

Tome 60

fascicule 4

Avril 1991

Abonnement 140 F — Le numéro 25 F

ISSN 0366-1326

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33 rue Bossuet, F 69006 LYON

Rédaction : R. ALLEMAND

Préférences parasitaires et particularités biologiques des Tachinaires (Diptera Tachinidae)

*Simon Grenier*¹ et *Gerardo Liljesthröm*²

1. — Laboratoire de Biologie Appliquée 406, I.N.R.A., Institut National des Sciences Appliquées, 20 avenue A. Einstein, F 69621 Villeurbanne Cedex.
2. — Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/N 1900 La Plata, Argentine.

Résumé. — Il s'agit d'abord d'un aperçu taxonomique concernant les Tachinaires et leurs hôtes (70 % de Lépidoptères), dont la diversité et la distribution géographique sont globalement considérées. Ensuite une des particularités des Tachinaires est développée : leur mode d'infestation des hôtes et les modifications des appareils génitaux femelles qui y sont liées. Les femelles déposent des œufs, dont l'incubation est plus ou moins avancée, sur, dans ou en dehors de l'hôte. Les larves néonates peuvent aller à la recherche d'un hôte caché dans le sol ou un végétal. Puis, quelques éléments concernant le développement postembryonnaire sont apportés. Le développement larvaire de ces endoparasitoïdes se caractérise essentiellement par une croissance particulièrement rapide. Enfin, l'utilisation des Tachinaires en lutte biologique est évoquée sommairement.

Mots-clés. — Relations hôtes-parasitoïdes, Reproduction, Spectre hôtes, Tachinidae, Taxonomie, Lutte biologique.

Host preferences and special biological traits of Tachinid flies (Diptera Tachinidae)

Summary. — A taxonomic overview of Tachinidae and their hosts is considered with an additional study of host diversity (70 % of Lepidoptera) and geographic distribution. The characteristic trait of Tachinidae developed is the way by which hosts are infested and the related modifications of female genital apparatus. Eggs, more or less incubated, are laid by females either on, into or outside the host. Newly hatched larvae start searching their host inside the ground or plants. Some traits of postembryonic development are then considered. Larvae develop as endoparasitoids and present a very fast growth. Finally, the use of Tachinidae in biological control is evoked.

Les Diptères et les Hyménoptères sont, parmi les insectes, les deux ordres les plus importants possédant des familles à caractère parasitoïde. Un parasitoïde est un insecte holométabole dont la larve, et la larve seulement, s'alimente sur ou dans un autre insecte (un seul individu hôte) et qui tue finalement son hôte. Les Tachinidae occupent une place prépondérante parmi les Diptères parasitoïdes. Pour mieux les faire connaître, il nous a paru

intéressant de les situer taxonomiquement et d'indiquer quelques unes de leurs particularités biologiques.

Après le classique *Manual of Myiology* de TOWNSEND (1934), les définitions des différentes catégories taxonomiques ont varié dans le temps et selon les auteurs. En général, on peut dire que les Tachinidae sont des Diptères Cyclorhaphes (antennes à 3 articles avec une arista dorsale, larve acéphale et puppe s'ouvrant par une fente circulaire), Schizophores (cicatrice frontale, développée latéralement) et Thécostomates (balanciers plus ou moins cachés par les cuillerons et trompe à capsule chitineuse interne). Les Tachinidae (post scutellum et appareil buccal bien développés) sont rangés dans la superfamille des Oestroidea, aux côtés des Rhinophoridae, Oestridae, Cuterebridae, Calliphoridae et Sarcophagidae (selon STONE, 1980). L'importance des Tachinidae se retrouve dans le nombre d'espèces que comprend cette famille, qui est de 1131 par exemple pour la région néarctique, alors que les nombres d'espèces des autres familles sont : Rhinophoridae 4, Oestridae 10, Cuterebridae 27, Calliphoridae 75 et Sarcophagidae 341 (STONE, 1980).

Les taxonomistes actuels reconnaissent les grandes sous-familles suivantes : Phasiinae, Dufouriinae (ou Proseninae), Dexiinae, Tachininae et Goniinae (ou Exoristinae). On définit une vingtaine de tribus. Seuls les spécialistes peuvent accéder à la connaissance de cette famille taxonomiquement très difficile et riche en espèces (ASKEW, 1971 ; GUIMARAES, 1971 ; BLANCHARD et DE SANTIS, 1975 ; ARNAUD, 1978 ; STONE, 1980 ; HERTING, 1984). Les subdivisions taxonomiques ne recouvrent pas souvent des unités biologiques et les hôtes attaqués révèlent une grande variété.

I — DIVERSITE DES HOTES

Elle est grande chez les Tachinaires puisque la plupart des ordres d'Insectes sont attaqués ainsi que d'autres Arthropodes. Une analyse des données recueillies par HERTING (1960) et ARNAUD (1978) concernant les Tachinaires et leurs hôtes, respectivement en Europe et en Amérique du Nord, fournit des images très représentatives (figure). Pour l'Europe, 403 espèces de Tachinaires et 889 espèces d'hôtes sont concernées ; pour l'Amérique du Nord, il s'agit de 745 espèces de Tachinaires et 1 404 espèces d'hôtes réparties en 708 genres.

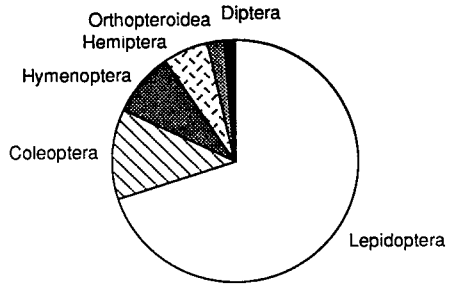
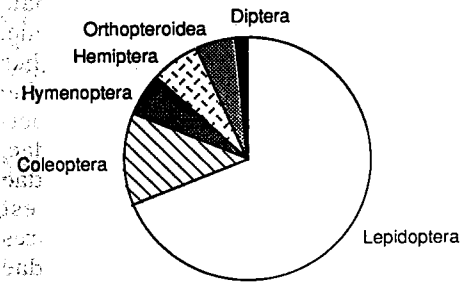
L'ordre des Lépidoptères est de loin le plus parasité (environ 70 % de la totalité des hôtes) et la plupart des familles sont concernées. Quatre familles, Noctuidae, Geometridae, Pyralidae et Tortricidae, représentent plus de 50 % des hôtes Lépidoptères. Par contre, seules quelques familles de Coléoptères comportent des hôtes pour les Tachinaires, essentiellement Chrysomelidae, Curculionidae, Scarabaeidae et Carabidae. Il en est de même pour trois autres ordres chez qui une seule famille est essentiellement attaquée : Hémiptères (Pentatomidae), Hyménoptères (Tenthredinidae) et Orthoptères (Acrididae). En Amérique centrale et du Sud, les spectres des hôtes sont similaires aux précédents (GUIMARAES, 1971 ; BLANCHARD et DE SANTIS, 1975).

