45

ROYAUME DU MAROC

AL AWAMIA

REVUE DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE MAROCAINE

Direction de la Recherche Agronomique

— RABAT —

Octobre 1972

ROYAUME DU MAROC

AL AWAMIA

REVUE DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE MAROCAINE

Direction de la Recherche Agronomique

— RABAT —

Octobre 1972

DEVELOPPEMENT NYMPHAL ET IMAGINAL DES OVAIRES, COMPORTEMENT DE PONTE SEX-RATIO ET DETERMINISME DU SEXE CHEZ *APHYTIS (HYMENOPTERA - APHELINIDAE)* PARASITE ECTOPHAGE DES COCHENILLES *DIASPIDIDAE (HOMOPTERA)* *

SRDIC ZIVKO **

* Thèse présentée à la Faculté de Sciences de l'Université de Paris VI, le 17 octobre 1972.

** Ecole Nationale d'Agriculture, Meknès, Maroc.

Al Awamia 45, pp. 1-92, octobre 1972.

PLAN DETAILLE

INTRODUCTION 7

I. MATERIEL ET TECHNIQUES 8

A. *Espèces d'Aphytis étudiées* 8

B. *Diaspines-hotes* 9

1. Diaspines prélevées en plein champ 9
2. Elevage de Diaspines 9

C. *Techniques d'études* 10

II. RAPPELS ET OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DU GENRE APHYTIS 11

A. *Nutrition des Imagos* 12

1. Alimentation aux dépens de l'espèce hôte 12
2. Alimentation par des solutions sucrées 14
3. Influence de l'alimentation sur la longévité imaginale 14

B *Reproduction* 15

1. Accouplement 15
2. Œuf et développement post-embryonnaire 16

III. ETUDE ANATOMIQUE 22

A. *Tube digestif* 23

1. Larve 23
2. Nymphe et Imago 27

B. *Les gonades et leurs glandes annexes* 29

1. Organes reproducteurs du mâle 29
2. Organes reproducteurs de la femelle 31
   a) Ovaires 31
   b) Spermathèque 33
   c) Les glandes accessoires (Coléthériques) 38
   d) Glande à venin 39

IV. DEVELOPPEMENT DES OVAIRES ET DES GLANDES ANNEXES CHEZ LA NYMPHE ET CHEZ L'IMAGO 41

A. *Les ovaires* 41

1. Les ovaires chez la larve et la nymphe 41
2. Ovaire de l'Imago 43
   a) Ovaires de l'Imago issu d'une larve privée de nourriture à la fin de son développement 47

B. *Les glandes annexes* 48
1. Les glandes accessoires et la spermathèque 48
2. Glande à venin 52

V. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION 52
A. *Comportement de ponte* 52
1. Choix de l'hôte 53
a) Espèces hôtes 53
b) Stade évolutif de l'hôte 54
c) Etat sanitaire de l'hôte 56
d) Parasitisme antérieur de l'hôte 57
e) Sexe de l'hôte 57
2. Oviposition 58
3. Conséquence de la ponte sur l'hôte 60
B. *Sex-ratio et déterminisme du sexe* 61
1. Matériel et technique 61
2. Observations en milieu naturel 62
3. Observations en conditions expérimentales 63
4. Expériences de transfert du parasite 65
a) Expériences avec *Aspidiotus hederae* 66
b) Expériences sur *Diaspis echinocacti* 68
5. Déterminisme du sexe 72
a) Cas d'un œuf par hôte 73
b) Cas de deux œufs et plus par hôte 78
CONCLUSIONS GENERALES 81

AVANT-PROPOS

Ce travail a été conduit entièrement au Maroc, à l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès, dont je me plais à remercier en tout premier lieu le Directeur, Monsieur Driss OUAZZANI, lequel n'a pas ménagé ses efforts pour m'apporter les meilleures conditions de travail.

Le thème de cette thèse s'insère dans un programme de recherches de la Direction de la Recherche Agronomique et Monsieur H. FARAJ, son Directeur, a tout fait pour qu'une collaboration fructueuse s'instaure avec ses services, qu'il reçoive l'assurance de ma sincère gratitude.

Sans l'impulsion et les nombreux conseils que Monsieur Paul PESSON, Professeur à l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon est venu à plusieurs reprises m'apporter, ce travail n'aurait jamais pu être mené à bien. Je lui adresse mes plus sincères remerciements, pour son dévouement et pour la façon dont il a su si efficacement m'encourager.

Monsieur Bernard POSSOMPES a bien voulu me faire l'honneur de présider le jury. J'y suis d'autant plus sensible que je garde de son enseignement au D.E.A. d'entomologie approfondie de la Faculté des Sciences de Paris un excellent souvenir. Qu'il accepte que je lui exprime ici toute ma gratitude.

Je ne peux pas ne pas évoquer l'ensemble des Professeurs qui participaient alors à cet enseignement, et je tiens à leur adresser mes chaleureux remerciements.

Dadame RACCAUD et Monsieur Emile BILIOTTI seront mes examinateurs ; ils ont accepté cette tâche, je les en remercie très vivement.

