

***Rhizophagus grandis* contre *Dendroctonus micans* dans les pessières françaises**



- **par Jean-Claude Grégoire**

Laboratoire de biologie animale et cellulaire CP160/12, Université libre de Bruxelles,
50, av. F.D.-Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique

jcgregoi@ulb.ac.be

Contexte

Vingt ans de lutte biologique en France

Nouveaux développements potentiels

Références bibliographiques

[R] Contexte

Un ravageur venu du froid

Le Scolytidé *Dendroctonus micans* (Kugelann) nous arrive de Sibérie. De récents travaux de phylogénie moléculaire (Kelley et Farrell, 1998) suggèrent que l'espèce dérive d'un très proche parent, *D. punctatus*, qui occupe une niche écologique similaire dans les forêts boréales à l'est du détroit de Behring. Au terme d'une lente progression en Europe centrale et septentrionale au cours du XIX^e siècle, *D. micans* a pénétré en France (Vosges) il y a une centaine d'années et il y poursuit encore actuellement son installation. Arrivé dans le Massif central au début des années 1970, il colonise dans le courant des années 1980 l'Auvergne, le Limousin et une partie du Languedoc-Roussillon (Lozère et Gard) puis, à la fin de la décennie, il pénètre dans le Lot et l'Aveyron. A la même époque, il envahit la Seine-Maritime et l'Eure. Au début des années 1990, on le signale dans l'Ariège et en Haute-Garonne. Entre le Massif central et les Pyrénées, les massifs forestiers de l'Espinouse, des Monts de Lacaune et de la Montagne noire, encore indemnes actuellement, sont menacés dans les départements de l'Hérault et de l'Aude. Au nord-ouest, l'insecte accentue son installation en Basse-Normandie. Cette progression est notamment décrite par Carle *et al.* (1979), Grégoire *et al.* (1985), Legrand (1991, 1996), Mathieu (1996) et Nageleisen (1997, 1998).

Une épidémiologie atypique

D. micans se distingue de la plupart des Scolytidés agressifs (colonisateurs d'arbres vivants) par des mœurs très inhabituelles. Il manifeste une extraordinaire tolérance aux effets toxiques des monoterpènes produits par l'épicéa (Everaerts *et al.*, 1988). Il n'a dès lors pas besoin de tuer son hôte avant de s'y installer. Au lieu d'utiliser des phéromones d'agrégation pour attaquer massivement un hôte sélectionné par quelques insectes pionniers et lui inoculer des champignons pathogènes (comme le fait par exemple *Ips typographus*), *D. micans* est un colonisateur solitaire qui effectue tout son cycle (un an ou plus selon Vouland et Schvester, 1994), voire plusieurs générations successives sur un hôte vivant. Les femelles, fécondées par un frère dans leur chambre larvaire natale, attaquent seules des arbres apparemment sains, dans le phloème desquels elles pondent chacune jusqu'à 250 œufs. Il n'y a donc qu'une femelle et pas de mâle dans les galeries de ponte, et le plus souvent on n'observe qu'une ou quelques galeries de ponte par arbre. Au terme d'une dispersion active par le vol, ou passive, via des transports de grumes, une seule femelle peut donc en principe créer un foyer d'infestation dans un nouveau site. Les larves se nourrissent du phloème et du cambium. Elles vivent en groupes, creusant le substrat en véritables fronts de taille. Les défenses chimiques de l'hôte

