car l'écorce du bois de chablis était devenue trop sèche, aussi bien pour les scolytes que pour les guêpes parasitoïdes. À faible altitude, le dessèchement de l'écorce est encore plus rapide. Les taux d'infestation des scolytes par les parasitoïdes peuvent atteindre jusqu'à 100 % dans des cas isolés (Sachtleben 1952). Les parasitoïdes se voient néanmoins attribuer une importance moindre par rapport aux prédateurs.

L'impact global de l'ensemble des organismes antagonistes dépend de nombreux facteurs: conditions météorologiques, moment au cours de la pullulation, interactions entre les antagonistes (les pics et les arthropodes prédateurs dévorent aussi d'autres insectes prédateurs et parasitoïdes), saison, particularités locales et enfin mesures de lutte de l'être humain. Dans la phase de latence, les ennemis naturels empêchent toutefois largement les populations de scolytes d'atteindre une taille qui leur permettrait d'infester aussi des arbres vitaux. Seuls une tempête ou un affaiblissement des arbres entraîneront une pullulation des scolytes d'une ampleur telle qu'une quantité suffisante de scolytes survivra aux ennemis naturels pour coloniser les épicéas vitaux.

Ennemis naturels et lutte contre les scolytes

Pour lutter contre les scolytes, les arbres infestés sont généralement abattus et évacués de la forêt. Cette mesure ne sera toutefois efficace que si les scolytes sont encore effectivement dans l'arbre et qu'ils n'aient pas encore pris leur envol. Si cette mesure intervient trop tard, elle peut même avoir l'effet opposé. Nombre d'ennemis naturels du typographe émergent plus tard que cette espèce de scolyte (fig. 11). Ainsi, après l'hibernation, les parasitoïdes («ichneumons») notamment, ainsi que les mouches prédatrices et certains coléoptères prédateurs prennent leur envol jusqu'à cinq semaines plus tard que le typographe (Wermelinger *et al.* 2002, 2012). Si les épicéas dépéris – arbres-hôtes du typographe – sont abattus et écorcés ou évacués pendant cette période, aucun scolyte ne sera éliminé, ce seront au contraire les seuls antagonistes encore sous l'écorce qui seront tués ou enlevés. Lors

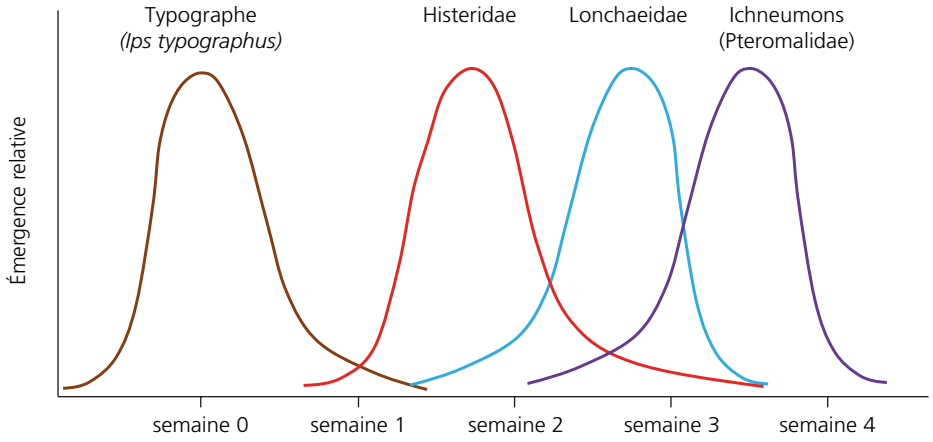


Fig. 11. Représentation schématique du déroulement relatif de l'émergence du typographe et de quelques groupes parmi ses ennemis naturels les plus fréquents lors d'un envol au printemps.

de l'émergence de la première génération du typographe l'été, ce décalage est moins marqué. Les arbres infestés par les scolytes puis délaissés depuis des mois, dont l'écorce est tombée à terre, n'abritent plus d'ennemis naturels des scolytes; ils sont néanmoins précieux pour d'autres habitants du bois mort (LACHAT *et al.* 2019,WERMELINGER 2021).

