

Dynamique de la maturation des œufs chez le parasitoïde *Lixophaga diatraeae* (Diptera, Tachinidae) élevé dans un hôte de substitution *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae)

S. GRENIER, Sylviane BARTHELEMY, G. BONNOT

Laboratoire de Biologie, Bât. 406
I.N.R.A., I.N.S.A., 20, av. Albert-Einstein
69621 Villeurbanne Cedex France

Summary. *Egg maturation dynamics in the parasitoid, Lixophaga diatraeae, reared on a substitute host, Galleria mellonella.*

The content of the uterus and ovaries of *L. diatraeae* (an ovolarviparous tachinid fly) was studied by dissecting 121 females 0 to 25 days old. Several size classes of flies (p : small ; m : medium ; g : big) were used, weighing 10 to 12.5 mg, 12.5 to 13.5 mg, and 13.5 to 16 mg, respectively. The mean number of ovarioles per ovary, correlated to female size, was 12.1 for p as against 12.9 for m + g females. The total mean number of eggs and oocytes changed with female age and weight. For 0, 5, 10 and 15-day old females, this number was 56, 149, 158 and 202, respectively in g flies and 51, 128, 141 and 139, respectively, in p ones. To study egg maturation dynamics, we counted the total number of eggs + oocytes per p female (Y1), the eggs in the uterus (Y2), partially embryonated eggs (Y3), and entirely embryonated eggs (Y4). The experimental results were fitted to various age functions using a non-linear adjustment program. The models fitting each datum best were asymptotic functions of the form, $Y = A [1 - e^{-K(x-D)}]$, where A is the asymptotic value, K a speed constant of the studied phenomenon and D age at the beginning of the phenomenon. At emergence time, each female contained a mean of 50 oocytes which passed into the uterus immediately after mating. Egg production continued for at least 10 days after emergence. The rate of embryogenesis seemed to be influenced by the number of eggs in the uterus and/or the age of the fly ; it was high for the first eggs then decreased progressively. In our conditions, the first eggs with a planidium ready to hatch appeared at 10 days post-emergence. To obtain a maximum number of larvae in good health, it is better to dissect 12 to 18-day old females. The egg volume increases slightly during embryogenesis.

Lixophaga diatraeae Towns est un Tachinaire parasite des Lépidoptères foreurs de la canne à sucre, *Diatraea* et *Chilo*. La femelle, ovolarvipare, dépose, à l'entrée des galeries des foreurs, un œuf qui éclos aussitôt. La larve néonate, de type planidium, recherche activement son hôte, y pénètre et se développe en endoparasite. En fin de troisième stade, la larve quitte l'hôte et se transforme en puppe. Ce Tachinaire qui joue un rôle important dans la limitation de ses hôtes (Galichet, 1975) est utilisé pour lutter contre les foreurs de la canne à sucre par traitements biologiques sous forme de lâchers inondatifs (Bonfils et Galichet, 1974 ; Summers *et al.*, 1976 ; McPherson et Hensley, 1976...). Au laboratoire ce

parasite est élevé sur un hôte de substitution : *Galleria mellonella* L. Pour la conduite rationnelle des élevages de masse, la conception des protocoles de lâchers et l'estimation de leurs impacts, il importe entre autres de connaître les potentialités reproductrices des femelles et la dynamique de la production des œufs. De plus, tant pour nos essais de culture *in vitro* (Grenier *et al.*, 1978) que pour l'optimisation de l'élevage au laboratoire, il convenait de préciser l'âge le plus propice auquel les femelles devaient être disséquées pour fournir un nombre maximum de planidia prêtes à éclore en évitant leur rétention prolongée susceptible d'être néfaste.

Matériel et méthodes

Elevages. — L'élevage de l'hôte, *G. mellonella*, s'effectue sur cire et pollen, à l'obscurité à 28 ± 1 °C. Pour garantir une reproduction normale du parasitoïde, comme le préconise Etienne (1975), 0,1 p. 100 de DL α tocophérol est incorporé à la cire fondue.

La souche de *L. diatraeae* provient de la Réunion et a été élevée sur l'hôte de substitution *G. mellonella* depuis juin 1977. L'infestation a lieu avec des planidia prélevées par dissection de femelles âgées de 15 à 18 jours. Les chenilles de dernier stade de *G. mellonella*, placées individuellement dans des tubes de verre bouchés au coton (diamètre intérieur 5 mm), reçoivent 2 à 3 planidia distribuées à l'aide de micropipettes confectionnées avec un tube à hématocrite effilé (\varnothing 1 mm) auquel est adapté une micropoire formée d'un tuyau de PVC obturé à une extrémité. Après quelques heures, délai suffisant pour permettre la pénétration du parasite, les hôtes sont retirés des tubes et regroupés dans des boîtes en plastique grillagées contenant un peu de cire. Les pupes sont récoltées après la formation des cocons de *G. mellonella* qu'il est parfois nécessaire d'ouvrir. Nous obtenons ainsi 1,5 à 1,9 pupe par hôte.