protègent le ravageurs contre les ennemis naturels non spécialisés et contre les compétiteurs. à terme, l'activité des insectes peut cependant aboutir à la mort des arbres, par interruption du flux de sève élaborée. En outre, même lorsque l'arbre-hôte n'est pas directement tué, on enregistre des pertes de croissance et de vitalité pouvant entraîner une moindre résistance à d'autres facteurs défavorables, climatiques en particulier. Au cours de la dernière décennie par exemple, des taux de mortalité atteignant localement plus de 20% des arbres ont été relevés en forêt domaniale du Mézenc (Haute-Loire) et en forêt domaniale de la Croix-de-Bor (Lozère): outre les épicéas directement tués par le Scolytidé, de nombreux arbres affaiblis par les attaques sont probablement morts à la suite des conditions de sécheresse qui ont prévalu en période estivale. Etant donné le caractère solitaire des attaques et la survie prolongée des arbres investis par l'insecte, il peut s'écouler plusieurs années avant qu'un nouveau foyer d'infestation soit repéré. Par exemple, dans la forêt domaniale du Mézenc, l'infestation s'est maintenue sous la barre des 10% d'arbres attaqués durant neuf ans, pour n'exploser qu'en 1990. Du point de vue du gestionnaire forestier, ces caractéristiques constituent à la fois une faiblesse (identification malaisée des nouveaux foyers) et un avantage (assez large marge de manœuvre liée à la lenteur d'implantation du ravageur).

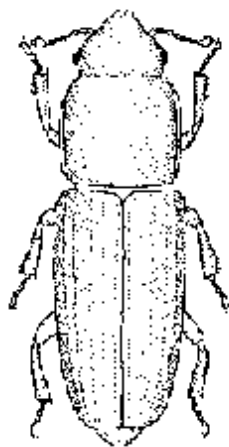


Figure 1. Femelle adulte de *Rhizophagus grandis*

Rhizophagus grandis

L'étude historique de la propagation de *Dendroctonus micans* en Europe nous apprend que celui-ci ne cause de dégâts qu'en situations de pullulation, lesquelles ne s'observent que dans les régions récemment colonisées (Grégoire, 1988). Après quelques années, le ravageur est en général rejoint par un prédateur spécifique, *Rhizophagus grandis*, qui le maintient ensuite à bas niveaux de population, sous le seuil de nuisance économique.

Ce Coléoptère brun acajou et de la taille d'un grain de riz (fig. 1, ci-contre), partage avec sa proie une résistance élevée aux monoterpènes de l'épicéa, ce qui lui assure une niche sans compétiteurs (Everaerts *et al.*, 1988). Les adultes repèrent les galeries de *D. micans* grâce à des signaux chimiques spécifiques (Grégoire *et al.*, 1992). Ce mécanisme est extraordinairement efficace. En Belgique par exemple, où la densité des chambres familiales de *D. micans* est très basse (environ 1-4/ha), plus de 90% de ces chambres sont tôt ou tard colonisées par *R. grandis*. Une fois arrivés dans une chambre, les prédateurs s'y attaquent aux stades immatures du Scolytidé. Les femelles évaluent la présence de proies potentielle pour leur descendance par le biais de stimuli de ponte produits par les larves et peut-être par les adulte (Grégoire *et al.*, 1991). Ce sont les larves du prédateur (fig. 2, ci-après) qui infligent à *D. micans* les pertes les plus lourdes. Un comportement aggrégatif coordonné par des médiateurs chimiques (Baisier, 1990) leur permet de passer rapidement d'une proie à la suivante, ne laissant derrière elles que la cuticule et la capsule céphalique parfaitement nettoyées de chacune de leurs victimes. La durée du cycle biologique de *D. micans* et le fait que les arbres survivent en général aux attaques favorisent l'action du prédateur en lui garantissant une période étendue pour découvrir la proie et un milieu stable pour se développer.

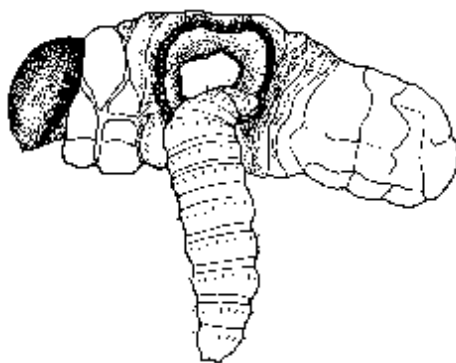


Figure 2. Larve de *Rizophagus grandis* achevant de dévorer une larve de *Dendroctonus micans*

Méthodes de lutte

La lutte contre *Dendroctonus micans* repose sur deux approches : interventions sylvicoles et lutte biologique. Des éclaircies sanitaires, voire des coupes rases, permettent de réduire les populations en cas de pullulation. Ensuite, on peut recourir à la lutte biologique, qui consiste à introduire *Rhizophagus grandis* dans les peuplements attaqués.