Le changement climatique entraîne un envol plus précoce et un développement plus rapide des scolytes. Vers la fin de ce siècle, une génération de plus de typographe se formera régulièrement par année et sur le Plateau suisse, trois générations par an seront la norme (JAKOBY *et al.* 2019). Il est à ce jour difficile d'évaluer s'il existera également des générations supplémentaires pour les ennemis naturels, et de dire dans quelle mesure le décalage de leurs périodes d'envol annuelles se répercutera sur la régulation des scolytes. Des exemples d'autres relations entre les ravageurs et leurs proies indiquent cependant que la synchronisation se détériore souvent sur fond de changement climatique.

Bibliographie

AKYOL, A.; SARIKAYA, O., 2017: Situation and evaluation of biological and chemical control applications for forest in Turkey. Appl. Ecol. Environ. Res. 15: 341–353.

BALDWIN, P.H., 1968: Predator-prey relationships of birds and spruce beetles. Proc. North Central Branch E.S.A. 23: 90–99.

BLOMQUIST, G.J.; FIGUEROA-TERAN, R.; AW, M.; SONG, M.; GORZALSKI, A.; ABBOTT, N.L.; CHANG, E.; TITTIGER, C., 2010: Pheromone production in bark beetles. Insect Biochem. Molec. Biol. 40: 699–712.

DIPPEL, C., 1996: Investigations on the life history of *Nemosoma elongatum* L. (Col., Ostomidae), a bark beetle predator. J. Appl. Entomol. 120: 391–395.

DIPPEL, C.; HEIDGER, C.; NICOLAI, V.; SIMON, M., 1997: The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). Entomol. Gener. 21: 161–175.

ECKELT, A.; MÜLLER, J.; BENSE, U.; BRUSTEL, H.; BUSSLER, H.; CHITTARO, Y.; CIZEK, L.; FREI, A.; HOLZER, E.; KADEJ, M.; KAHLEN, M.; KÖHLER, F.; MÖLLER, G.; MÜHLE, H.; SANCHEZ, A.; SCHAFFRATH, U.; SCHMIDL, J.; SMOLIS, A.; SZALLIES, A.; NÉMETH, T.; WURST, C.; THORN, S.; CHRISTENSEN, R.H.B.; SEIBOLD, S., 2018: "Primeval forest relict beetles" of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. J. Ins. Conserv. 22: 15–28.

FAYT, P.; MACHMER, M.M.; STEEGER, C., 2005: Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. For. Ecol. Manage. 206: 1–14.

GÄBLER, H., 1947: Milbe als Eiparasit des Buchdruckers. Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 1: 113-115.

GAUSS, R., 1954: Der Ameisenbuntkäfer *Thanasimus (Clerus) formicarius* Latr. als Borkenkäferfeind. In: WELLENSTEIN, G. (Ed), Die grosse Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944–1951. Ringingen, Forstschutzstelle Südwest. 417–429.

HÉRARD, F.; MERCADIER, G., 1996: Natural enemies of *Tomicus piniperda* and *Ips acuminatus* (Col., Scolytidae) on *Pinus sylvestris* near Orléans, France: temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. Entomophaga 41: 183–210.

HOPPING, G.R., 1947: Notes on the seasonal development of *Medetera aldrichii* Wheeler (Diptera, Dolichopodidae) as a predator of the Douglas fir bark-beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins. Can. Entomol. 79: 150–153.

JAKOBY, O.; LISCHKE, H.; WERMELINGER, B., 2019: Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle *(Ips typographus)*. Glob. Change Biol. 25: 4048–4063.

KELLER, S.; EPPER, C.; WERMELINGER, B., 2004: *Metarhizium anisopliae* as a new pathogen of the spruce bark beetle *Ips typographus*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 77: 121–123.

KENIS, M.; WERMELINGER, B.; GRÉGOIRE, J.C., 2004: Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. In: LIEUTIER, F.; DAY, K.R.; BATTISTI, A.; GRÉGOIRE, J.C.; EVANS, H.F. (Eds), Bark and wood boring insects in living trees in Europe – a synthesis. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 237–290.