Les émergences des imagos mâles et femelles ont lieu dans une cage grillagée cubique de 50 cm d'arête contenant boisson (eau) et nourriture (miel 200 g, agar 10 g, hydrolysate enzymatique de soja 10 g, hydrolysate de levure 1 g, eau q.s.p. 1 l). Après un séjour de 48 h dans ces cages, délai suffisant pour l'accouplement qui intervient normalement peu après l'émergence des femelles, les imagos sont transférés dans des boîtes cylindriques (\varnothing 11 cm, hauteur 22 cm) à raison d'une vingtaine d'individus de même âge, au maximum, par boîte.

L'élevage est conduit à $22,5 \pm 1$ °C et 85 ± 5 p. 100 d'humidité relative avec une photopériode de 12 h d'éclairement sur 24.

Catégories de femelles. — La production des œufs variant en fonction de la taille de la mouche (Etienne, 1969 ; McPherson, 1975), il convient d'expérimenter avec du matériel homogène et bien défini. Le tri s'effectue sur les pupes. Celles-ci sont mesurées (longueur, diamètre) ce qui permet, grâce à des abaques préétablies, (Grenier et Bonnot en préparation) de déterminer le poids de la pupe à un état précis, par exemple pupe blanche, et aussi d'estimer, selon le sexe, le poids de la mouche qui en sortira.

- En fonction de leur poids plusieurs catégories de pupes ont été définies :
- 8 à 19 mg, produisant principalement des mâles (non utilisées dans nos expériences) ⁽¹⁾ ;
 - 19,1 à 24 mg, produisant des mouches ♀ « petites », pesant de 10 à 12,5 mg environ (études du nombre d'ovarioles, de la fécondité et de la dynamique de la maturation) ;
 - 24,1 à 31 mg, produisant des mouches ♀ « moyennes et grosses », pesant 12,5 à 16 mg (étude du nombre d'ovarioles) ;
 - 26 à 31 mg, produisant des mouches ♀ « grosses », pesant 13,5 à 16 mg (étude de la fécondité).

Dissections, dénombrements et mensurations. — Les femelles de catégorie et d'âge connus sont disséquées pour prélever l'appareil génital complet ; ensuite, dans un liquide physiologique convenable, les ovarioles, les ovocytes dans les ovaires et les œufs dans l'utérus sont dénombrés. Dans les ovaires, seuls sont comptés les ovocytes dont la taille égale celle de l'ensemble des cellules nourricières (fig. 1). Dans l'utérus nous distinguons les œufs « non visiblement embryonnés », les œufs « embryonnés » (dont la sclérification des mandibules est visible à travers le chorion) et les œufs « prêts à éclore » (qui, dans les minutes qui suivent la dissection donnent naissance à un planidium).

Un certain nombre d'œufs situés à l'extrémité proximale de l'utérus (œufs récemment passés dans l'utérus) et à l'extrémité distale (œufs incubés les plus âgés) a été mesuré. Les mensurations (longueur - diamètre) portent sur l'embryon lui-même et non le chorion.

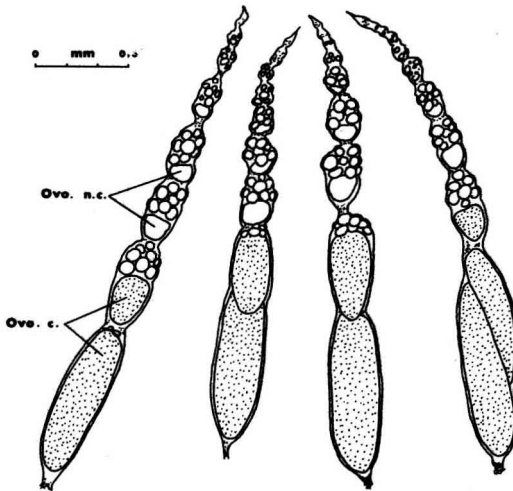


FIG. 1. — Ovarioles de *L. diatraeae* âgée de 1 jour montrant les ovocytes comptés (ovo. c.) et non comptés (ovo. n.c.).

⁽¹⁾ Les pupes ♀ sont plus lourdes que les ♂ (Grenier, 1981).

Traitements des données. — Les ajustements des résultats expérimentaux à diverses fonctions ont été exécutés sur un calculateur Wang PCS II grâce à un programme Basic d'ajustement non linéaire très général. Le programme, utilisant l'algorithme de Marquardt (1963), permet la détermination itérative sur l'ensemble des points expérimentaux des meilleures estimées, au sens des moindres carrés des paramètres de toute fonction littéralement fournie par un sous-programme d'appel. Ainsi, avec 8K octets de mémoire utilisateur, un nuage de 80 points peut être théoriquement ajusté à toute fonction comportant au plus 8 paramètres. Outre les estimées des paramètres certains critères permettant de juger de la pertinence de l'ajustement et de la précision sont fournis : somme des carrés des écarts imputable au non ajustement (N.Aj), intervalle de confiance des estimées de la fonction, écart type lié à la détermination de chaque paramètre, corrélations entre paramètres. La variance expérimentale (Rés.) peut aussi être estimée car nous disposons de plusieurs déterminations par âge.