Il faut remarquer que beaucoup d'hôtes appartiennent à des familles de prédateurs ayant un rôle économique important : Noctuidae, Geometridae, Tortricidae, Pyralidae ; Chrysomelidae, Curculionidae ; Tenthredinidae...

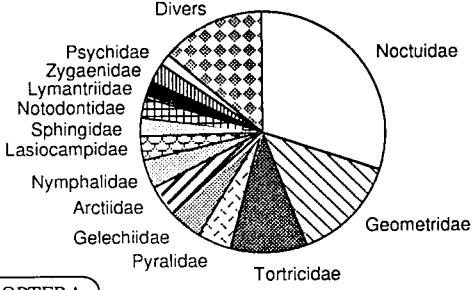
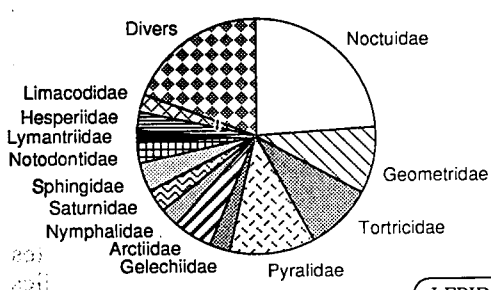
Les insectes aquatiques ne sont pas épargnés par les Tachinaires : *Siphona geniculata* De G. et *S. nigricans* Vill. (= *cristata* F.) parasitent les Tipulidae, et la larve aquatique du Lépidoptère *Elophila fulicalis* Clem. peut

AMÉRIQUE du NORD

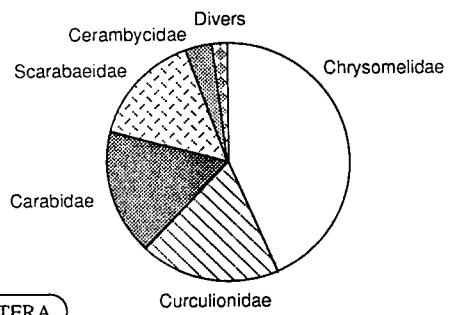
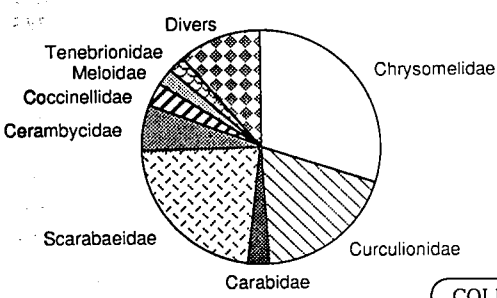
EUROPE



INSECTES EN GÉNÉRAL



LEPIDOPTERA



COLEOPTERA

Spectre des hôtes (Insectes en général, Lépidoptères et Coléoptères) des Tachinaires d'Amérique du Nord (en pourcentages des genres, regroupés par ordre ou famille) et d'Europe (en pourcentage des espèces, regroupées par ordre ou famille). D'après les données de HERTING (1960) et ARNAUD (1978).

être infestée par *Ginglymia acrirostris* Tnsd. (LLOYD, 1919 dans CLAUSEN, 1962).

Les Myriapodes Chilopodes Lithobiidae peuvent être attaqués par *Loewia* (*Fortisia*) *foeda* Meig. (ASKEW, 1971) ou *Eloceria* (*Helocera*) *delecta* Meig. (HERTING, 1960) et les Geophilidae par *Exoristoides* (ARNAUD, 1978). Récemment, *Lypha* sp. a été reconnue comme parasitoïde accidentel d'un Arachnide (Araneae, Anthrodiaetidae) (VINCENT, 1985).

A — SPÉCIFICITÉ.

Il n'y a pas de correspondance rigoureuse entre une sous-famille, ni même une tribu de Tachinidae et le spectre des hôtes. Cependant, certaines préférences peuvent être dégagées. Ainsi, les Phasiinae sont essentiellement cimicophages, les Dexiini parasitent surtout les larves de Coléoptères et les Voriini attaquent en particulier les Noctuidae (D'AGUILAR, 1957 ; DUPUIS, 1963 ; BLANCHARD et DE SANTIS, 1975 ; GUIMARAES, 1977 ; ARNAUD, 1978). Il existe aussi des espèces plus ou moins polyphages. L'espèce la plus polyphage est sans conteste *Compsilura concinnata* Meig., qui s'attaque à plus de 150 espèces représentant 28 familles appartenant à 3 ordres (Lepidoptera, Hymenoptera et Coleoptera accidentellement). Dans la seule zone ouest-paléarctique, elle parasite plus d'une centaine d'espèces. Cependant, pour la plupart des espèces de Tachinaires, le spectre des hôtes est beaucoup plus limité, ainsi *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) attaque principalement la punaise *Nezara viridula* (L.) (LILJESTHRÖM, 1980). Dans certains cas il semble même exister une spécificité étroite comme chez *Phryxe caudata* Rond. qui est inféodée à *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. ou à l'espèce jumelle *T. wilkinsoni* (BILIOTTI, 1956).

Chaque espèce attaque le plus souvent un stade précis de l'hôte, mais ce stade est très variable pour l'ensemble des Tachinidae, avec parfois une certaine homogénéité à l'intérieur d'une même sous-famille. C'est le plus souvent sur les stades larvaires que s'effectue la ponte. Chez les Lépidoptères et les Tenthrèdes, seules les larves sont infestées alors que chez les Coléoptères, larves et adultes le sont. De nombreuses espèces de Tachinaires attaquent seulement les adultes ou les nymphes de leurs hôtes qui sont en général des Hémiptères ou des Orthoptères. En ce qui concerne la sélectivité du sexe de l'hôte, *Hyperecteina aldrichi* Mesnil (= *Centeter cinerea* Aldr.) déposerait 80 à 95 % de ses œufs sur les femelles du Coléoptère *Popilia japonica* Newm. (Scarabaeidae). De même, *Hyalomya aldrichi* Tnsd. et *Thrixion halidayanum* Rond., réserveraient leur ponte, respectivement pour les femelles de la punaise *Nysius ericae* Shill. et celles de Phasmidae. Mais il existe aussi des cas où les mâles sont préférés, comme chez *Celatoria* (*Chaetophleps*) *setosa* (Coq.) qui parasite des Chrysomelidae (CLAUSEN, 1962) et *Trichopoda pennipes* (F.) qui attaque la punaise *Nezara viridula* (HARRIS et TODD, 1980). Contrairement à certains auteurs, DUPUIS (1963) indique que les femelles de Phasiinae ne discriminent pas le sexe de leurs hôtes Hétéroptères.