Je tiens beaucoup à exprimer ma très cordiale gratitude à mes amis qui m'ont considérablement aidé, qui pour des traductions d'articles en langues étrangères, qui pour la mise en forme du texte définitif :

Mademoiselle Marie-Claire VEZON, assistante à la Chaire de Zoologie à l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès ; Messieurs Alain FRAVAL et René RIEUX de l'Institut Agronomique Hassan II à Rabat ;

Messieurs Ahmed ABOUYOUB et Dou-el-Makane LOUDIYI-WALALI de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès, Monsieur Michel ROYER, de l'Ecole d'Horticulture de Meknès.

Un film est en cours de réalisation, illustrant certains aspects de ce travail. Monsieur VIOLET a bien voulu me faire bénéficier de son très grand talent dans le domaine de la cinématographie scientifique ; qu'il reçoive mes très chaleureux remerciements.

Ma gratitude va également à Monsieur Gérard EUVERTE de l'Insetarium de la D.R.A. à Rabat, qui m'a fourni du matériel vivant.

Le personnel du Laboratoire de la Chaire de Zoologie de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès a toujours fait preuve d'un grand dévouement ; j'adresse à tous un grand merçi et me permets de remercier particulièrement Mademoiselle Fatima BOUKILI et Madame Latifa FADLI pour le soin avec lequel elles ont assuré la tâche ardue de dactylographier mes manuscrits.

Enfin je ne peux manquer d'exprimer ma reconnaissance émue à mon épouse M'ra pour sa patience, les encouragements qu'elle m'a constamment prodigués, l'aide qu'elle m'apporte souvent pour la réalisation des montages histologiques, et dont la présence à mes côtés me fut si précieuse.

INTRODUCTION

La première description d'une espèce d'*Aphytis* remonte à 1870 avec *Aphytis mytilaspidis* LE BARON, parasite de *Lepidosaphes ulmi.* Le genre *Aphytis* fut créé par HOWARD (1900) mais il resta longtemps confondu avec le genre *Aphelinus.*

C'est COMPÈRE (1955) qui opéra la distinction entre les deux genres, le même auteur entreprit l'inventaire des espèces d'*Aphytis* existant dans le monde et en dénombra vingt-six.

Actuellement, on connaît 38 espèces d'*Aphytis* dont : 12 en zone paléartique, 6 en Amérique du Nord, 10 en Amérique du Sud, 6 en Afrique, 10 en Asie et 5 en Australie, certaines espèces se retrouvant dans plusieurs continents (FERRIÈRE, 1965).

Le genre *Aphytis* présente un grand intérêt économique en tant que facteur de réduction des populations de Diaspines nuisibles. Son utilisation, notamment par introduction d'espèces spécifiques a déjà permis d'enregistrer de remarquables résultats.

Au Maroc, les observations sur la biologie et l'écologie d'*Aonidiella aurantii* effectuées dans le cadre d'un programme de la F.A.O. par DELUCCHI (1965) déterminèrent les possibilités d'une lutte biologique contre ce ravageur ; l'étude révéla l'existence au Maroc de deux espèces parasites du Pou de Californie : *Aphytis chrysomphali* MECET et *Aspidiotiphagus lonsburyi* BERLÈSE et PAOLI (*Hym. Aphelinidae*). Ce parasitisme se trouvant néanmoins insuffisant pour réduire la population d'*Aonidiella aurantii,* BENASSY et EUVERTE (1965) introduisirent *A. melinus* DEBACH et *A. Lingnanensis* COMPÈRE, provenant de Californie.

Une première unité de production d'*Aphytis* fut créée à Rabat, puis une deuxième à Mechra-Bel-Ksiri. Il s'est avéré qu'*A. lingnanensis* s'adapte fort mal aux conditions climatiques marocaines et, actuellement, les deux insectariums ne produisent qu'*A. melinus.*

La complexité des problèmes biologiques soulevés par l'utilisation des espèces implantées au Maroc ou récemment introduites, a montré la nécessité d'entreprendre une étude fondamentale de la biologie, de l'écologie et de la systématique du genre *Aphytis* au Maroc.

C'est dans cette perspective qu'avec la collaboration de la Direction de la Recherche Agronomique et de la Direction de l'Ecole Nationale d'Agriculture nous avons entrepris ce travail.

La présente étude porte sur certains aspects de la biologie de la reproduction des *Aphytis* (comportement de ponte, sex-ratio et déterminisme du sexe) et sur l'anatomie des principaux organes internes de ceux-ci (appareil génital mâle et femelle, glandes annexes et tube digestif) en vue d'apporter d'utiles compléments aux connaissances actuelles sur les *Chalcidoidea*.

Après avoir décrit les *matériels et techniques* utilisés pour cette étude, nous donnons, à la suite de quelques rappels tirés de la littérature, compte-rendu des observations que nous avons faites sur *l'alimentation et la prise de nourriture,* sur l'*accouplement ;* suit la description de l'*œuf* et du développement post-embryonnaire d'*Aphytis*.

L'étude anatomique porte sur le tube digestif ainsi que sur les *gonades et leurs glandes annexes chez la femelle*, accessoirement chez le mâle. Le chapitre suivant aura pour objet la description du *développement des ovaires* et *glandes annexes* chez la nymphe et chez l'imago.

Nous exposons sous le thème « *Biologie de la reproduction* », le *comportement de ponte* (choix de l'hôte, oviposition, conséquence de la ponte sur l'hôte) puis une *étude du sex-ratio et du déterminisme du sexe* dans la nature d'une part, chez des populations expérimentales d'autre part, avec également changement d'hôte.