Ce programme a été ici adapté à la recherche de lois décrivant au mieux l'évolution dans le temps des œufs dans les ovaires et l'utérus ainsi qu'à l'étude de la distribution des poids des pupes.

Résultats et discussion

1) *Caractérisation des lots expérimentaux.* — 1 075 pupes des deux sexes ont été mesurées de façon à estimer leur poids et réparties en classe de 1 mg (8 à 31 mg). L'histogramme obtenu suggère une répartition bimodale imputable à la coexistence de deux sous-populations ♂ et ♀. Le recours à un programme d'ajustement à une somme de deux lois normales permet de discriminer ces deux sous-populations et d'estimer leurs paramètres : soit respectivement pour les ♂ et les ♀, — poids moyens 18,48 et 24,84 mg — écarts types 2,11 et 2,55 mg — effectifs 591 et 465 (fig. 2). Il est ainsi plus facile de se rendre compte de la signification des lots expérimentaux. Par exemple, les pupes de 19 à 24 mg qui globalement seraient considérées comme des pupes moyennes se composent en fait de petites ♀ et des plus gros ♂.

2) *Nombre d'ovarioles.* — Il est fonction de la taille des femelles : pour les petites, le nombre moyen d'ovarioles par ovaire est de $12,11 \pm 0,32$ (N = 63) contre $12,90 \pm 0,45$ (N = 42) ⁽²⁾ pour les moyennes et grosses. Ces valeurs sont significativement différentes. Antérieurement, l'un d'entre nous avait obtenu $12,88 \pm 0,35$ (N = 46) avec des femelles toutes tailles confondues. Les valeurs extrêmes sont 10 et 15. Le nombre d'ovarioles n'est pas toujours le même dans les deux ovaires d'une ♀ ; des écarts de 3 unités peuvent exister.

Parmi les Tachinaires il s'agit d'une espèce à faible nombre d'ovarioles comme c'est le cas pour les espèces à œuf macrotype (9-30 ovarioles/♀) ou qui injectent leurs larves dans le corps de l'hôte (10-20 ovarioles chez *Compsilura*

⁽²⁾ \pm intervalle de confiance à 5 p. 100.

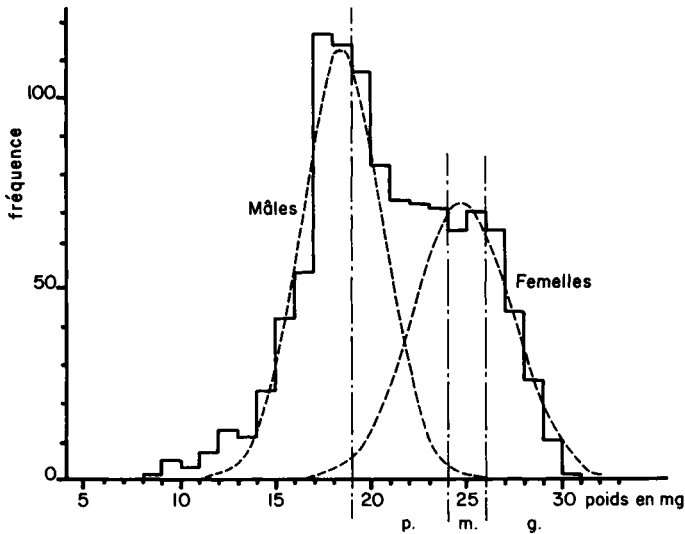


FIG. 2. — Distribution des poids des pupes de *L. diatraeae* (estimés en pupe blanche). Histogramme des fréquences observées et courbes théoriques calculées pour les mâles et les femelles (cf. texte). Pupes femelles retenues pour les expériences p. : petites, m. : moyennes et g. : grosses.

concinata) (Hawlitzky, 1969). Rappelons que *L. diatraeae* peut être rangée dans le groupe des espèces déposant des œufs qui donnent aussitôt naissance à des larves de type planidium qui recherchent elles-mêmes l'hôte pour y pénétrer. Chez *Phryxe caudata*, espèce à œuf membraneux, les ovarioles sont plus nombreux : $54,3 \pm 0,8/\text{♀}$ (Grenier, 1973).

3) *Nombre d'œufs. Fécondité.* — Le nombre total d'œufs et d'ovocytes est aussi fonction de la taille de la femelle. Des femelles petites ou grosses, disséquées à 0, 5, 10 et 15 jours présentent des valeurs moyennes significativement différentes sauf à 5 jours (tabl. 1). Etienne (1972) obtient des fécondités moyen-

TABLEAU 1

Influence de la taille de la femelle sur le nombre total moyen d'œufs/♀
(\pm intervalle de confiance de la moyenne à 5 p. 100)

Age en jours	N	♀ Grosses Nombre d'œufs Total	N	♀ Petites Nombre d'œufs Total	Test t
0	4	56 \pm 13,44	5	51,4 \pm 10,77	*
5	5	149 \pm 13,68	5	127,6 \pm 19,77	NS
10	5	158 \pm 26,66	4	141,5 \pm 46,20	*
15	5	202,2 \pm 34,58	4	139,0 \pm 23,31	**