Contrairement aux Hyménoptères, fréquemment parasitoïdes d'autres Hyménoptères, les Tachinaires n'attaquent qu'exceptionnellement des Diptères (Tipulidae, Tabanidae et peut-être Trypetidae) et ne sont jamais hyperparasites (c'est-à-dire parasitoïdes d'autres parasitoïdes). Cependant quelques espèces attaquent des insectes dits « utiles », tels les Carabidae dans le cas d'*Eubiomyia calosomae* Coq. ou les Apidae dans celui de *Rondanioestrus apivorus* Vill., qui infeste les abeilles ouvrières en vol (selon SKAIFE, 1921 cité par CLAUSEN, 1962).

(SB — RÉPARTITION.

De par la grande variété de leurs hôtes, les Tachinidae ont une répartition géographique très large qui recouvre la plupart des biomes présents à la surface du globe y compris les déserts ou la forêt tropicale humide. Ainsi, les Phasiinae paléarctiques se rencontrent à toutes les altitudes ou latitudes : jusqu'à 4 150 m dans le Pamir pour *Cylindromyia reinigi* (End.) (= *intermedia* Meig.), en Suède au-delà du cercle polaire pour *Phasia (Alophora) obesa* F., ou dans les oasis sahariennes. Ils occupent aussi toutes les zones de végétation telles que les lisières de forêts de feuillus ou de résineux, les steppes, les landes, les prairies, les marais et tourbières, les abords des eaux courantes ou stagnantes, les dunes littorales et continentales, les haies, les friches, les vergers, vignes et cultures... (DUPUIS, 1963).

II — DIVERSITE DES MODES DE REPRODUCTION

La grande variabilité des modes de reproduction est une caractéristique de la famille des Tachinidae. L'originalité provient essentiellement de la façon dont les hôtes vont être contaminés, ce qui s'exprime à plusieurs niveaux anatomiques et éthologiques. Le type d'œuf, le mode de ponte, le comportement de la larve néonate et la structure de l'appareil génital femelle sont les éléments essentiels de ces adaptations variées.

A — LES DIFFÉRENTS MODES DE PONTE.

Schématiquement la ponte peut avoir lieu sur l'hôte, dans l'hôte, ou en dehors de celui-ci, dans le biotope qu'il fréquente (nourriture ou lieu de passage).

1 — Lors du dépôt de l'œuf sur l'hôte, plusieurs possibilités existent pour la femelle :

— soit entrer directement en contact (brièvement en général) avec celui-ci. Ainsi, les femelles possédant un ovipositeur plutôt court et massif, pondent à la surface du tégument de l'hôte. La larve d'*Hemileuca oliviae* Ckll. est attaquée seulement lorsqu'elle se déplace, par la femelle d'*Exorista larvarum* L. qui place son œuf sur la sole d'une fausse patte abdominale, au milieu de la couronne de crochets. *Siphona geniculata* De G. et *S. cristata* F. déposent leurs œufs dans la couronne stigmatique des larves de Tipules, seule région accessible chez cet hôte aquatique (AINSLIE, 1910 et ROUBAUD, 1906 dans CLAUSEN, 1962). Exceptionnellement, l'œuf peut être coincé dans le tégument grâce à un ovipositeur spécial découpant et soulevant deux petites languettes parallèles entre lesquelles est glissé l'œuf, c'est le cas de *Phorocera obscura* Fall. (HERTING, 1974). Les femelles disposant d'un ovipositeur plus ou moins modifié, plus allongé surtout, peuvent déposer leurs œufs entre deux sclérites (*Gymnosoma dolycoridis* les insère sous le scutellum des punaises ; DUPUIS, 1963), dans un repli tégumentaire ou même sous les ailes (*Degeeria* pond sous les élytres des Coléoptères Chrysomélinés).

— soit pondre à distance grâce à un long ovipositeur exsertile, tel est le cas pour les genres *Allomyia*, *Drino*, *Nemorilla*, *Phryxe* ou *Winthemia*.

— soit projeter un œuf pédicellé (possédant un dispositif d'accrochage ou non) à distance en direction des poils tégumentaires des chenilles (cas de *Carcelia*).

2 — Lors de la ponte dans l'hôte, l'œuf est introduit dans la cavité générale de l'hôte, parfois même à travers la paroi intestinale (*Aelia*, *Anetia*, *Blondelia*, *Compsilura*, *Vibrissina*...). Ce mode de ponte entraîne des modifications profondes des genitalia femelles et des derniers, voire des premiers segments abdominaux. Chez *Anetia* et *Compsilura*, qui attaquent en général des chenilles, le 6^e segment abdominal est transformé en un appareil perforant incurvé qui possède un sillon dans lequel glisse l'ovipositeur. *Chaetophleps setosa* Coq. qui parasite des Chrysomélidés, possède, en plus de la modification précédente concernant le 6^e segment abdominal, une expansion du 2^e segment recouverte de soies denses destinées à contenir l'hôte durant la perforation du tégument et l'oviposition (CLAUSEN, 1962). Certains Phasiinae, tel *Neocyptera auriceps*, qui perforent les membranes intersegmentaires des punaises, possèdent un 8^e urite falciforme, long et pointu, et une plage d'aiguillons courts à l'arrière du 2^e urite (DUPUIS, 1963). Un mode exceptionnel de ponte se rencontre chez *Pseudotachynomyia webberi* (Smith) dont l'œuf, qui possède un étranglement, est inséré incomplètement dans la chenille hôte et reste coincé par le tégument avec l'opercule et les aéropyles dépassant à l'extérieur (WOOD, 1972).