Nous avons déjà mentionné que *R. grandis* suit normalement *D. micans* au cours de sa progression à travers l'Europe. Dans certaines circonstances cependant, le prédateur peut prendre du retard (une dizaine d'années ou plus), ou peut se trouver bloqué par des obstacles naturels (par exemple la mer du Nord, lorsque *D. micans* est entré en Grande-Bretagne à la fin des années 1970, sans doute à la faveur d'importations de bois scandinave). L'introduction systématique du prédateur dans les forêts attaquées permet de réduire ces retards ou de surmonter ces obstacles. Les prédateurs, élevés au laboratoire dans des conditions semi-artificielles, sont libérés dans les peuplements attaqués à raison de quelques dizaines ou de quelques centaines à l'hectare, selon le niveau de gravité des pullulations. Les adultes colonisent les chambres intra-corticales dans un rayon de 200 m environ par an, et y établissent leur progéniture. Une fois entamé, ce cycle va se perpétuer de lui-même. De la sorte, une fois le niveau d'équilibre atteint (6-10 ans après les lâchers de prédateurs), aucune nouvelle intervention n'est nécessaire. Les deux espèces se maintiennent à très bas niveau dans le peuplement grâce à la capacité de recherche élevée du prédateur.

La spécificité de *R. grandis*, et son efficacité comme prédateur avaient été déjà remarquées en Allemagne au début du siècle (Bergmiller, 1903). C'est dans le Caucase en 1963 que le prédateur fut utilisé pour la première fois contre *D. micans* (Tvaradze, 1976). Le ravageur, probablement introduit dans la région par le biais de transports de grumes, y ravageait 130 000 ha de *Picea orientalis*. Les élevages de *R. grandis* y furent conduits dans une vingtaine de petites unités dispersées dans la région, sur des rondins infestés de *D. micans*, dans lesquels des prédateurs adultes étaient introduits. En une quinzaine d'années, les niveaux de population du ravageur se stabilisèrent aux environs de 2-3% d'arbres attaqués, bien en-dessous du seuil économique.

[R] Vingt ans de lutte biologique en France

Premiers essais

Les opérations en France commencent sur un très petit pied en 1978, en Lozère et en Haute-Loire. L'INRA (station de Zoologie forestière d'Avignon) libère 500 prédateurs au Lac du Bouchet (43) et en forêt domaniale du Goulet (48) tandis que l'Université libre de Bruxelles (ULB) lâche une centaine d'insectes dans une propriété privée de La Bastide (48) où, l'année suivante, des relevés indiquent l'installation des *R. grandis* libérés. Le succès de tels lâchers limités est confirmé par de nouveaux essais de l'ULB en Lozère et en Ardèche durant les années 1980-1982.

Organisation de la lutte

Dans le sud du Massif central (Lozère et Gard), les interventions prennent un tour plus systématique à partir de 1983 et impliquent un nombre assez élevé d'acteurs [INRA, ULB, ONF, Parc national des Cévennes (PNC), DDAF, SERFOB, CRPF]. A partir de 1987, le " groupe de travail sur la lutte contre le Dendroctone dans le sud du Massif central ", rassemblant des représentants de ces différentes

organisations, est mis sur pied pour coordonner leurs activités. Dès sa création en 1989, le département de la Santé des forêts de la DERF est associé aux opérations, dont il assume graduellement la coordination. Des financements européens (programmes " Bois comme matière première Renouvelable ", 1983-85 et 1988-89), et diverses subventions françaises permettent de développer un programme de recherche-développement destiné à rencontrer trois objectifs :

- déployer la lutte biologique sur l'ensemble de l'aire nouvellement colonisée par *D. micans* ;
- améliorer notre compréhension de l'écologie et du comportement des deux insectes afin d'affiner les techniques de lutte ;
- évaluer sur le terrain l'impact des procédures de lutte biologique mises en œuvre.