N : nombre de femelles disséquées ; N.S., * et ** : Non significativement, significativement et hautement significativement différents.

nes de 76, 158 et 212 œufs par ♀ respectivement de taille petite, moyenne et grosse ⁽³⁾, élevées dans *Chilo sacchariphagus* Boj.. McPherson (1975) note une variation de la fécondité, liée à la variation de la taille des femelles, en fonction de la taille de l'hôte : soit 75,95 et 131 œufs/♀ issues respectivement de chenilles de *Diatraea saccharalis* petites, moyennes ou grosses ⁽³⁾. Dans le même hôte, la production d'œufs varie de 11 à 166 pour des ♀ pesant de 3,1 à 13,3 mg (King *et al.*, 1976). Nos résultats, bien qu'obtenus avec un autre hôte sont proches de ceux des auteurs précédents. Les différences peuvent aussi s'expliquer par les tailles retenues par lot, les températures d'élevage et surtout le moment où est effectué le dénombrement des œufs. En effet la fécondité réelle est difficile à appréhender par dissection car la quantité d'œufs augmente en fonction de l'âge de la mouche (tabl. 1). Pour nos femelles petites et moyennes, le nombre total d'œufs et d'ovocytes mûrs/♀ atteint un maximum d'environ 160 (et 155 dès le 10^e jour) après l'émergence. Dans le même temps, le nombre d'œufs dans l'utérus est d'environ 145, alors que King et Martin (1975) obtiennent un pic de 120 œufs dans l'utérus/♀ au 6^e jour. De même nous obtenons plus de larves actives que ces auteurs (une centaine/♀ contre 78) qui utilisèrent pourtant des mouches plus grosses que les nôtres : 19 à 25 mg en pupes de 48 h, issues de *D. saccharalis*.

Remarquons que l'appréciation de la fécondité est délicate. En effet, si le dénombrement a lieu trop tôt, les ovocytes encore dans les ovarioles peuvent ne pas être comptés en raison de leur taille insuffisante ; d'ailleurs la plupart des auteurs cités néglige le contenu des ovaires. D'autre part si le dénombrement est trop tardif, des œufs auront pu être pondus ou certains auront pu dégénérer. La ponte ovarienne mérite donc plus ample étude.

4) *Dynamique de la maturation des œufs* (tabl. 2). — Différentes relations ont été testées pour tenter de décrire les évolutions en fonction de l'âge x des femelles :

- du nombre total d'œufs et d'ovocytes (Y1) ;
- du nombre des œufs dans l'utérus (Y2) ;
- du nombre des œufs présentant un début d'embryogenèse (Y3) et,
- du nombre des œufs contenant une larve active (Y4).

Divers critères ont participé au choix entre les différents modèles testés. En particulier la somme des carrés des écarts doit être minimale et les résidus apparemment indépendants de l'âge. De plus, il est souhaitable que les paramètres soient aussi peu corrélés que possible et que l'écart type sur leur détermination soit faible en valeur relative. Enfin il a été tenu compte de la simplicité des lois et de la possibilité d'attribuer une signification biologique aux paramètres. Ainsi les modèles retenus pour l'ensemble des phénomènes étudiés sont tous de la forme $Y = A [1 - e^{-K(x-D)}]$ [1]. La signification des paramètres est alors la suivante : A, valeur de l'asymptote ; K, constante de vitesse du phénomène étudié car $dY/dx = KAe^{-K(x-D)} = K(A - Y)$ [2] ; D, âge

⁽³⁾ Les individus sont grossièrement classés en 3 lots.

TABLEAU 2

Evolution en fonction de l'âge de Lixophaga diatraeae : des nombres moyens par femelle d'ovocytes (Ov.) et/ou d'œufs dans l'utérus (Oe.) (moyenne \pm son intervalle de confiance à 5 p. 100) et des pourcentages d'œufs dans l'utérus par rapport au nombre total d'œufs et d'ovocytes (p. 100 Descente), d'œufs embryonnés (p. 100 Embryo.) et de larves actives (p. 100 Larv. act.) par rapport aux œufs dans l'utérus.
 Les pourcentages sont calculés pour chaque ♀ ; les valeurs moyennes (Moyen.) et les bornes de l'intervalle de confiance à 5 p. 100 (Int. Conf.) sont obtenues après transformation $\arcsin \sqrt{\quad}$. (N = 84).