1. Matériels et techniques

A. Espèces d'Aphytis étudiées

Pour parfaire nos connaissances de la biologie et de l'anatomie du genre *Aphytis,* nous avons été amené à étudier plusieurs espèces d'*Aphytis* dont l'identification demeure entachée d'incertitude.

La plupart de nos observations ont été effectuées sur deux espèces : *A. melinus* DE BACCH et *A. lingnanensis* COMPÈRE provenant de l'insectarium de Rabat ou bien, parfois, prélevées en plein champ.

D'autres observations, cependant, se rapportent à une espèce autochtone *Aphytis chrysomphali* MERCET signalée par SMIRNOFF (1952 et 1956).

B. Diaspines - hôtes

1. Diaspines prélevées en plein champ

Pour les études de rapport numérique des sexes dans la nature, nous avons prélevé les différentes espèces d'*Aphytis* sur quatre Diaspines :

— *Aonidiella aurantii* MASKELL, sur rameaux, feuilles ou fruits d'agrumes (oranges, mandarines, pomélos) dans la rég'on de Sidi-Slimane.

— *Aspidiotus hederae* VAL, sur feuilles de Troène (*Ligustrum vulgaris*), de Mimosa (*Acaria retiroïdes*) et de Laurier rose (*Nerium oleander*).

— *Chrysomphalus dictyospermi* MORG, sur feuilles d'Avocatier (*Persia gratissima*) et de Bigarad'er (*Citrus aurantium*).

— *Diaspis echinocacti* BOUCHE, sur Figuier de Barbarie (*Opuntia Ficus indicae*) ainsi que sur plusieurs *Opuntia supp.* d'ornement.

2. Elevage de Diaspines

Dans la salle d'élevage non climatisée dont nous disposions, des conditions climatiques relativement stables ont pu être maintenues durant toute l'année avec une température de 26°C ± 2 et une humidité relative de 62 % ± 7.

L'élevage des espèces suivantes a ainsi pu être conduit :

— *Aspidiotus hederae* principalement sur Pomme de Terre mais aussi sur Courge (*Cucurbita moschata*) et sur Pastèque fourragère (*Citrullus vulgaris*) provenant de Rabat ou de Mechra-Bel-Ksiri.

— *Aonidiella aurantii* sur Pomme de Terre et plus rarement sur fruits d'Agrumes.

— *Diaspis echinocacti* sur des raquettes et Figuier de Barbarie inerme.

L'infestation des plantes-hôtes a été réalisée par contact.

Difficultés rencontrées : la conduite d'un élevage continu de Diaspines a posé des problèmes dus tant à la conservation des plantes-hôtes utilisées qu'à l'action d'Arthropodes phytophages ou entomophages.

Une décomposition rapide du substrat végétal n'a pû être que dif-

ficilement enrayée dans le cas des citrons, des oranges et des jeunes raquettes de Figuier de Barbarie.

La présence d'Acariens ou d'insectes phytophages ou prédateurs, ainsi que la concurrence avec d'autres parasites de Diaspines se sont révélées souvent néfastes Citons : Insectes phytophages : *Agrostis pronuba* (*Lepidoptera Noctuidae* [1], *Phthorimaea operculella* (*Lep. Tineoidea*).

Les chenilles de ces deux espèces creusent des galeries dans la Pomme de Terre, provoquant la dessication de l'épiderme du tubercule et par voie de conséquence, la déshydratation des cochenilles hébergées.

— Insectes entomophages *Aspidiotiphagus sp.* (*Hym. Aphelinidae*). A plusieurs reprises, ce Chalcidien endoparasite des Diaspines s'est manifesté dans notre élevage.

— Acariens phytophages et prédateurs ; ce sont des Acariens carnivores qui ont le plus perturbé notre élevage en attaquant les stades immobiles d'*Aphytis* (œuf, larve, nymphe).

Nous avons pu également observer, plusieurs fois l'attaque d'imagos d'*Aphytis par un Acarien.* Quand un *Aphytis* passe à proximité de ce prédateur, celui-ci s'accroche brusquement au Chalcidien lequel le transporte ensuite un long moment. L'Acarien ne semble pas se nourrir de l'*Aphytis* vivant mais paraît attendre pour s'alimenter que sa proie, épuisée, s'immobilise.

L'identité exacte de cet Acarien nous reste inconnus mais il est morphologiquement différent de *Pyemotes* (*Pediculoides*) *lerfsi* OUDEMANS observé par TRABOULSI (1968).

Notons que les insectes détritiphages, les Psocoptères malgré de très fortes pullulations momentanées, se sont montrées inoffensifs.

C. Techniques d'études

Les observations anatomiques ont été faites sur des montages « in toto ».

La petitesse des *Aphytis* nous a contraint à opérer une dissection par extraction des gonades, pratiquée en tirant l'oviscapte de l'insecte maintenu par le thorax. Une telle manipulation toujours hasardeuse nous a obligé à disséquer un nombre considérable d'individus pour obtenir dans leur intégrité les organes dont l'observation entrait dans le cadre de ce travail.

---

(1) Détermination Ch. RUNGS.

La dissection est effectuée dans le liquide physiologique ; elle est suivie d'un essorage ; puis on fait adhérer les pièces à une lame par une goutte de fixateur. Les pièces sont fixées — soit au Bouin Alcoolique (pendant 3 jours) — soit au Carnoy, pendant environ 6 heures. Elles sont ensuite colorées selon la technique nucléaire de FEULGEN.