KNÍŽEK, M., 2004: Taxonomy and systematics of bark and ambrosia beetles. In: LIEUTIER, F.; DAY, K.R.; BATTISTI, A.; GRÉGOIRE, J.C.; EVANS, H.F. (Eds), Bark and wood boring insects in living trees in Europe – a synthesis. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 41–54.

KOPLIN, J.R., 1969: The numerical response of woodpeckers to insect prey in a subalpine forest in Colorado. Condor 71: 436–438.

LACHAT, T.; BRANG, P.; BOLLIGER, M.; BOLLMANN, K.; BRÄNDLI, U.B.; BÜTLER, R.; HERRMANN, S.; SCHNEIDER, O.; WERMELINGER, B., 2019: Totholz im Wald – Entstehung, Bedeutung und Förderung. Merkbl. Prax. 52: 12 S.

MCCAMBRIDGE, W.F.; KNIGHT, F.B., 1972: Factors affecting spruce beetles during a small outbreak. Ecology 53: 830–839.

MILLS, N.J., 1985: Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. Z. Ang. Entomol. 99: 209–215.

MILLS, N.J., 1991: Searching strategies and attack rates of parasitoids of the ash bark beetle *(Leperisinus varius)* and its relevance to biological control. Ecol. Entomol. 16: 461–470.

MORGE, G., 1961: Die Bedeutung der Dipteren im Kampf gegen die Borkenkäfer. Arch. Forstwes. 10: 505–511.

MOSER, J.C.; EIDMANN, H.H.; REGNANDER, J.R., 1989: The mites associated with *Ips typographus* in Sweden. Ann. Entomol. Fenn. 55: 23–27.

OTVOS, I.S., 1979: The effects of insectivorous bird activities in forest ecosystems: an evaluation. In: DICKSON, J.G.; CONNOR, R.N.; FLEET, R.R.; KROLL, J.C.; JACKSON, J.A. (Eds), The role of insectivorous birds in forest ecosystems. London, Academic Press. 341–374.

SACHTLEBEN, H., 1952: Die parasitischen Hymenopteren des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Beitr. Entomol. 2: 137–189.

SANCHEZ, A.; CHITTARO, Y.; GERMANN, C.; KNÍŽEK, M., 2020: Annotated checklist of Scolytinae and Platypodinae (Coleoptera, Curculionidae) of Switzerland. Alpine Entomol. 4: 81–97.

SCHROEDER, L.M.; LINDELÖW, Å., 1989: Attraction of scolytids and associated beetles by different absolute amounts and proporti-

ons of α-pinene and ethanol. J. Chem. Ecol. 15: 807–817.
VAN AVERBEKE, A.; GRÉGOIRE, J.C., 1995: Establishment and spread of *Rhizophagus grandis* Gyll (Coleoptera: Rhizophagidae) 6 years after release in Forêt domaniale Mézenc (France). Ann. Sci. For. 52: 243–250.
WEGENSTEINER, R.; WERMELINGER, B.; HERRMANN, M., 2015: Natural enemies of bark beetles: Predators, parasitoids, pathogens and nematodes. In: VEGA, F.E.; HOFSTETTER, R.W. (Eds), Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species. London, Academic Press. 247–304.
WERMELINGER, B.; EPPER, C.; SCHNEIDER MATHIS, D., 2002: Warum tote Käferbäume stehen lassen? Wald Holz 83: 39–42.
WERMELINGER, B.; EPPER, C.; KENIS, M.; GHOSH, S.; HOLDENRIEDER, O., 2012: Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. J. Appl. Entomol. 136: 212–224.
WERMELINGER, B.; OBRIST, M.K.; BAUR, H.; JAKOBY, O.; DUELLI, P., 2013: Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. Agric. For. Entomol. 15: 301–309.
WERMELINGER, B.; JAKOBY, O., 2019: Borkenkäfer. In: WOHLGEMUTH, T.; JENTSCH, A.; SEIDL, R. (Eds), Störungsökologie. Bern, Haupt. 236–255.
WERMELINGER, B., 2021. Insekten im Wald – Vielfalt, Funktionen und Bedeutung (2., aktualisierte Aufl.). Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern. 368 S.
WICHMANN, H.E., 1957: Untersuchungen an *Ips typographus* L. und seiner Umwelt – Die Kamelhalsfliegen. Z. Ang. Entomol. 40: 433–440.
WIMMER, N.; ZAHNER, V., 2010: Spechte – Leben in der Vertikalen. Leinfelden-Echterdingen, G. Braun Buchverlag. 112 S.
YE, H.; BAKKE, A., 1997: Development and reproduction of *Thanasimus formicarius* (L.) (Coleoptera, Cleridae) at three constant temperatures. Can. Entomol. 129: 579–583.