Age en j	Ovocytes par ♀ (Ov.)	Ovocytes dans l'utérus par ♀ (Oe.)	Ov + Oe par ♀ (Tot.)	p. 100 Descente		p. 100 Embryo.		p. 100 Larv. act.	
				Moyen.	Int. Conf.	Moyen.	Int. Conf.	Moyen.	Int. Conf.
0	51,4 \pm 8,7		51,4 \pm 8,7						
1	76,0 \pm 18,6	8,4 \pm 14,3	84,4 \pm 5,8		2-30				
2	42,5 \pm 1,6	53,3 \pm 7,6	95,8 \pm 6,3	4,5	51-60				
3	36,8 \pm 9,1	76,3 \pm 5,3	113,0 \pm 13,7	55,5	63-72				
4	29,8 \pm 6,8	98,0 \pm 14,3	127,8 \pm 13,9	67,6	71-82				
5	30,0 \pm 6,3	97,6 \pm 19,1	127,6 \pm 19,8	76,7	71-82				
6	23,2 \pm 6,8	111,8 \pm 9,3	135,0 \pm 13,0	76,4	79-87				
7	21,2 \pm 4,9	117,6 \pm 27,4	138,8 \pm 29,2	83,0	81-88	8,3	0-78		
8	21,4 \pm 3,8	117,2 \pm 16,9	138,6 \pm 16,8	84,6	81-88	43,7	0-98		
9	24,0 \pm 4,7	146,5 \pm 16,6	170,5 \pm 19,5	84,5	81-88	43,5	2-93		
10	13,3 \pm 2,9	139,0 \pm 61,2	152,3 \pm 59,3	86,0	84-89	50,4	41-59		
11	16,3 \pm 6,3	151,7 \pm 31,1	168,0 \pm 33,3	91,2	76-96	44,1	24-65		
12	14,5 \pm 6,0	138,0 \pm 24,2	152,5 \pm 20,7	90,4	87-93	60,8	46-74		0-25
13	14,3 \pm 4,0	148,5 \pm 28,5	162,8 \pm 28,5	90,5	85-95	68,0	62-74		0-28
14	9,8 \pm 3,0	135,3 \pm 12,7	146,0 \pm 13,1	91,2	87-94	72,8	63-82		2-74
15	9,5 \pm 4,9	155,5 \pm 10,4	165,0 \pm 9,2	92,7	92-94	83,7	68-91		0-78
17	9,3 \pm 4,6	140,8 \pm 19,8	150,0 \pm 17,5	94,3	91-97	78,0	69-86		34-57
19	6,0 \pm 7,5	149,6 \pm 16,5	155,7 \pm 12,7	93,9	90-97	84,4	72-93		30-76
21	4,5 \pm 5,4	149,3 \pm 52,9	153,8 \pm 54,9	96,3	90-100	90,4	78-98		34-90
23	6,3 \pm 7,0	157,8 \pm 48,9	164,0 \pm 45,0	97,9	91-100	92,9	83-99		36-85
25				96,2	90-100	94,7	89-99		69-85

TABLEAU 3

Valeurs numériques des paramètres de la relation : $Y = A [1 - e^{-K(x-D)}] \pm \text{écart-type}$.

x : âge des femelles en jours. Y1 : nombre d'ovocytes + œufs/♀.

Y2 : nombre d'œufs dans l'utérus ; Y3 : nombre d'œufs partiellement embryonnés ; Y4 : nombre d'œufs contenant une larve active prête à éclore.

N : nombre de mesures ; Aj : ajustement ; N.Aj : non-ajustement ; Rés. : résiduelle ; DDL : degré de liberté.

	N	Paramètres de l'équation du modèle retenu			Somme Carrés Ecarts	DDL	Carrés moyens
		A	K	D			
Y ₁	80	158,7 ± 3,2	0,279 ± 0,037	- 1,47 ± 0,33	Aj.	2	36 976
					N.Aj.	16	288
					Rés.	61	230
					112 368	2	56 184
Y ₂	76	147,3 ± 3,4	0,286 ± 0,031	- 0,67 ± 0,18	Aj.	15	319
					N.Aj.	58	243
					Rés.		
					68 789	1	68 789
Y ₃	48	147,3 (e)	0,286(0,551 ± 0,049) (e)	5,32 ± 0,38	Aj.	14	216
					N.Aj.	32	302
					Rés.		
					45 326	1	45 326
Y ₄	35	147,3 (e)	0,286(0,383 ± 0,048) (e)	9,86 ± 0,58	Aj.	11	516
					N.Aj.	22	550
					Rés.		
					12 106		

(e) Cf. texte (résultats, par. 4), équations [2] et [3], $K = K_2 \cdot (K' \pm \text{écart-type})$.

correspondant au début du phénomène ($Y = 0$). Les estimées des paramètres sont regroupées dans le tableau 3. La variabilité des mesures est importante comme le montre la figure 3 ; selon les relations, l'écart type expérimental (déductible du tableau 3) varie entre 15 et 25. Néanmoins le carré moyen imputable à l'ajustement est toujours considérablement plus grand que le carré moyen résiduel (F , tous très hautement significatifs variant de 82 à 243). Par contre les carrés moyens dus aux non ajustements ne sont jamais significativement différents des carrés moyens résiduels correspondants. Ainsi les modèles retenus sont parfaitement acceptables et devraient traduire fidèlement les phénomènes dynamiques étudiés.