Les parties ectodermiques de l'appareil génital et les spermatozoïdes ont été mis en évidenc par utilisation du Noir chlorozol, selon la technique de CARAYON (1969).

En vue des études histologiques, la fixation des larves, nymphes et imagos dans leur totalité a été réalisée au Bouin Alcoolique ou au Carnoy.

Pour faciliter la pénétration du Fixateur à l'intérieur des larves et des nymphes, l'insecte a parfois été décapité.

Les dimensions réduites des *Aphytis* nous ont amené à pratiquer l'inclusion mixte gélose-paraffine. L'épaisseur des coupes obtenues au microtome a été de l'ordre de 5 à 6 microns.

Pour les études topographiques, nous avons utilisé la technique de PATAY (1934) (Hemalun, Ponceau de Xylidine, Vert Lumière), et aussi l'Hématoxyline Ferrique et la coloration Azan de HEIDENHAIN.

La mise en évidence des nucléoprotéines a été faite après fixation au Carnoy, par la réaction nucléale de FEULGEN et ROSSENBECK et la coloration au vert de Méthyle Pyronine (UNNA).

De précieuses données nous ont été fournies par l'observation directe au microscope, équipé pour le contraste de phase et le fond noir, d'organes disséqués dans le liquide de RINGER.

Les stades immatures (larves, nymphes au yeux incolores, nymphes aux yeux jaunes, nymphes aux yeux rouges) se prêtent bien à la coupe au microtome.

Par contre, la coupe des stades plus avancés (nymphe aux yeux verts et imago) a donné des rubans rayés, parfois même déchirés, au niveau de l'oviscapte, de la spermathèque ou des mandibules.

Pour pallier ces inconvénients, nous avons tenté d'inclure les organes disséqués mais l'inclusion de ces pièces minuscules n'a donné que de médiocres résultats.

II. Rappels et observations sur la biologie du genre Aphytis

La plupart des *Aphelinidae sont des endoparasites ;* seuls sont

ectoparasites les genres *Eretomocerus* (parasite des *Aleyrodoidea*) et *Aphytis* (parasite des *Coccoidea - Diaspididae*) FERRIÈRE (1965).

Le genre *Aphytis* présente de petites espèces, de couleur jaune citron, toutes parasites de Diaspines. La taille des imagos est comprise entre 0,6 mm et 1,5 mm et varie donc considérablement.

Quatre facteurs principaux sont à prendre en considération dans l'observation des variations de la taille :

— *le sexe du parasite :* généralement, les femelles sont de plus grande taille que les mâles.

— *le sexe de l'hôte :* les individus issus d'une cochenille mâle sont plus petits que ceux provenant d'une Cochenille femelle.

— *le nombre des larves d'Aphytis par hôte :* si la Cochenille nourrit plusieurs parasites, leur taille est réduite quel que soit leur sexe. Les individus sont excessivement petits quand la cochenille héberge plus de 4 à 5 larves.

— *l'état physiologique de l'hôte :* une nutrition défectueuse de la larve d'*Aphytis,* vivant par exemple aux dépens d'une cochenille malade, provoque sa nymphose précoce. Sa taille imaginale sera alors nettement inférieure à la normale.

Mises à part les différences de taille précitées, le dimorphisme sexuel est surtout caractérisé par la présence d'un oviscapte chez la femelle. L'observation de cet organe sera le seul critère que nous retiendrons pour la détermination du sexe lors de l'établissement du sex-ratio.

Le sexe a une influence primordiale pour la longévité imaginale. Parmi des individus vivant dans des conditions optimales, la femelle vivra en moyenne 15 jours alors que la durée de vie du mâle sera de 2 à 3 jours.

SEKKAT (1972) a observé en élevage, chez les couples, une longévité supérieure à celle des individus élevés en ségrégation sexuelle. La femelle, en l'absence du mâle, ne vit que 8 à 10 jours alors que sa longévité dépasse 15 jours en sa présence. Le mâle, cependant, ne voit sa longévité accrue que d'une journée quand il cohabite avec une femelle.

A. Nutrition des imagos

1. Alimentation aux dépens de l'espèce hôte

Une femelle est sexuellement mûre dès son émergence, mais généralement elle s'alimente avant l'accouplement et la ponte.

La femelle se nourrit en partie aux dépens d'individus de l'espèce hôte. Cette prise alimentaire a été observée par plusieurs auteurs chez les Hyménoptères parasites.

Les femelles du genre *Aphelinus* se nourrissent du liquide qui sort de la plaie produite par l'oviscapte (FERRIÈRE 1965). *Asaphes vulgaris,* lui aussi parasite d'*Aphydidae,* perfore de la même façon les téguments de son hôte avec sa tarière pour se nourrir par succion (BROUSSAL, 1966).

Chez les *Pimplinae* (AUBERT, 1959) la femelle se nourrit de la chrysalide dans laquelle elle vient de pondre.

Eurytoma appendigaster (SWED NIKOLSKAYA, 1952) parasite d'*Apanteles* (*Bracanidae*), réalise un tube de succion avec son oviscapte.

D'après FERRIÈRE (1965), la femelle d'*Aphytis* pique la Cochenille avec son oviscapte et émet également un tube par lequel elle absorbe l'hémolymphe de l'hôte.