L'ULB prend en charge les élevages, l'expérimentation sur *R. grandis* au laboratoire et en forêt, et le suivi des lâchers. L'INRA poursuit son étude à long terme de l'épidémiologie de *D. micans* dans un réseau de placettes permanentes, l'ONF, le PNC, les DDAF et le CRPF organisent les lâchers.

Dans le Limousin, la coordination des interventions est assurée par le CRPF, le SERFOB et le DSF. Une association-Loi 1901, Bioassistance forêts limousines, voit le jour au début des années 80 et se charge notamment de la production et de la commercialisation des prédateurs qui vont être utilisés localement.

En Haute-Normandie, ce sont également le SERFOB, le CRPF et le DSF qui coordonnent les opérations

Stratégie

Une stratégie de lâchers est développée au début des opérations au sud du Massif central. Deux raisons militent en faveur d'une introduction précoce de *Rhizophagus grandis* dans des sites nouvellement infestés par le Dendroctone : prévention des dégâts d'une part, installation rapide d'une situation d'équilibre à bas niveau d'autre part, sans qu'il soit nécessaire de procéder à des interventions sanitaires préalables. Les lâchers se feront donc d'abord dans les peuplements situés sur le front de progression de *D. micans*, ensuite dans les sites nouvellement investis en-deçà du front, enfin dans les sites plus anciennement infestés. Au début des années 1980, le front se trouve en Lozère et dans le Gard, sur le flanc sud de l'Aigoual, et c'est donc là que sont concentrés les premiers efforts. Par la suite, d'autres zones sont colonisées par *D. micans* et sont traitées à leur tour (Limousin, Haute-Normandie, Ariège, Aveyron...), tandis que des pullulations aiguës apparaissent dans des peuplements situés en arrière du front (f.d. du Mézenc; f. d. de la Croix-de-Bor), réclamant une intervention massive.

Les critères de lâcher évoluent au cours du temps. Au début de l'opération (Languedoc-Roussillon, Haute-Normandie), il est important de faire la preuve de l'efficacité de la méthode, et des lâchers relativement massifs sont privilégiés :

- plus de 10 arbres attaqués/ha : 500 à 1000 couples minimum par peuplement ;
- moins de 10 arbres attaqués/ha : 30 à 50 couples par arbres attaqué ;
- peuplements jeunes : 10 couples/ha.

À partir de 1990, les critères de lâcher sont modifiés (en général 10 à 20 couples par parcelle) afin de couvrir la majorité des peuplements non encore traités.