— *Maturation et descente des ovocytes* (fig. 3). — L'étude dynamique révèle la présence en moyenne d'une cinquantaine d'ovocytes par ♀ à l'émergence. Dans nos conditions expérimentales et en particulier en l'absence d'hôtes, le nombre maximum d'œufs par ♀ tend vers 160, et dès le 5^e jour après l'émergence 90 p. 100 des œufs sont formés. D'après le modèle, il ressort que chaque jour la

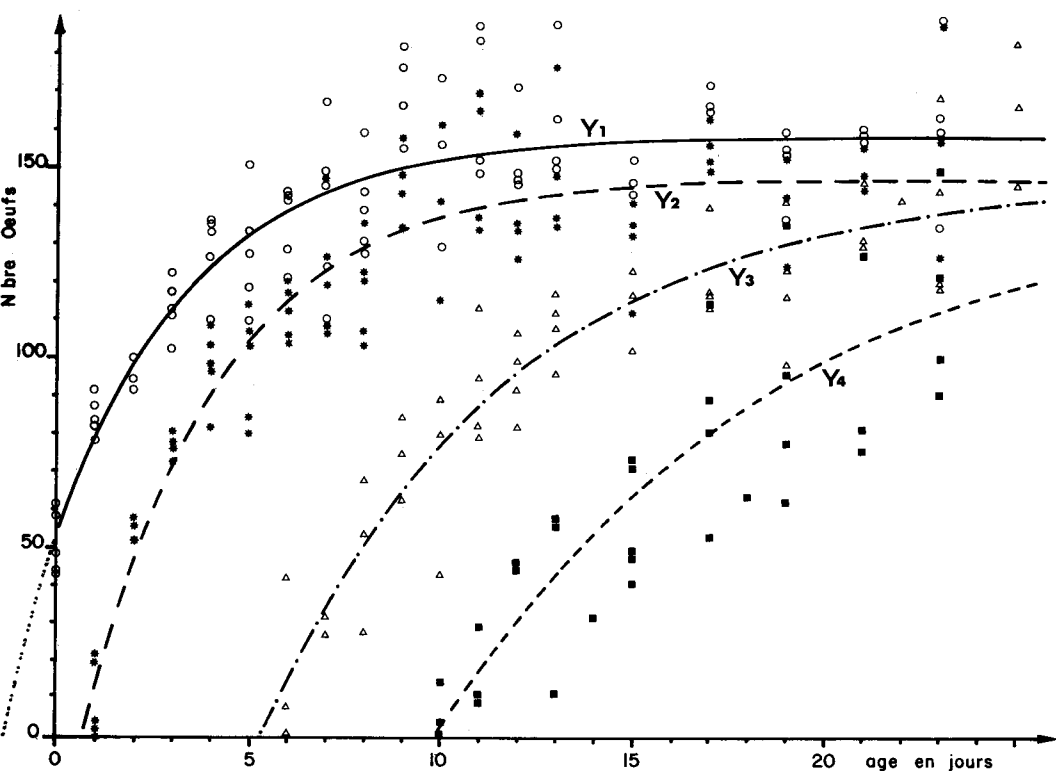


FIG. 3. — Nombres d'ovocytes et d'œufs en fonction de l'âge chez *L. diatraeae*. Chaque point représente un individu, soit au total 92 femelles. ○ ovocytes + œufs totaux dans les ovaires et l'utérus ; * œufs totaux dans l'utérus ; △ œufs partiellement embryonnés dans l'utérus ; ■ œufs contenant une larve active.

production d'ovocytes représente 28 p. 100 du nombre d'œufs restant à produire pour atteindre l'asymptote ($K = 0,279$) ce qui, par exemple aux 5^e, 10^e et 12^e jour représente respectivement 6, 2 et 1 œufs. Les ovocytes commencent à passer dans l'utérus après l'accouplement qui intervient, en général, dans les heures suivant l'émergence des femelles. Remarquons que le moment exact de la copulation n'est pas connu avec précision ce qui explique une partie de la variance des résultats, surtout sensible dans les premiers jours. La descente des ovocytes dans l'utérus s'effectue avec la même constante de vitesse que la maturation ; d'ailleurs la courbe de descente se déduit de celle de la maturation par translation. Les coordonnées du vecteur de translation sont les suivantes : $1,9 \pm 0,2$ jours et $-9,0 \pm 2,4$ œufs ⁽⁴⁾. Ceci implique qu'environ 2 jours soient nécessaires pour la fin de la maturation et la descente des ovocytes et qu'il demeure en moyenne une dizaine d'ovocytes dans les ovaires. Contrairement à ce qui a été observé avec *Phryxe caudata* Rond. (Grenier, 1973) chez qui les ovaires se vident des ovocytes mûrs quelques jours après l'émergence, la production d'ovocytes et leur descente se poursuivent chez *L. diatraeae* longtemps après l'émergence. Il faut rappeler que les femelles demeurent en l'absence d'hôtes et ne semblent pas, dans ces conditions, déposer des œufs dans les cages au moins jusqu'au 20^e jour. Ainsi l'appréciation de la fécondité doit se faire le plus tard possible dans la vie de la femelle. De plus la fécondité obtenue dans ces conditions sera sans doute encore sous-estimée car la ponte pourrait lever une éventuelle inhibition de la production due à la présence d'œufs mûrs remplissant l'utérus. En effet, chez *Musca domestica* L. (Adams *et al.*, 1968) ou chez *Phormia regina* Meig. (Fraenkel et Hollowell, 1979) la maturation ovocytaire est bloquée par la rétention d'œufs mûrs. La forme asymptotique des fonctions sous-entend d'ailleurs une telle régulation puisque, selon l'équation [2], la vitesse de production ou de descente s'annule lorsque le palier est atteint. L'embryogenèse est-elle aussi influencée par le degré de remplissage de l'utérus ou l'âge ?