3 — Ponte en dehors de l'hôte. L'infestation a lieu de trois façons différentes : soit un comportement actif de recherche de la larve néonate (planidium nomade), soit un contact pseudo-aléatoire de la larve néonate avec l'hôte (planidium oscillateur), soit une ingestion de l'œuf microtype déposé sur la nourriture de l'hôte.

B — TYPES D'ŒUFS, DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE AU MOMENT DE LA PONTE ET MODES D'INFESTATION.

La femelle peut déposer des œufs non incubés, partiellement ou totalement incubés, et exceptionnellement des larves. Dans le cas d'oviparité stricte, l'œuf est fécondé au moment du passage dans le vagin, juste avant la ponte (type *Parasetigena*). Chez *Viviana*, l'œuf est déjà en grande partie embryonné au moment de la ponte. Chez les genres ovarivipares, la larve est prête à éclore au moment de la ponte. Il existe de nombreuses situations intermédiaires.

1 — *Genres ovipares*. Les œufs produits, qualifiés de macrotypes (leur taille varie de 0,4 × 0,23 mm à 1,0 × 0,6 mm), ont un chorion épais sur la face dorsale et plus mince sur la ventrale. Ils peuvent être classés en deux groupes selon le mode d'éclosion de la larve. Dans le cas des œufs déhiscent, la larve sort en soulevant un opercule préformé situé dans la partie antérieure et, sans quitter complètement le chorion, perce le tégument de l'hôte juste à côté de l'œuf pour pénétrer (exemples, *Phorocera*, *Winthemia*, *Ernestia*). Dans le cas des œufs indéhiscents, la larve perce le chorion de la face ventrale de l'œuf et aussitôt après le tégument de l'hôte sous-jacent, ne rentrant ainsi jamais en contact avec le milieu extérieur (exemples, *Hyperecteina*, *Meigenia*, *Cemyia*...). Exceptionnellement, la larve perce le chorion puis passe à l'extérieur pour pénétrer par un autre point (chez *Eubiomyia calosomae*).

2 — *Genres ovarivipares*. Les œufs sont pondus complètement embryonnés, la larve sortant dans les minutes qui suivent le dépôt.

a — *Cas de l'œuf pondu sur l'hôte*. Les œufs, de type membraneux (type *Phryxe*) dérivent du type précédent. Ils sont de forme plan convexe avec un chorion plus mince que pour l'œuf macrotype et possèdent une face

dorsale plus épaisse que la ventrale qui a aussi une structure différente. Leur taille varie de $0,4 \times 0,12$ mm à $0,85 \times 0,35$ mm. L'éclosion de la larve s'effectue comme celle des œufs macrotypes indéhiscent. Ce type se rencontre chez certains Goniini et Siphonini. Les œufs du type *Voria* ne dérivent pas de l'œuf macrotype, car les faces dorsale et ventrale ont la même structure ; à part cela il y a une grande similitude avec le type précédent. Ils se rencontrent chez les Voriini et Dufouriini. Quelques genres, tels *Macquartia* et *Palatochina*, pondent directement sur l'hôte des œufs qui donnent naissance à des planidia du type de celle d'*Echinomyia* (voir plus loin) et qui, grâce à leur mobilité, pourront néanmoins retrouver l'hôte s'ils sont exceptionnellement déposés à proximité de celui-ci.

b — *Cas de la ponte dans l'hôte.* Chez quelques genres, l'œuf est déposé à travers le tégument de l'hôte, souvent dans la cavité générale. Les larves sont parfois situées dans l'intestin, entre la paroi et la membrane péritrophique (exemple *Compsilura*).

c — *Cas de l'œuf, pondu en dehors de l'hôte, donnant une larve planidium.* De l'enveloppe mince de l'œuf sort une larve planidium (type *Echinomyia*) qui va chercher à atteindre l'hôte pour y pénétrer. Il existe plusieurs types de comportement des planidia.

— Chez le type oscillateur statique, la larve, munie d'une cuirasse de protection, reste au point de ponte, en général sur un végétal servant de nourriture à l'hôte. Ces planidia peuvent rester en attente plusieurs jours selon les conditions abiotiques (jusqu'à 11 pour *Ernestia rudis* Fall. placée à 15°C : GÖPERT, 1934 dans HERTING, 1960). On rencontre encore deux variantes selon la position d'attente adoptée par le planidium par rapport au substrat : verticale, la partie postérieure encore engagée dans le chorion replié et effectuant des mouvements pendulaires jusqu'à ce qu'un hôte potentiel passe à proximité sur lequel il s'accroche (exemple : *Ernestia*) ; ou bien horizontale (à plat), avec redressement lorsque le support est mis en mouvement (exemples : *Echinomyia*, *Archytas*).

— Chez le type oscillateur rampant, le planidium qui possède une cuirasse moins efficace que dans le cas précédent, peut se déplacer entre ses périodes oscillatoires (exemple *Digonichaeta*).

— Chez le type nomade, le planidium ne possède en général pas de cuirasse de protection (le tégument est de structure semblable à celui des larves normales) ; de ce fait, et bien que souvent situé dans des conditions abiotiques assez favorables, il doit assez rapidement rencontrer son hôte. Trois types de situations sont connues :

— les planidia parasitant des hôtes cachés dans le sol ou le bois en décomposition, en général des Coléoptères Melolonthidae ou Cerambycidae (exemple Dexiini). Ainsi *Dexia rustica* F. peut, dans des conditions favorables, atteindre un ver blanc jusqu'à 35 cm sous la surface du sol (WALKER, 1943 dans HERTING, 1960).

— les planidia parasitant des Lépidoptères foreurs des tiges de végétaux. L'œuf est déposé près de l'entrée de la galerie creusée par la chenille et la larve, qui éclôt aussitôt, va à la recherche de l'hôte (exemples : *Lydella*, *Lixophaga*, *Pseudoperichaeta*).