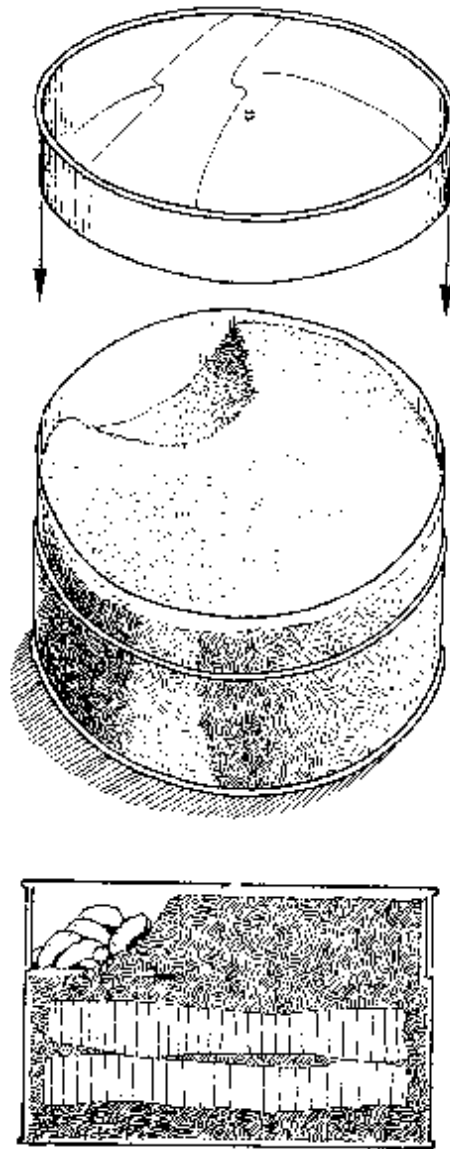


Figure 3. Dispositif pour l'élevage de *Rhizophagus grandis*

Élevages

Les premiers élevages s'appuient sur les techniques assez rudimentaires utilisées en République de Géorgie (élevages sur rondins infestés). Très tôt, cependant, il apparaît que cette méthode ne permet aucun contrôle de la production dans la " boîte noire " que constitue une bûche infestée, qu'elle entraîne une sous-exploitation systématique des ressources (une proportion élevée des *D. micans* présents dans les rondins n'est pas consommée par les prédateurs) et, surtout, qu'elle favorise le développement d'épidémies du champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* qui peuvent totalement compromettre un élevage.

En 1984, une première amélioration consiste à conduire les élevages dans des tubes à essais en verre, remplis de poudre d'écorce réhumidifiée, d'écorce d'épicéa fraîche, et dans lesquels sont introduits un couple de *R. grandis* et une vingtaine de larves de *D. micans*. Les larves de prédateurs sont récoltées après vingt jours en brisant les tubes et la fin du développement est obtenue en regroupant ces larves dans des récipients plus grands et en les nourrissant d'asticots surgelés. Le tri des adultes pré-émergents par tamisage sous eau succède au tri manuel. Tout tube à essai contaminé par *Beauveria bassiana* est immédiatement éliminé. La méthode permet de réduire à quelques pourcents la mortalité par maladie.

En 1985, les tubes en verre sont remplacés par des boîtes en polystyrène transparent (fig. 3, ci-contre). Un essai de décentralisation des élevages est tenté (Grégoire et al., 1986) : création d'une unité de capacité moyenne au parc national des Cévennes (Le Bleynard, Lozère), et d'une petite unité gérée par du personnel de l'ONF (maison forestière du Marquairès, Lozère). Cet essai aboutit à la

conclusion qu'il vaut mieux regrouper les efforts dans une seule unité d'élevage occupant du personnel plein temps.

Entre 1986 et 1991, se développe à Bugeat (Corrèze) une unité d'élevage locale animée par l'association-loi 1901 Bioassistance-Forêt, qui utilise les méthodes mises au point par l'ULB. à partir de 1990, la recherche a permis d'identifier les stimuli chimiques qui induisent la ponte chez *R. grandis*. Des stimuli artificiels sont rajoutés aux boîtes d'élevage. En 1995, un milieu artificiel est mis au point pour nourrir les larves de prédateurs une fois qu'elles sont extraites des boîtes de ponte. Enfin, fin 1999, un accord est conclu entre l'ULB et un partenaire industriel, Horpi Sys-tems SA, qui prend en charge la production de *Rhizophagus grandis*.

Lâchers

Les prédateurs peuvent être conservés plusieurs mois au réfrigérateur. Cependant, avec l'âge, ils perdent graduellement leur capacité d'envol (Couillien et Grégoire, 1994b) et il est donc préférable de les lâcher le plus tôt possible après la production. Les insectes, conservés dans de la vermiculite humide, sont simplement extraits de leur boîte et déposés en début de journée sur le sol à proximité d'un arbre attaqué (vu la capacité élevée de repérage des proies dont fait preuve *R. grandis*, cette dernière précaution est probablement inutile, si ce n'est pour rassurer le manipulateur humain). On choisit de préférence une journée ensoleillée, sans vent, avec une température comprise entre 20 et 25°C. Le stade phénologique prédominant de *D. micans* au moment du lâcher est important. Si le ravageur est majoritairement à un stade immature, les ressources sont assurées pour le prédateur. Par contre, si la population de *D. micans* comporte essentiellement de jeunes adultes pré-émergents, elle offre peu de possibilités d'installation immédiate pour *R. grandis*.