— *Embryogenèse.* — Les ajustements de Y3 et Y4 à des lois asymptotiques sous la forme de l'équation [1] conduisent à des évaluations des valeurs des asymptotes supérieures à celles obtenues pour Y2. De plus l'écart type de ces estimées est important ; ceci peut être expliqué par le fait qu'il existe peu de mesures dans la phase asymptotique de ces phénomènes. Aussi, considérant que l'embryogenèse ne peut s'effectuer que sur les œufs présents dans l'utérus, nous avons préféré imposer aux modèles d'embryogenèses de prendre en compte les paramètres A_2 et K_2 précédemment définis pour Y2 ; ce qui conduit à ajuster à une fonction de la forme $Y = A_2 [1 - e^{-K_2 K' (x-D)}]$ [3] où A_2 et K_2 sont considérés comme des constantes égales respectivement à 147,3 et 0,286. Les lois proposées pour l'embryogenèse ont bien la même forme que Y2 mais l'asymptote est imposée et la constante de vitesse est donnée par le produit $K = K_2 K'$. De ces fonctions il découle que le délai séparant le moment de la

(4) \pm erreur standard.

descente d'un œuf de celui où il est embryonné (partiellement ou totalement) est une fonction linéaire de l'âge de pente $1 - K'$. Ainsi les œufs descendus le premier jour (œufs de rang 1 à 13) nécessitent un délai de 9 jours pour leur embryogenèse totale alors que ceux descendus le 6^e jour (rang 105 à 115) nécessitent 18 jours ⁽⁵⁾. Les larves actives apparaissent à partir du 10^e jour et, en théorie, il faudrait attendre au-delà du 25^e jour pour obtenir l'expression complète du potentiel reproducteur de la femelle. Néanmoins, compte tenu d'une part de l'allongement du délai d'embryogenèse et d'autre part de facteurs pratiques tels la mortalité et la dégradation de l'état sanitaire chez les femelles âgées, il est préférable de ne jamais dépasser une vingtaine de jours pour se procurer le maximum de larves dans de bonnes conditions. Ainsi, pour l'élevage de routine de *L. diatraeae*, nous utilisons des femelles de 15 à 18 jours alors que pour les expérimentations de milieux artificiels nécessitant des mouches exemptes de tout germe dans l'utérus, nous les disséquons vers 12 jours.

Remarques : les valeurs précédentes ne sont plus exactement celles actuellement retenues car l'élevage est maintenant conduit à 24 °C. Selon King et Martin (1975) les températures extrêmes acceptables pour l'élevage de *L. diatraeae* sont 16 et 32 °C, l'optimum semblant se situer vers 26 °C. Ces auteurs n'ont pas testé 24 °C, mais à 22, 26 et 28 °C les conditions demeureraient parfaitement acceptables. La vitesse des phénomènes physiologiques est dans ces limites directement fonction de la température.

5) *Variation de volume de l'œuf.* — Selon Herting (1960), le volume de l'œuf n'augmente pas significativement chez les Tachinaires au cours de son séjour dans l'utérus. Cependant chez *L. diatraeae* nous avons noté une augmentation de la taille de l'œuf entre les extrémités proximale (au débouché des oviductes) et distale de l'utérus, soit en moyenne $4,5 \times 10^{-3} \text{ mm}^3$ à $10,5 \times 10^{-3} \text{ mm}^3$ ⁽⁶⁾. Cette dernière valeur est en accord avec le poids du planidium à l'éclosion : 12,5 µg (Grenier, 1980). Ces variations de volume ne sont pas imputables au rang des œufs ; de même la taille des femelles n'influe pas visiblement sur celle des œufs. Ainsi, comme nous l'avions déjà supposé auparavant, il semble que chez cette espèce l'embryogenèse s'accompagne d'une absorption de substances présentes dans l'utérus. La nécessité de ces échanges trophiques pourrait expliquer les résultats moins bons obtenus en embryogenèse *in vitro* comparés à ceux obtenus avec *P. caudata* (Grenier, 1979).

En conclusion, la production des œufs chez *L. diatraeae* se prolonge longtemps après l'émergence ; au 12^e jour elle atteint encore 1 œuf/jour. Ceci implique que, pour obtenir l'expression complète de la potentialité reproductrice des femelles, il faille leur assurer une bonne survie notamment par la fourniture d'une nourriture riche comportant une source protéique. Ainsi il conviendrait de tenir

⁽⁵⁾ D'autres expériences avec fourniture d'hôtes seraient nécessaires pour préciser si le facteur clé est le remplissage de l'utérus ou l'âge de la ♀.