Pour de plus amples informations

Cette Notice repose en grande partie sur le chapitre 9 du livre en allemand «Insekten im Wald» (Wermelinger 2021).

Page Internet www.wsl.ch/antagonistes

Personne à contacter

Beat Wermerlinger
Institut fédéral de recherches WSL
Zürcherstrasse 111
8903 Birmensdorf
beat.wermerlinger@wsl.ch

Photos

Entomologie forestière du WSL (fig. 6r, 8r, tabl. 1: *P. vulneratus, M. signaticornis, Z. tenella, Dendrolaelaps sp., E. arctica,* tabl. 2*: N. lentus*), Josef Dvořák *(E. marseuli)*, Boris Loboda *(S. pulchella)*, Jan Myšák *(P. ustulata)*, Robert Heemskerk *(P. gobbertii)*, toutes les autres figures: Beat Wermelinger.

Référence bibliographique

WERMELINGER, B.; SCHNEIDER MATHIS, D., 2021: Les ennemis naturels des scolytes. Not. prat. 67.12 p.

Notice pour le praticien ISSN 1012-6554

Concept

Les résultats de la recherche sont élaborés pour constituer des pôles de savoir et des guides d'action à l'intention des acteurs de la pratique. Cette série s'adresse aux milieux de la foresterie et de la protection de la nature, aux autorités, aux écoles ainsi qu'aux non-initiés.

Les versions allemandes de cette série sont intitulées
Merkblatt für die Praxis ISSN 1422-2876.
Les éditions italiennes paraissent occasionnellement dans le périodique
Notizie per la pratica (ISSN 1422-2914).

Les dernières parutions (consultez www.wsl.ch/notices)

N° 66: L'ailante en Suisse – Écologie et options de gestion. S. KNÜSEL *et al.* 2020. 12 p.
N° 65: Écologie du feu des hêtraies montagnardes. Services écosystémiques et mesures sylvicoles après un incendie de forêt. J. MARINGER *et al.* 2020. 12 p.
N° 64: Connaître, conserver et promouvoir les arbres-habitats. R. BÜTLER *et al.* 2019. 12 p.
N° 63: Les fourmis des bois – biologie et répartition en Suisse. B. WERMELINGER 2019. 12 p.
N° 62: Le pourcentage d'abroutissement – valeur de référence pour la gestion du gibier. O. Odermatt. 2018. 62: 8 p.
N° 61: Cycles et importance de la tordeuse du mélèze. B. Wermelinger *et al.* 2018. 12 p.
N° 60: Le sol forestier vit – diversité et fonctions des organismes vivants du sol. M. Walser *et al.* 2018. 12 p.
N° 59: La forêt suisse face aux changements climatiques: quelles évolutions attendre? B. ALLGAIER LEUCH *et al.* 2017. 12 p.
N° 58: Chalcographe et micrographe. B. FORSTER 2017. 8 p.

Managing Editor

Martin Moritzi
Institut fédéral de recherches WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
martin.moritzi@wsl.ch
www.wsl.ch/notices

Le WSL est un institut de recherche du Domaine des EPF.

Traduction: Jenny Sigot Müller, WSL
Mise en page: Jacqueline Annen, WSL
Impression: Rüegg Media AG

climatiquement neutre
powered by ClimatePartner°
Impression | ID 11726-1503-1001

Sources mixtes
Groupe de produits provenant de forêts bien gérées et d'autres sources contrôlées
www.fsc.org Cert no. SQS-COC-100271
©1996 Forest Stewardship Council