Entre 1983 et 1999, 530 000 prédateurs produits par l'ULB sont relâchés, essentiellement dans le Languedoc-Roussillon, mais aussi en Haute-Normandie, Auvergne, Midi-Pyrénées. à titre indicatif, 659 parcelles de forêt soumise ou privée, couvrant 12 274 ha, sont ainsi traitées entre 1983 et 1991 en Lozère et dans le Gard.

Parallèlement, 88 600 insectes produits par Bioassistance-Forêts sont libérés dans 233 peuplements en Auvergne et dans le Limousin entre 1986 et 1991 (Legrand, 1990).

Evaluation de l'impact des lâchers

L'expérimentation au laboratoire indique que *Rhizophagus grandis* exerce un impact considérable sur *D. micans*. Démontrer cet impact en forêt est évidemment plus difficile. Une évaluation rigoureuse exigerait des comparaisons entre des parcelles traitées et des parcelles témoins en tous points comparables mais où les prédateurs sont absents. Malheureusement, la similitude des parcelles dépend le plus souvent de leur proximité, laquelle induit un risque élevé de colonisation rapide des témoins par les prédateurs. Ainsi, une expérience comparative établie en 1983 en forêt domaniale du Goulet dut-elle être interrompue quatre ans plus tard, lorsque des prédateurs furent découverts dans la parcelle témoin.

D'autres indicateurs sont donc utilisés: établissement des prédateurs; taux de colonisation des chambres intra-corticales de la proie; évolution démographique de *D. micans* dans les sites traités. *R. grandis* a été retrouvé dans des galeries de *D. micans* lors de tous les relevés effectués après lâchers: l'installation du prédateur semble donc systématique. Des mesures plus quantitatives montrent que l'insecte exploite rapidement une proportion élevée des ressources disponibles. C'est ainsi que, trois ans après lâcher en forêt domaniale du Goulet, 54% des chambres subcorticales se trouvent colonisées dans un rayon de 2 km environ (Grégoire *et al.*, 1989). Enfin, entre 1987 et 1994, le suivi annuel de " parcours " (transect sinueux couvrant 100 à 150 arbres au travers d'un peuplement, et où l'on prend en compte la proportion des arbres qui portent des attaques de l'année) dans différentes pessières du parc national des Cévennes indique dans tous les cas une réduction graduelle des niveaux d'infestation, qui tombent sous les 10% d'arbres attaqués en l'espace de 6 à 10 ans après lâchers.

Un exemple récent et spectaculaire de l'impact d'une combinaison réussie d'éclaircies sanitaires et de lâchers de *R. grandis* est fourni par la forêt domaniale du Mézenc où des lâchers ont eu lieu en 1987 puis en 1995-96. Après une phase de pullulation qui culmine en 1992 (47% d'arbres attaqués dans la placette permanente suivie par l'INRA), *D. micans* réduit graduellement sa pression jusqu'à pratiquement disparaître à partir de 1997.