Le tube de succion semble être formé par une secrétion des glandes accessoires de l'appareil génital femelle. Cette secrétion liquide se solidifie au contact de l'air et donne un manchon d'un diamètre égal à celui de l'oviscapte.

Nous avons observé des femelles effectuant des piqûres nutricielles. Pour ce faire, la femelle choisit les stades de l'hôte qu'elle dédaigne pour sa ponte : larve I fixée et jeune larve II de la Cochenille femelle ainsi que tous les stades de la Cochenille mâle.

Elle enfonce son oviscapte à travers le bouclier généralement mince et facile à perforer ; puis, par des mouvements rotatifs en tous sens, elle agrandit le trou de piqûre. Ensuite, d'un mouvement très lent, entrecoupé de pauses, elle retire son oviscapte. Il est probable qu'elle éjecte alors le contenu de ses glandes accessoires.

Après avoir retiré du bouclier presque tout son oviscapte, elle l'enfonce à nouveau jusqu'à la base. C'est vraisemblablement à ce moment qu'elle façonne avec la masse encore malléable qu'elle a secrétée, un tube qui fait communiquer l'hémocoèle de la Cochenille avec l'extérieur.

La femelle d'*Aphytis* retire enfin son oviscapte assez rapidement. Avec ses antennes, elle palpe le bouclier de la Cochenille pour retrouver l'orifice de la piqûre sur lequel elle applique ses pièces buccales. Le repas, proprement dit, peut durer de 3 à 10 minutes.

Quand la femelle ne retrouve pas le trou, il lui arrive d'effectuer immédiatement une nouvelle piqûre.

Si on soulève le bouclier d'une Cochenille « nourricière », le corps de celle-ci reste attaché au bouclier au niveau de la piqûre.

Les jeunes stades de la Cochenille femelle et tous les stades de la Cochenille mâle, après avoir été piqués, sont fortement aplatis et, probablement, incapables de se développer normalement, ceci d'autant plus qu'une Cochenille peut servir à la nutrition de plusieurs femelles d'*Aphytis*.

La femelle d'*Aphytis* réalise plus rarement une piqûre nutricielle chez une Cochenille femelle adulte. Dans ce cas, l'inconvénient est minime pour la Cochenille, sauf si elle a subi des piqûres vraiment très nombreuses.

Si l'*Aphytis* rencontre une Cochenille blessée, il s'en nourrit volontiers.

2. Alimentation par des solutions sucrées

Les imagos d'*Aphytis* ne se nourrissent pas seulement aux dépens des Cochenilles. D'une part les femelles doivent s'assurer un complément de nourriture, d'autre part les mâles sont, de par leur morphologie, incapables de se nourrir aux dépens des Cochenilles. Ils s'alimentent dans la nature avec le nectar des fleurs et le miellat des Cochenilles et des Pucerons lequel contient, en plus des monosacharides, certains acides aminés.

3. Influence de l'alimentation sur la longévité imaginale

Aphytis melinus d'après SEKKAT (1972) présente, chez les mâles isolés et nourris de miel, une longévité moyenne de l'ordre de 4 à 5 jours ; celle-ci n'est que de 24 heures chez les mâles privés de nourriture. Les femelles nourries de miel vivent de 8 à 10 jours, et environ 2 jours sans nourriture.

GERSON (1968) a montré que le nectar des agrumes, ainsi que le miel, prolongent la vie d'*Aphytis hispanicus*. Plusieurs auteurs s'accordent à penser que le miel, nourriture la plus fréquente des *Aphytis* et autres Hyménoptères au laboratoire augmente la longévité.

CILLIERS (1972) a observé que les mâles *de Comperiella bifasciata*, parasite spécifique de *Chrysomphalus aonidium*, sont très rares et ne

vivent qu'un seul jour sans nourriture et de 2 à 22 jours si on leur fournit du miel.

Chez *Peridesmia phytonomi,* le miel prolonge la vie de plus de 8 mois (NIKOLSKAYA, 1952).

B. Reproduction

Nous parlerons ici essentiellement de l'accouplement et du développement de l'œuf, le comportement de ponte étant exposé plus loin (CHAPITRE V).

1. Accouplement

L'accouplement fait généralement suite à la prise de nourriture ; il peut s'effectuer dès l'éclosion.

En présence de la femelle, le mâle réalise des mouvements d'ailes particulièrements rapides (fait bien connu chez de nombreux Insectes). Il saute sur la femelle, monte sur la partie antérieure (tête, thorax) et après une courte séquence de contacts antennaires à la fois rapides et répétés, le mâle se déplace vers l'abdomen de la femelle, gagne l'orifice génital femelle situé à la base de l'oviscapte ; au moment de l'accouplement, le mâle se trouve dans une position quasi-horizontale, renversé sous la femelle.

La première copulation est suivie de l'éjaculation. Il est facile de la démontrer expérimentalement en disséquant les femelles dès la première copulation : sans aucune coloration préalable, on observe sous le microscope la capsule de la spermathèque dans une goutte de liquide physiologique. Ce montage permet d'observer le mouvement du flagelle des spermatozoïdes.

Cette première copulation est très brève : elle ne dépasse pas 30 secondes environ.