— enfin, il faut citer le cas particulier de *Carcelia*, dont le planidium effectue un déplacement très court, depuis l'œuf pédonculé souvent situé sur un poil, jusqu'au tégument proche de la chenille hôte.

d — *Cas de l'œuf microtype, pondu sur la nourriture de l'hôte.* Genres microovipares, type *Gonia*. Les œufs, de très petite taille (sub-sphériques ou ovales d'environ 0,1 à 0,4 mm), sont pondus entièrement embryonnés ou presque, sur les feuilles des végétaux dont se nourrit l'hôte et comportant des traces de celui-ci, ou sur les différents fragments de végétaux attaqués dans le cas de *Ceromasia*, parasitoïde des Forficules (PANTEL, 1910). Un chorion plus ou moins sclérifié leur permet à la fois de résister à un séjour de plusieurs semaines sur leur support (jusqu'à 30 jours chez *Zenillia pullata* Meig.) et même 75 jours chez *Gonia ornata* Meig. (ROHDENDORF, 1935 et SAKHAROV, 1929 dans HERTING, 1960) et à l'action mécanique des pièces buccales de l'hôte. En effet, si ces œufs sont ingérés, ils écloront dans la partie antérieure de l'intestin moyen sous l'action des enzymes digestives (CAMPARELLI, 1982), les mouvements de la larve pour l'éclosion étant favorisés par une baisse du taux d'oxygène dissous chez *Elodia morio* (Fall.) (KAHRER, 1984). La jeune larve migrera aussitôt dans la cavité générale en traversant la paroi intestinale, parfois jusque dans les ganglions nerveux (exemples : *Platimyia*, *Elodia*, *Eumea*, *Zenillia*) ou les glandes séricigènes, comme *Ctenophorocera pavidata* (BILIOTTI et DESMIER de CHENON, 1971). Ensuite, habituellement après sa première mue, la larve gagne la cavité générale. L'architecture du chorion d'*Euexorista futilis* (Osten Sacken) et de 20 autres espèces à œufs microtypes a été décrite par SALKELD (1980).

C — LES APPAREILS GÉNITAUX FEMELLES ET LEURS ADAPTATIONS SELON LE TYPE DE PONTE.

Il existe plusieurs types morphologiques en relation plus ou moins étroite avec le mode de ponte et le type d'œuf pondu. A partir d'un schéma de base assez classique, on peut distinguer plusieurs variantes qu'il est cependant assez difficile de séparer car presque tous les intermédiaires existent.

1 — *Type primitif.* L'organisation générale de l'appareil génital femelle peut être décrite à partir du type considéré comme le plus primitif et produisant l'œuf macrotype à chorion épais pour lequel il n'y a aucune incubation utérine (exemple : *Hyperecteina aldrichi* Mesnil = *Centeter cinerea* Ald.). Les différentes parties sont les suivantes : 2 ovaires à ovarioles de type méroïstique polytrophique, 2 oviductes débouchant dans un court oviducte commun, 3 spermathèques, comportant une capsule chitinisée, et qui débouchent par 3 canaux dans le vagin, 2 (parfois 1 seule) glandes accessoires (ou annexes), débouchant au même niveau que les canaux des spermathèques, le vagin souvent appelé utérus dans sa partie postérieure (distale) et l'ovipositeur formé par l'extrémité de l'abdomen (segments VI à XI), allongé en forme de tube plus ou moins développé et rétractable (HERTING, 1956).

Les autres caractéristiques plus spécifiques à ce type d'appareil peuvent être dégagées : nombre assez restreint d'ovarioles (une dizaine chez *H. aldrichi*, jusqu'à 30 chez *Exorista*) ; ovarioles pauciloculaires (4 à 6 chambres ovocytaires) ; utérus postérieur court et droit ne contenant habituellement qu'un œuf fécondé et servant uniquement de conduit d'évacuation (parfois il peut être très allongé et flexueux mais sans trachées développées comme on en rencontre chez les espèces incubant leurs œufs). La production journalière d'œufs est faible, mais peut durer assez longtemps.

2 — Adaptations particulières.

a — Chez les femelles pondant des œufs microtypes, il y a plusieurs adaptations : chaque ovaire comprend de très nombreux ovarioles ; une centaine chez *Zenillia*, jusqu'à 460 chez *Leschenaultia exul* Tnsd. (BESS, 1936 dans CLAUSEN, 1962). Les ovarioles sont multiloculaires (jusqu'à 14 chambres chez *Zenillia*) et plusieurs ovocytes mûrissent simultanément dans chaque ovariole. Les oviductes sont longs et minces et l'utérus postérieur, à paroi épaisse, très riche en trachées, est allongé et peut, après la descente des œufs, s'enfler jusqu'à remplir une grande partie de l'abdomen de la femelle. Les œufs sont stockés dans l'utérus sans arrangement particulier. Une femelle peut produire plusieurs milliers d'œufs.

b — Cas des femelles déposant des œufs donnant naissance à des planidia, sur le feuillage ou sur le sol. Après fécondation et descente des œufs, l'utérus devient très distendu, latéralement surtout, par les œufs alignés sur parfois jusqu'à 24 rangées chez *Echinomyodes*. Cet appareil permet le dépôt dans une courte période, d'une grande quantité d'œufs (plusieurs centaines) plus ou moins complètement embryonnés. L'ovaire a de nombreux ovarioles multiloculaires : 90 avec 8 chambres chez *Micropalpus comptus* et 140 avec 12 chambres chez *Echinomyia fera* (HAWLITZKY, 1969). Par contre *L. diatraeae* présente seulement 12 à 15 ovarioles par ovaire ; la fécondité totale varie de 100 à 200 œufs (GRENIER *et al.*, 1982).

c — Chez les femelles produisant un œuf pédicellé dans lequel l'embryon est complètement développé, l'ovaire a de nombreux ovarioles (30 à 40 avec 7-8 chambres ovocytaires chacun chez *Carcelia lucorum* Meig. (= *cheloniae* Rond.) et l'utérus est peu allongé, avec des trachées modérément développées (HAWLITZKY, 1969).

d — Chez les femelles produisant des œufs membraneux, comme *Phryxe caudata*, chaque ovaire contient 20 à 30 ovarioles avec 4-5 chambres. Une femelle peut ainsi produire de 200 à 300 œufs. L'accouplement, qui intervient peu après l'émergence, est nécessaire pour obtenir un passage normal des ovocytes des ovaires vers un utérus moyennement développé où les œufs sont stockés jusqu'à complète embryogenèse. Trois jours après, tous les œufs sont dans l'utérus et après 12 jours, ils sont complètement embryonnés (GRENIER, 1973).

e — Les femelles injectant leurs œufs ou leurs larves dans le corps de l'hôte possèdent, comme *Anetia nigripes* Fall. par exemple, 12 à 15 ovarioles et un utérus qui, après la descente des œufs, s'allonge démesurément, ressemblant ainsi à une lanière, et se dispose en plusieurs boucles ; les œufs sont disposés généralement par paires ou sur quelques rangées seulement. Le développement maximum de l'utérus est atteint chez *Latreillimyia bifasciata* F. avec une longueur de 110 mm (TOWNSEND dans CLAUSEN, 1962). Cet appareil permet l'embryogenèse complète des œufs, dont la maturité et en conséquence la ponte peuvent être échelonnées sur une très longue période ou seulement sur quelques jours comme chez *Compsilura concinnata* Meig. et *Ernestia ampelus* Walk. La fécondité de ces femelles est en général faible, de l'ordre d'une centaine d'œufs.

III — DEVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Le développement larvaire est la seule phase parasitaire du cycle chez les parasitoïdes. Il s'effectue en 3 stades endoparasitoïdes (type asticot acéphale) qui se différencient essentiellement par la taille et la forme de leurs armatures buccales et de leurs stigmates antérieurs et postérieurs. En ce qui concerne le système respiratoire, selon les stades, les larves possèdent des stigmates situés postérieurement et aussi antérieurement dans certains cas ; parfois les larves de stade I n'en possèdent aucun. La larve peut se localiser dans différents organes de l'hôte. Le plus souvent, après une phase de vagabondage suivant sa pénétration dans la cavité générale de l'hôte, la larve néonate se fixe à une trachée et s'entoure d'une gaine développée par l'hôte dans laquelle elle demeure jusqu'au dernier stade. La croissance, de type exponentiel, est extrêmement rapide : de 12 μg à l'éclosion, la larve de *L. diatraeae* atteint 33 mg en fin de développement larvaire, au bout de 7-9 jours ; cela représente un temps de doublement du poids de 0,7 jour seulement. Chez *P. caudata*, la larve passe de 6 μg à 60 mg, en une vingtaine de jours ce qui représente une multiplication du poids par un facteur 10 000. La durée des différents stades, la survie des larves ainsi que le nombre et le poids des pupes obtenues dépendent des espèces mais aussi de facteurs tels l'âge de l'hôte au moment de l'infestation (même à l'intérieur d'un stade), le sexe et le superparasitisme (GRENIER *et al.*, 1974 ; GRENIER, 1981 ; LILJESTHRÖM, 1990). De plus, il existe souvent un synchronisme rigoureux entre le développement du parasitoïde et celui de son hôte. Ainsi les mues, les migrations à l'intérieur du corps de l'hôte et les arrêts de développement des larves de Tachinaires peuvent être contrôlés par la physiologie de l'hôte, en particulier les équilibres hormonaux (SCHOONHOVEN, 1962 ; BARONIO et SEHNAL, 1980 ; RAMADHANE *et al.*, 1987, 1988). Le nombre de larves se développant dans un même hôte est en général faible (une à cinq), les Tachinidae étant plutôt solitaires, mais ce nombre atteint plusieurs dizaines pour certaines espèces parasitant de gros Scarabaeidae australiens ou des vers à soie.

La larve mûre quitte son hôte et se transforme en pupes après une phase de vagabondage de durée variable (quelques minutes à 1-2 jours), qui la conduira plus ou moins loin de la dépouille de sa victime. Le puparium, constitué du tégument de la larve de dernier stade, fournit par sa forme, ses structures et son ornementation, de bons critères de diagnose spécifique. Le développement pupal dure de une à quelques semaines selon la température et il existe souvent une nette protandrie. Les adultes ont une vie libre et le plus souvent sont floricoles. Selon les espèces leur durée de vie se situe en général entre une semaine et plusieurs mois. Les possibilités d'alimentation des imagos dans la nature conditionnent l'efficacité du contrôle biologique qu'ils pourront exercer (LEEPER, 1974).

IV — LES TACHINAIRES COMME AGENTS DE CONTROLE BIOLOGIQUE

L'objectif de la lutte biologique (en général dans le cadre d'un contrôle intégré) est de réduire et de maintenir la densité de la population d'un

ravageur en dessous d'un seuil de nuisibilité économique, en utilisant des organismes vivants. Les Tachinaires ont été souvent utilisés dans différentes parties du monde pour lutter contre de nombreux ravageurs (CLAUSEN, 1962 ; DE BACH, 1964 ; HUFFAKER, 1971 ; GRENIER, 1988).

Pour la réduction de la densité d'un ravageur, il est important de considérer la capacité individuelle d'attaque du parasitoïde (« area of discovery », VARLEY *et al.*, 1973) et la coïncidence spatio-temporelle entre les populations du parasite et de l'hôte, surtout lorsque ce dernier présente une distribution spatiale concentrée dans certaines aires. Ainsi, la sève libérée par les feuilles des arbres mangées par des chenilles du géométride *Operophtera brumata* (L.) attire le tachinaire *Cyzenis albicans* (Fall.) qui concentre ses œufs microtypes sur les feuilles endommagées. Le pourcentage de parasitisme (lorsque la chenille absorbe l'œuf du parasitoïde) est alors plus élevé quand la densité des chenilles est plus grande et quand la réduction de la surface foliaire est plus importante (HASSEL, 1968).

Le mâle de l'Hémiptère *Nezara viridula* (L.) produit une phéromone attirant les femelles vierges, mais aussi les femelles du Tachinaire *Trichopoda pennipes* (F.) qui attaquent l'hôte en lui collant ses œufs sur le tégument (MITCHELL et MAU, 1971 ; HARRIS et TODD, 1980). De même, *T. giacomellii* (Blanchard) semble répondre d'une manière similaire et est capable de se concentrer dans les aires où la densité des punaises est plus grande. Le pourcentage de parasitisme est une fonction croissante de la densité des hôtes et est aussi sensible à la proportion des différents stades de développement (LILJESTHRÖM, 1987).

La « spécificité » est un facteur très important qui dépend de la qualité de l'hôte (espèce, mais aussi stades de développement, sexe, âge, phénotype...) et de la densité des différents hôtes et parasitoïdes (MURDOCH, 1969 ; COCK, 1978).

Pour maintenir la population d'un ravageur à de faibles densités, il semble que la distribution de risque de parasitisme d'un hôte doit être dissymétrique (CHESSON et MURDOCH, 1986). L'évaluation du risque peut se faire par le nombre d'œufs ou de larves par hôte. Les causes de risque comprennent la densité des parasitoïdes autour d'un hôte et la préférence des différentes qualités d'hôtes (BAILEY *et al.*, 1962 ; HASSEL et MAY, 1973, 1974 ; MAY, 1978).