[R] Nouveaux développements potentiels

Surveillance de *D. micans* par prédateurs interposés

Pour pouvoir introduire précocement *R. grandis* dans un site attaqué, il est nécessaire de disposer d'informations nombreuses et précises concernant la progression de *D. micans*. Ceci pose un problème délicat dans la mesure où, au contraire de ce qui se passe avec *Ips typographus* par exemple, les arbres attaqués ne meurent pas nécessairement. Rien, sinon des pralines de résine et de déchets de vermoulure, ne signale donc les arbres attaqués à l'attention du forestier et ces symptômes sont très peu apparents en phase précoce de colonisation. En outre, le Dendroctone ne répond à aucun attractif, ce qui exclut la possibilité d'un dépistage par piégeage tel qu'on peut le réaliser pour *Ips typographus*. Une surveillance visuelle très aléatoire est donc actuellement la seule option disponible. Il semble cependant envisageable d'utiliser *R. grandis*, comme marqueur permettant de suivre la progression du ravageur. Le prédateur répond en effet à des attractifs de synthèse et des essais de piégeage très prometteurs ont été réalisés (Grégoire *et al.*, 1992 ; Couillien et Grégoire, 1994a). D'autre part, *R. grandis* est entièrement spécifique et ne peut survivre en l'absence du Dendroctone. Tout individu recapturé quelques mois après lâcher a donc nécessairement dû coloniser une galerie de *D. micans*. Le prédateur serait d'abord lâché en petits nombres dans des zones en principe non attaquées mais limitrophes par rapport au front d'infestation (Hérault, Aude, Aveyron, Ariège, Calvados). Six mois ou un an après, des pièges seraient déployés dans ces zones dans le but de recapturer des prédateurs qui se seraient installés. Soulignons aussi qu'outre la surveillance, cette approche offre l'intérêt d'une intervention précoce permettant de limiter l'importance des dégâts, puisque des prédateurs auront ainsi été introduits tout au début de la colonisation des nouveaux massifs par le Dendroctone.

Contre-feux ?

Une autre approche théoriquement prometteuse pourrait consister à réaliser en forêt ce qu'en culture sous verre on appelle le " pest-in-first " : introduire successivement le ravageur, puis le prédateur, en conditions bien maîtrisées afin d'établir rapidement une situation de contrôle à bas niveau de population. Cette suggestion se base sur le constat selon lequel *D. micans* progresse irrésistiblement et finira, à terme, par envahir l'ensemble des pessières françaises. Pourquoi donc ne pas l'introduire délibérément, en compagnie de *R. grandis*, plutôt que de le laisser se propager seul et de manière occulte ? Pour séduisante qu'elle soit pour l'entomologiste, l'idée n'a reçu jusqu'ici qu'un accueil des plus tièdes de la part des gestionnaires forestiers.



Les figures 1 et 3 ont été publiées dans la *Revue forestière française* (Grégoire *et al.*, 1986)

[\[R\]](#)

Références bibliographiques

- Baisier M., 1990. *Biologie des stades immatures du prédateur Rhizophagus grandis* Gyll. (Coleoptera: Rhizophagidae). Thèse de doctorat en Sciences zoologiques, Université Libre de Bruxelles, 195 p.
- Bergmiller F., 1903. *Dendroctonus micans* und *Rhizophagus grandis*. *Zentralblatt für das gesamte Forstwesen*, 29, 252-256.
- Carle P., Granet A.M., Perrot J.-P., 1979. Contribution à l'étude de la dispersion et de l'agressivité chez *Dendroctonus micans* Kug. en France. *Bull. de la Soc. entomol. Suisse*, 52, 185-196.
- Couillien D., Grégoire J.C., 1994a. Piégeage du prédateur *Rhizophagus grandis* Gyll. (Col., Rhizophagidae) à l'aide d'attractifs de synthèse. Essais au laboratoire. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 59/2b, 725-731.
- Couillien D., Grégoire J.C., 1994b. Take-off capacity as a criterion for quality control in mass-produced predators, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Rhizophagidae) for the biocontrol of bark beetles, *Dendroctonus micans* (Col.: Scolytidae). *Entomophaga*, 39(3/4): 385-395.
- Everaerts C., Grégoire, J.C., Merlin J., 1988. The toxicity of spruce monoterpenes against bark beetles and their associates. In W.J. Mattson J. Lévieux. & C Bernard-Dagan. : *Mechanisms of Woody Plant Defenses Against Insects*, Springer Verlag, New-York, 331-340.
- Grégoire J.-C., 1988. The Greater European Spruce Beetle, *Dendroctonus micans* (Kug.). In A.A. Berryman : *Population Dynamics of Forest Insects*, Plenum, New-York, 455-478.