Sitôt après la première copulation, le mâle monte à nouveau sur la partie antérieure de la femelle et commence avec ses antennes une très longue séquence d'attouchements des antennes de la femelle, au niveau de leurs extrémités. Ces contacts sont très rapides. De temps en temps, le mâle cesse les mouvements d'une antenne tout en restant en contact et en maintenant les mouvements de l'autre antenne. Cette deuxième palpation dure de 5 à 10 minutes.

Nous pensons que celle-ci stimule la secrétion de la glande de la spermathèque, favorisant la migration des spermatozoïdes vers la capsule spermathécale.

Le rôle des antennes est très important dans l'accouplement. Ces observations concordent avec celle de SUBBA V. RAO et DE BACH (1969) qui ont tenté de faire copuler des femelles d'*Aphytis lingnanensis* amputées de leurs antennes avec des mâles normaux, ou l'accouplement de femelles normales avec des mâles privés d'antennes : dans les deux cas aucune insémination n'a pu être enregistrée alors que les témoins montraient une insémination à 100 %.

Les ailes au contraire, semblent ne jouer aucun rôle au cours de l'accouplement, puisque les mâles sans ailes s'accouplent normalement.

WALDRON (1954) fournit l'explication suivante : la vibration obtenue par la contraction des muscles directs et indirects du vol serait de toute façon transmise à la femelle par l'intermédiaire des tarses grâce auxquels le mâle s'accroche à la femelle.

Le mâle quitte la femelle plusieurs fois puis revient à sa place initiale. La femelle reste généralement au même endroit. Si elle est dérangée, elle se déplace, suivie par le mâle. Pendant plus d'une heure, le mâle monte sur la femelle une dizaine de fois. Une femelle d'*Aphytis* venant de copuler ne refuse pas un autre mâle.

Il est extrêmement difficile de savoir si chaque copulation est suivie d'éjaculation, du fait de la présence de spermatozoïdes dans les voies génitales.

Il est fort probable que la femelle est fécondée à plusieurs reprises.

L'accouplement répété a pu être observé par VOUKASOVITCH (1927) chez quelques Braconides, qu'il a classés parmi les ***multinuptiae*** (SCHEVIREW, 1913) par opposition aux *uninuptiae,* cas de ***Dipria conica*** (***Proctotrupoidea***) où la femelle n'accepte le mâle qu'une seule fois.

Dans ce cas, le genre *Aphytis* serait classé parmi les *multinuptiae.*

2. Œuf et développement post-embryonnaire

Une femelle ayant copulé ou non, commence à pondre. Elle choisit un hôte et manifeste un comportement de ponte dont nous détaillerons plus loin les modalités.

L'œuf est déposé sur la Cochenille, à travers le bouclier, soit sur la partie dorsale, soit sur la partie ventrale.

La planche I montre l'aspect de l'œuf avant et après la ponte. Il nous semble très difficile de le comparer à celui d'*Aphytis mytilaspidis* LE BARON décrit par PARKER [1].

L'œuf mûr, dans l'ovaire, prêt à être pondu, est ellipsoïdal, légèrement rétréci en son milieu (PL. 1 ,FIG. 2). Il s'engage dans l'oviducte commun par sa partie postérieure ; le pédoncule, correspondant au pôle micropylaire, est orienté vers l'ouverture du canal séminal de la spermathèque. Dans cette position, l'œuf épouse la forme de l'oviducte ou vagin (FIG. 3).

Fécondé ou non, l'œuf s'engage dans le canal de l'oviscapte. Dès sa sortie de l'oviscapte (FIG. 4A et 4B), l'œuf présente une partie postérieure élargie, plus ou moins ovoïde, et une partie antérieure effilée. Ceci est dû à la migration du contenu de l'œuf vers la partie postérieure, contribuant à la formation d'un véritable pédoncule à la partie antérieure nettement visible sur la fig. 5.

Très vite, ce pédoncule se rétracte en une sorte de « bouton » qui servira à la fixation sur la Cochenille.

La mirophotographie (FIG. 6) montre un œuf 23 heures après la ponte ; celui-ci, observé entre lame et lamelle sans coloration préalable, présente déjà un développement embryonnaire avancé.

Aucune différence morphologique ne peut être notée entre un œuf qui donnera un mâle et celui qui donnera une femelle.

La fécondité des *Aphytis* a fait l'objet de plusieurs travaux. Celle d'*Aphytis coheni* est en moyenne de 22 descendants par femelle, d'après AVIDOV Z., M. BALSHIN et U. GERSON (1970), celle d'*Aphytis hispanicus* est de 23,8 (GERSON, 1968).

La descendance moyenne d'*Aphytis melinus* (pour des températures variant entre 10° et 35°C) déposant ses œufs chez les différents stades de trois Diaspines (*Aspidiotus hederae, Aonidiella aurantii, Diaspis echinocacti*) varie de 9 à 17, *selon* MADKOURI (1971).

Le même auteur n'a trouvé que de très légères différences de fertilité entre une femelle parthénogénétique et une femelle fécondée.

Le développement embryonnaire nécessite approximativement 2 à 3 jours.

La larve nouveau-née établit le contact avec la Cochenille à l'aide

(1) Cité par FERRIÈRE (1965).