D'autres paramètres comme la survie et la fécondité des parasitoïdes sont très importants. Ainsi, en Grande Bretagne, le Tachinaire *C. albicans* est un facteur de mortalité du géométride *O. brumata* de relativement peu d'importance (VARLEY *et al.*, 1973) ; par contre, au Canada (où le Géométride a été accidentellement introduit), il est devenu le facteur de contrôle le plus important. Cette différence s'expliquerait par une mortalité des pupes dans le sol, plus importante en Grande Bretagne qu'au Canada (EMBREE, 1966 ; HASSELL, 1980).

Les stratégies de contrôle qui prennent en compte des lâchers inondatifs de parasitoïdes à des moments précis, comme par exemple la libération de *Lixophaga diatraeae* Town. pour le contrôle des foreurs de la canne à sucre (KNIPLING, 1972) nécessitent des élevages massifs. Mais les élevages de Tachinaires au laboratoire sont une tâche toujours très difficile à mener. Par exemple, l'accouplement peut requérir des conditions bien particulières (âge et nombre des partenaires, intensité de l'éclairage, taille des en-

ceintes...) (FINNEY et FISHER, 1964 ; SHAHAJAHAN, 1968 ; BILIOTTI et DESMIER de CHENON, 1971 ; GRENIER, 1986).

CONCLUSION

Les particularités biologiques de ce groupe et surtout la diversité des modes d'infestation sont un atout extraordinaire pour les Tachinaires qui peuvent ainsi atteindre des hôtes fréquentant des biotopes très variés et aux mœurs les plus diverses. Les Tachinidae à planidium de type oscillateur attaquent souvent des hôtes lucifuges tels les Noctuidae. Grâce à ce mode d'infestation, les femelles, bien que de mœurs diurnes peuvent atteindre des hôtes actifs la nuit, par planidia interposés. De même, certaines chenilles déprédatrices cachées au plus profond des tiges végétales, et de ce fait à l'abri de la plupart des traitements chimiques, pourront être atteintes par les espèces de Tachinaires possédant des planidia nomades. Il en est à peu près de même pour les larves de Coléoptères enfouies dans le sol.

Il y a donc là un potentiel biotique que la lutte biologique devrait exploiter au mieux. Ces particularités éthologiques et écologiques ne sont en effet pas seulement des curiosités scientifiques, mais elles sont une réalité quotidienne, surtout dans les biotopes naturels. La pyrale du maïs, les foreurs de la canne à sucre et bien d'autres insectes indésirables ont des ennemis capables de les toucher mortellement et « proprement » au fond de leur repaire.

Si la protection de l'environnement et de la santé humaine l'emporte un jour sur toutes les considérations économique-financières à courte vue, ces connaissances devront être actualisées et mises en application.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNAUD P. H. jr., 1978. — A host-parasite catalog of North american Tachinidae (Diptera). *U.S.D.A., Misc. Publ. (U.S.A.)*, 1319 : 1-860.
- ASKEW R. R., 1971. — *Parasitic insects*. Heinemann, London C.F.R. Woodward, 316 pp.
- BARONIO P. et SEHNAL F., 1980. — Dependence of the parasitoid *Gonia cinerascens* on the Hormones of its Lepidopterous hosts. *J. Insect Physiol.*, 26, 579-584.
- BAILEY V. A., NICHOLSON A. J. et WILLIAMS E. J., 1962. — Interaction between hosts and parasites when some host individuals are more difficult to find than others. *J. Theor. Biol.*, 3 : 1-18.
- BILIOTTI E., 1956. — Eléments de la spécificité parasitaire chez les Tachinaires. *Proceed. 10th intern. congress Ent.*, 4 : 751-757.
- BILIOTTI E. et DESMIER DE CHENON R., 1971. — Le parasitisme de *Pales pavida* Meig. (Dipt. Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. (Lep. Galleriidae). Mise au point d'un élevage permanent au laboratoire. *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, 3 : 361-371.
- BLANCHARD E. et DE SANTIS L., 1975. — Primera lista anotada de oestromuscarios entomofagos argentinos. *Rev. Invest. Agr. I.N.T.A. Serie 5, Patologia Vegetal*, 12 : 7-76.
- CAMPADELLI G., 1982. — Sui limiti della capacità parassitaria di *Gonia cinerascens* Rond. (Dipt. Tachinidae), *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna*, 36 : 83-90.
- CHESSON P. L. et MURDOCH W. W., 1986. — Relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.*, 127 : 696-715.
- CLAUSEN C. P., 1962. — *Entomophagous Insects*. Hafner Publishing Compagny, New-York : 1-688.
- COCK M., 1978. — The assessment of preference. *J. Anim. Ecol.*, 47 : 805-816.
- D'AGUILAR J., 1957. — Révision des Voriini de l'Ancien Monde (Dipt. Tachinidae). *Ann. Epiphyties*, 3 : 235-270.