- Grégoire J.-C., Merlin J., Pasteels J.M., Jaffuel R., Vouland G., Schvester D., 1985. Biocontrol of *Dendroctonus micans* by *Rhizophagus grandis* in the Massif Central (France). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 99(2), 182-190.
- Grégoire J.-C., Merlin, J., Jaffuel, R., Denis, Ph., Lafont, P., Schvester D., 1986. Elevage à petite et moyenne échelle du prédateur *Rhizophagus grandis* Gyll. en vue de la lutte biologique contre *Dendroctonus micans* Kug. *Revue forestière française*, XXXVIII(5), 457-464.
- Grégoire J.-C., Baisier M., Merlin, J., Y. Naccache. 1989. Interactions between *Dendroctonus micans* and *Rhizophagus grandis* in the field and laboratory: their application for the biological control of D. micans in France. in D. Kulhavy & M.C. Miller : *The Potential for Biological Control of Dendroctonus and Ips Bark Beetles*. The Stephen Austin University Press, Nagocdoches. 95-108.
- Grégoire, J.-C., M. Baisier, A. Drumont, D.L. Dahlsten, H. Meyer, W. Francke, 1991. Volatile compounds in the larval frass of *Dendroctonus valens* and *Dendroctonus micans* (Coleoptera : Scolytidae) in relation to oviposition in the predator, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera : Rhizophagidae). *Journal of Chemical Ecology*, 17(10), 2003-2019.
- Grégoire, J.-C. Couillien, D., Krebber R., König W.A., Meyer H., Francke W 1992. Orientation of *Rhizophagus grandis* Gyll. (Col., Rhizophagidae) to oxygenated monoterpenes in a species-specific predator-prey relationship. *Chemoecology*, 3, 14-18.
- Kelley, S.T., B.D. Farrell. 1998. Is specialization a dead end ? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae). *Evolution*, 52, 1731-1743.
- Legrand Ph., 1990. Mise en oeuvre de la lutte biologique contre le dendroctone de l'épicéa, *Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera Scolytidae) en Auvergne et en Limousin. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 56(1-4), 49-57.
- Legrand Ph., 1991. Le dendroctone: découverte de nouveaux sites d'infestation dans les Pyrénées. *Les Cahiers du DSF*, 1-1991 (*La santé des forêts [France] en 1990*), Min. Agri, Pêche (DERF), Paris, 16 p.
- Legrand Ph., 1996. Extension de *Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera, Scolytidae) en région Midi-Pyrenees. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne*, 59(1-4), 11-14.
- Mathieu D., 1996. Principaux problèmes phytosanitaire signalés durant l'année 1995. *Les Cahiers du DSF*, 1-1996 (*La santé des forêts [France] en 1995*), Min. Agri, Pêche (DERF), Paris. 68-72.
- Nageleisen L.M. 1997. Principaux problèmes phytosanitaire signalés durant l'année 1996. *Les Cahiers du DSF*, 1-1997 (*La santé des forêts [France] en 1996*), Min. Agri, Pêche (DERF), Paris, pp. 88-92.
- Nageleisen, L.M. 1998. Principaux problèmes phytosanitaire signalés durant l'année 1997. *Les Cahiers du DSF*, 1-1998 (*La santé des forêts [France] en 1997*), Min. Agri, Pêche (DERF), Paris, 97-101.
- Tvaradze, M.S., 1976. [A propos de l'acclimatation de *Rhizophagus grandis* pour le contrôle de *Dendroctonus micans* (en russe)]. *Sb. Nauch. Rabot po Izuch. B. E. Luboeda v Gruzii*, Tbilisi, 2: 76-90.
- Van Averbek, A., Grégoire J.C., 1995. Establishment and spread of *Rhizophagus grandis* Gyll. (Coleoptera: Rhizophagidae) 6 years after release in the Forêt domaniale du Mézenc (France). *Annales des Sciences Forestières*, 52, 243-250.
- Vouland G., Schvester D., 1994. Bionomics and development of *Dendroctonus micans* Kug. in the Massif central. *Annales des Sciences Forestières*, 51, 505-519.

[\[R\]](#)