PLANCHE 1

FIG. 1

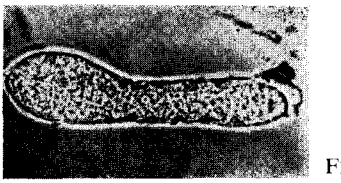


FIG. 2

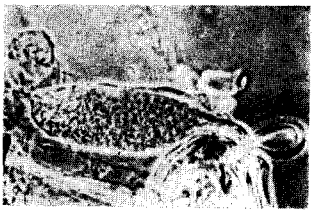


FIG. 3

FIG. 4 A

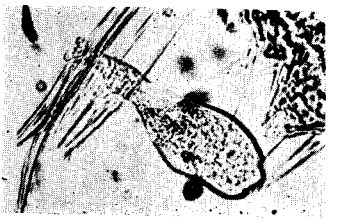


FIG. 4 B

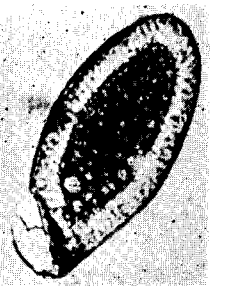


FIG. 6

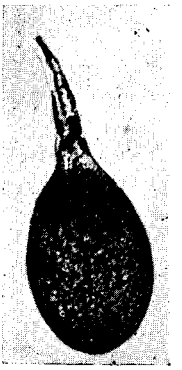


FIG. 5

FIG. 7

LEGENDE DE LA PLANCHE I

FIG. 1 — Position de la femelle en train de déposer un œuf à travers le bouclier d'*Aspidiotus hederae*.

FIG. 2 — Aspect d'un œuf mûr dans l'ovariole.

FIG. 3 — Position de l'œuf dans l'oviducte commun au moment où il s'engage dans l'oviscapte.

FIG. 4 — Fig. 4 A : Œuf au moment où il quitte l'oviscapte.
Fig. 4B : Aspect de l'œuf quittant l'oviscapte.

FIG. 5 — Œuf de 0 heure avec son pédoncule bien visible qui ne tardera pas à se contracter pour présenter quelques minutes plus tard l'aspect typique de l'œuf des *Chalcidoïdea* ectophages.

FIG. 6 — Œuf de 23 heures. Pédoncule fortement contracté, typique.

FIG. 7 — Développement d'*Aphytis*
— œuf et deux jeunes stades larvaires
— rangée supérieur : de gauche à droite, larve ayant achevé sa nutrition, larve au moment de l'expulsion du méconium, larve ayant vidé son intestin moyen, et nymphe mâle
— rangée inférieur : les mêmes stades chez la lignée femelle.

de ses mandibules et commence à se nourrir. Elle grandit très rapidement. Proportionnellement, l'hôte diminue de volume pour se réduire finalement à son enveloppe externe.

Arrivée au dernier stade la larve cesse de s'alimenter et commence à expulser du méconium. A ce stade elle présente une taille fort variable.

L'Insecte demeure fixé pendant toute sa vie larvaire. La larve ne se déplace pas. Elle s'alimente sur place. Si on la transfère expérimentalement sur une autre Cochenille, elle est capable de rétablir des relations trophiques avec le nouvel hôte.

La larve d'*Aphytis* a été décrite par IMMS (1916) pour *Aphytis mytilaspidis* et par PARKER (1924) pour *Aphytis longiclavae*. Certains caractères morphologiques des mandibules ont été décrits par BENASSY (1955) pour *Aphytis mytilaspidis* et *Aphytis proclia*. Des précisions sur les descriptions précédentes ont été fournies par TRABOULSI (1968).

Le nombre des stades larvaires des *Chalcidoïdea* est de 3 à 5 (NIKOLSKAYA, 1952).

Il est difficile de distinguer les différents stades larvaires et le problème de leur nombre reste posé : des différences de taille peuvent être observées mais elles ne peuvent servir de critère car les téguments sont souples.

La durée du développement larvaire est de l'ordre de 6 à 10 jours.

La larve âgée, après avoir entièrement consommé sa proie commence l'expulsion du méconium (déchets du métabolisme larvaire).

Les boulettes de méconium peuvent avoir une forme et une couleur très variées. Elles présentent généralement un aspect ovoïde et allongé, de couleur rouge ou noire.

Délestée de son méconium, la larve ne conserve plus longtemps son aspect : 24 heures après la défécation, elle donne une nymphe aux téguments non durcis et translucide.

Nous avons sérié suivant une nomenclature personnelle, les modifications qui interviennent à la fin du développement. Dans le texte et la légende des schémas du présent travail :

— L_1 désigne la larve qui a terminé son développement, juste avant l'expulsion du méconium.

— L_2 est la larve au moment de l'expulsion du méconium.

— L_3 ou PN représente en réalité une prénymphe ; le méconium a été entièrement rejeté mais l'aspect extérieur est toujours larviforme.

Il ressort nettement que les termes L_1, L_2 ou PN appartiennent à la larve en fin de développement ayant achevé de se nourrir et représentent des phases de passage du stade larvaire au stade nymphal.

La planche 1, fig. 7 montre les tailles relatives de différents stades ainsi que l'aspect des larves L_1, L_2 ou PN pour les lignées mâle et femelle.

Les différences de taille des larves et nymphes mâles (en haut) et des larves et nymphes femelles (en bas) ne peuvent être prises en considération que chez des individus provenant du même hôte.

Pendant sa vie nymphale, l'Insecte passe par des stades phénologiques différents, caractérisés par le brunissement des téguments nymphaux, et surtout par les changements de la couleur des yeux du futur imago.