- DE BACH P., 1964. — Biological control of insects pests and weeds. Ed. by P. De Bach, Chapman and Hill Ltd., London, 844 pp.
- DUPUIS C., 1963. — Essai monographique sur les Phasiinae (Diptères Tachinaires) parasites d'Hétéroptères. *Thèse doctorat, Paris*, n° 4642, 461 pp.
- EMBREE D. G., 1966. — The role of introduced parasites in the control of the winter moth in Nova Scotia. *Can. Entomol.*, 98 : 1159-1168.
- FINNEY G. et FISHER T., 1964. — Culture of entomophagous insects and their hosts. In P. De Bach (ed.) *Biological control of insect pests and weeds*. Reinhold, N. York : 328-335.
- 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 (3) : 379-384.
- 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 melonella*. *Ent. exp. appl.*, 29 (1) : 69-75.
- GRENIER S., 1986. — Biologie et physiologie des relations hôtes parasitoïdes chez les Tachinaires (Diptera, Tachinidae) d'intérêt agronomique. Développement en milieux artificiels. Lutte biologique. *Thèse Doctorat Etat ès Sciences, Lyon*, n° IDE 8604 : 1-156 + 61 Illus.
- GRENIER S., 1988. — Applied biological control with Tachinid flies (Diptera, Tachinidae) : a review. *Anz. Schädlingk. Pflanzen- Umweltschutz*, 61 : 49-56.
- GRENIER S., BARTHELEMY S. et BONNOT G., 1982. — Dynamique de la maturation des œufs chez le parasitoïde *Lixophaga diatraeae* (Diptera, Tachinidae) élevé dans un hôte de substitution *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae). *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 22 (3) : 523-535.
- GRENIER S., DELOBEL B. et BONNOT G., 1974. — Développement et croissance pondérale de *Phryxe caudata* Rond. (Diptera, Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). Influence de l'âge de l'hôte. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 6 (1) : 61-79.
- GUIMARAES J., 1971. — *Family Tachinidae. A catalogue of the Diptera of the Americas, south of the United States*, Museu de Zoologia, Universidade de Sao Paulo, 104 : 133 pp.
- GUIMARAES J., 1977. — *Host-parasite and parasite-host catalogue of south American Tachinidae (Diptera)*, Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo, 28 : 131 pp.
- HARRIS V. et TODD J., 1980. — Male mediated aggregation of males, females and fifth instar southern green stink bug, and concomitant attraction of a tachinid parasite : *Trichopoda pennipes*. *Entomol. Exp. Appl.*, 27 : 117-126.
- HASSELL M. P., 1968. — The behavioural response of a tachinid fly *Cyzenis albicans* (Fall.) (Tachinidae) and *Operophtera brumata* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 37 : 627-639.
- HASSELL M. P., 1980. — Foraging strategies, population models and biological control : a case study. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 603-628.
- HASSELL M. P. et MAY R. M., 1973. — Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.*, 42 : 693-736.
- HASSELL M. P. et MAY R. M., 1974. — Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.*, 43 : 567-594.
- HAWLIZKY N., 1969. — Modes de reproduction, évolution embryonnaire chez les Tachinaires. *Rev. Zool. agri. Path. végét.*, 7-9 : 93-106.
- HERTING B., 1956. — Das weibliche Postabdomen der capypraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 45 : 429-461.
- HERTING B., 1960. — *Biologie der westpalaäarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae)*. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 188 pp.
- HERTING B., 1974. — *Les Tachinaires in Les organismes auxiliaires en vergers de pommiers*. O.I.L.B., S.R.O.P., 3 : 171-185.
- HERTING B., 1984. — Catalogue of Palearctic Tachinidae (Diptera). *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser A*, 369 : 1-228.
- HUFFAKER C. B., 1971. — *Biological control*. Plenum press. New York-London.
- KAHRER A. von, 1984. — Das Schlüpfen der Larven von *Elodia morio* (Fall.) (Tachinidae, Diptera) aus ihren mikrotypen Eiern im Darm der Wirtsraupen und unter künstlichen Bedingungen. *Z. angew. Entomol.*, 97 : 95-101.
- KNIPLING E. F., 1972. — Simulated population models to appraise the potential for suppressing sugarcane borer populations by strategic releases of the parasitoid *Lixophaga diatraeae*. *Env. Ent.*, 1 : 1-6.
- LEPPER J. R., 1974. — Adult feeding behavior of *Lixophaga sphenophori*, a tachinid parasite of the New Guinea sugarcane weevil. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 21 : 403-412.

- LILJESTHRÖM G. G., 1980. — Nota sobre *Trichopoda giacomellii* (Blanchard 1966) (Diptera ; Tachinidae). *Neotropica*, 26 : 233-236.
- LILJESTHRÖM G. G., 1987. — Respuestas de *Trichopoda giacomellii* (Blanchard 1966) (Diptera ; Tachinidae) a variaciones de densidad de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera ; Pentatomidae). *Rev. Soc. Ent. Argentina*, 44 : 161-167.
- LILJESTHRÖM G. G., 1990. — Parasitismo reiterado y efectos en la descendencia de *Trichopoda giacomellii* (Diptera ; Tachinidae). *Rev. Soc. Arg. Ecol.*, in press.
- MAY R. M., 1978. — Host-parasitoid systems in patchy environments : a phenomenological model. *J. Anim. Ecol.*, 47 : 833-843.
- MITCHELL W. et MAU R., 1971. — Response of the female southern green stink bug and its parasite, *Trichopoda pennipes* to male stink bug pheromones. *J. Econ. Ent.*, 64 : 856-859.
- MURDOCH W. W., 1969. — Switching in general predators : experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Mon.*, 39 : 335-354.
- PANTEL J., 1910. — Recherches sur les Diptères à larves entomobies. — I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. *La Cellule*, 26 : 27-216.
- RAMADHANE A., GRENIER S. et PLANTEVIN G., 1987. — Physiological interactions and development synchronizations between non-diapausing *Ostrinia nubilalis* larvae and the Tachinid parasitoid *Pseudoperichaeta nigrolineata*. *Ent. exp. appl.*, 45 (2) : 157-165.
- RAMADHANE A., GRENIER S. et PLANTEVIN G., 1988. — Photoperiod, temperature and ecdysteroid influences on physiological interactions between diapausing *Ostrinia nubilalis* larvae and the Tachinid parasitoid *Pseudoperichaeta nigrolineata*. *Ent. exp. appl.*, 48 (3) : 275-282.
- SALKELD E. H., 1980. — Microtype eggs of some Tachinidae (Diptera). *Can. Ent.*, 112 : 51-83.
- SCHOONHOVEN L. M., 1962. — Diapause and the physiology of the host-parasite synchronization in *Bupalus piniarius* L. (Geometridae) and *Eucarcelia rutilla* Vill. (Tachinidae). *Arch. Neerl. Zool.*, 15, 111-174.
- SHAHAJAHAN M., 1968. — Superparasitization of the southern green stink bug by the Tachinid parasite, *Trichopoda pennipes pilipes* and its effect on the host and parasite survival. *J. Econ. Entomol.*, 61 : 1088-1091.
- STONE A., 1980. — History of Nearctic Dipterology. In *Flies of the Nearctic region*, Griffiths G.C.D. (Ed.), Stuttgart, 1 : 1-62.
- TOWNSEND C. H. T., 1934-1944. — *Manual of Myiology*, 15 parts. Sao Paulo.
- VARLEY G. C., GRADWELL G. R. et HASSELL M. P., 1973. — *Insect population ecology*. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- VINCENT L. C., 1985. — The first record of a Tachinid fly as an internal parasitoid of a spider (Diptera : Tachinidae ; Araneae : Anthrodiaetidae). *Pan-Pac. Entomol.*, 61 : 224-225.
- WOOD D. M., 1972. — A revision of the new world Exoristini (Diptera : Tachinidae). I — *Proceras* subgenus *Pseudotachinomyia*. *Can. Ent.*, 104 : 471-503