⁽⁶⁾ Volume estimé à partir des mesures de longueur L et diamètre d par la formule de l'ellipsoïde de révolution : $V = \pi/6 L d^2$.

compte de ces résultats tant pour les élevages au laboratoire que pour les traitements biologiques par lâchers inondatifs. Pour obtenir des indications plus précises il faudrait tester l'influence de l'alimentation des imagos sur la dynamique ovarienne. Le deuxième point important concerne la relation entre la fécondité et le poids de la femelle : toute production de masse de ce parasitoïde devra largement en tenir compte.

Reçu en septembre 1981.

Accepté en décembre 1981.

Références

- ADAMS T. S., HINTZ A. M., POMONIS J. G., 1968. Oöstatic hormone production in houseflies, *Musca domestica*, with developing ovaries. *J. Insect Physiol.*, **14**, 983-993.
- BONFILS J., GALICHET P. F., 1974. Effets d'introductions renouvelées de *Lixophaga diatraeae* (Diptera, Tachinidae) sur des populations naturelles du parasite et de son hôte, *Diatraea saccharalis*. *Entomophaga*, **19**, 67-73.
- ETIENNE J., 1969. Lutte biologique contre le borer ponctué de la canne à sucre. *Rapport IRAT Réunion*, 69-87.
- ETIENNE J., 1972. *Lixophaga diatraeae*. Towns reared on non-congeneric Lepidopterous hosts. *Proc. 14th Congr. ISSCT*, 496-502.
- ETIENNE J., 1975. Conditions nécessaires à la multiplication massive de *Lixophaga diatraeae* (Dipt. : Tachinidae). *Entomophaga*, **20**, 317-324.
- FRAENKEL G., HOLLOWELL M., 1979. Actions of the juvenile hormone, 20-hydroxyecdysone, and the oöstatic hormone during oögenesis in the flies *Phormia regina* and *Sarcophaga bullata*. *J. Insect Physiol.*, **25**, 305-310.
- GALICHET P. F., 1975. Equilibres observés entre les populations des Tachinaires parasites du genre *Diatraea* en Guadeloupe (Antilles Françaises). *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **11**, 791-807.
- GRENIER S., 1973. Influence de l'accouplement sur la descente des œufs dans l'utérus du parasite *Phryxe caudata* Rondani (Diptera Tachinidae). *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, **5**, 379-384.
- GRENIER S., BONNOT G., DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1978. Développement en milieu artificiel du parasitoïde *Lixophaga diatraeae* (Towns.) (Diptera, Tachinidae). Obtention de l'imago à partir de l'œuf. *C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **387**, 535-538.
- GRENIER S., 1979. Développement embryonnaire *in vitro*, en milieu artificiel défini de deux parasitoïdes ovarivipares, *Phryxe caudata* et *Lixophaga diatraeae* (Diptera, Tachinidae). *Ent. exp. appl.*, **26**, 13-23.
- GRENIER S., 1980. Développement endoparasitaire et croissance pondérale larvaire du parasitoïde *Lixophaga diatraeae* (Dip. : Tachinidae) dans un hôte de substitution *Galleria mellonella* L. (Lep. : Pyralidae). *Entomophaga*, **25**, 17-26.
- GRENIER S., 1981. Influence du superparasitisme sur la durée du développement larvaire et le poids du parasitoïde *Lixophaga diatraeae* élevé dans un hôte de substitution *Galleria mellonella*. *Ent. exp. appl.*, **29**, 69-75.
- HAWLITZKY N., 1969. Modes de reproduction, évolution embryonnaire chez les Tachinaires. *Rev. Zool. agric. Patho. végét.*, **7-9**, 93-106.
- HERTING B., 1960. *Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen Dipt., Tachinidae*. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- KING E. G., MARTIN D. F., 1975. *Lixophaga diatraeae* : Development at different constant temperatures. *Environ. Entomol.*, **4**, 329-332.
- KING E. G., MILES L. R., MARTIN D. F., 1976. Some effects of superparasitism by *Lixophaga diatraeae* of sugarcane borer larvae in the laboratory. *Ent. exp. appl.*, **20**, 261-269.

- MARQUARDT D. W., 1963. An algorithm for least squares estimation of non linear parameters. *J. Soc. indust. appl. Math.* **2**, 431-441.
- McPHERSON R. M., 1975. *The potential of Lixophaga diatraeae Towns.* (Diptera : Tachinidae) for control of *Diatraea saccharalis* (F.) (Lepidoptera : Pyralidae) in Louisiana. M.S. Thes., Louisiana State Univ. Libr., Baton Rouge, 1-152.
- McPHERSON R. M., HENSLEY S. D., 1976. Potential of *Lixophaga diatraeae* for control of *Diatraea saccharalis* in Louisiana. *J. econ. Entomol.*, **69**, 215-218.
- SUMMERS T. E., KING E. G., MARTIN D. F., JACKSON R. D., 1976. Biological control of *Diatraea saccharalis* (Lep. : Pyralidae) in Florida by periodic releases of *Lixophaga diatraeae* (Dipt. : Tachinidae). *Entomophaga*, **21**, 359-366.
-