Il est possible de distinguer les nymphes aux yeux incolores, jaunes, rouges, noirs, puis verts. Dans nos observations anatomiques et histologiques, nous avons adopté la nomenclature suivante :

— NYI : Nymphe aux yeux incolores
— NYJ : Nymphe aux yeux jaunes
— NYR : Nymphe aux yeux rouges
— NYN : Nymphe aux yeux noirs
— NYV : Nymphe aux yeux verts
— JI : Jeune imago.

La couleur des téguments nymphaux constitue un caractère systématique supplémentaire, indispensable pour une bonne détermination des espèces d'*Aphytis* (De Bach ; Taboulsi, in litt.).

La nymphe aux yeux verts a complètement terminé son développement. A l'intérieur des téguments nymphaux se trouve l'imago, complètement formé, tant du point de vue de sa morphologie externe que de son anatomie interne.

Les différents organes de l'imago (intestin, système nerveux, appareil génital) sont complètement édifiés (Pl. 2).

La morphologie de la nymphe d'*Aphytis* a été décrite par plusieurs auteurs : IMMS (1916), TAYLOR (1935), COMPÈRE (1955) et TRABOULSI (1968).

Le jeune imago se libère de la dernière mue (mue imaginale) par une déchirure dorsale au niveau du cou. Il se débarrasse promptement du reste du tégument nymphal et quitte le bouclier de son hôte, soit en le soulevant et en passant entre le bouclier et le substrat végétal, soit en délimitant à l'aide de ses mandibules une ouverture circulaire dans le bouclier pour s'échapper.

La position de la nymphe, toujours orientée partie ventrale vers le haut, facilite l'éclosion de l'imago et sa libération du bouclier de l'hôte.

La durée de la vie nymphale est d'environ 4 à 5 jours. La durée du développement complet depuis l'œuf jusqu'au stade adulte varie selon les conditions climatiques ; elle est de l'ordre de 12 à 18 jours pour une température de 24 à 28°C et une humidité relative de 55 à 70 %.

D'après GERSON (1968) *Aphytis hispanicus* accomplit son cycle en 34 jours à 20°C et en 16 jours à 28°C.

Aphytis coheni, pour une température de 28°C achève son cycle en 12 jours (AVIDOV Z., M. BALSHIN et U. GERSON, 1970).

III. Etude anatomique

Très peu de travaux ont été consacrés à l'étude anatomique des *Aphelinidae*. Quelques travaux très récents (TCHUMAKOVA, 1963), décrivent l'appareil génital mâle et femelle de *Prospaltella perniciosi*. Le même auteur, dans son important ouvrage : Anatomie et Biologie comparée de *Trichogramma evanescens* WEST. donne, outre la description de l'anatomie de cet Insecte, celle des appareils génitaux mâle et femelle d'un grand nombre de *Chalcidoïdea*. Parmi les *Aphelinidae* étudiés, cet auteur fait figurer les appareils génitaux mâle et femelle des trois espèces suivantes : *Aphelinus mali, Prospaltella perniciosi*, et *Aphytis proclia* ainsi que quelques aspects de l'ovogénèse chez *Coccophagus lycimnia, Aphytis proclia, Prospaltella perniciosi* et *P. gigas*.

Enfin, ce même auteur (TCHUMAKOVA, 1968a) réalise des travaux d'anatomie comparée sur environ 40 espèces d'Hyménoptères appartenant à différentes familles parmi les *Ichneumonoïdea, Chalcidoïdea* et *Scolioïdea*.

Il décrit en particulier la spermathèque des *Aphelinidae* suivants : *Aphelinus mali, Prospaltella perniciosi, P. gigas, Aspidiotiphagus citrinus, Aphytis proclia* et *Coccophagus lycimnia* WALK.

SUBBA V. RAO et PAUL DE BACH (1969), qui ont étudié la spermathèque de quelques espèces d'*Aphytis* indiquent une légère différence dans la taille de la capsule spermathécale des différentes espèces étudiées.

SHAKYA« BARANOVA A. A. décrit l'anatomie des glandes sécrétrices et excrétrices de deux *Encyrtidae* et de deux *Aphelinidae, Coccophagus lycimnia* WALK. et *Coccophagus scutellaris* DAMAT.

Il montre l'existence de deux glandes iléales, une paire et une impaire, ainsi que la présence de 4 tubes de Malpighi chez *C. scutellaris* et de 8 chez *C. lycimnia.*

Nous avons étudié plus en détail l'appareil génital femelle (ovaire et glandes annexes) ; quelques autres appareils sont cependant décrits, notamment l'appareil digestif et l'appareil génital mâle.

La planche 2 montre l'anatomie de la nymphe jeune (NYR) et de l'imago. Les principaux organes y sont représentés.

Toutefois, le système nerveux ventral a été écarté du présent travail. Nous indiquons cependant qu'il comprend, outre le cerveau, un ganglion sous-oesophagien, 3 ganglions thoraciques et 2 ganglions abdominaux.

A. Tube digestif

1. Larve

L'intestin de la larve d'*Aphytis* ne présente pas de particularité anatomique notable (PL. 3).

Un très court stomadeum aboutit, par l'intermédiaire d'un proventricule très musculeux, dans un mésenteron volumineux, occupant pratiquement tout le volume de la larve.

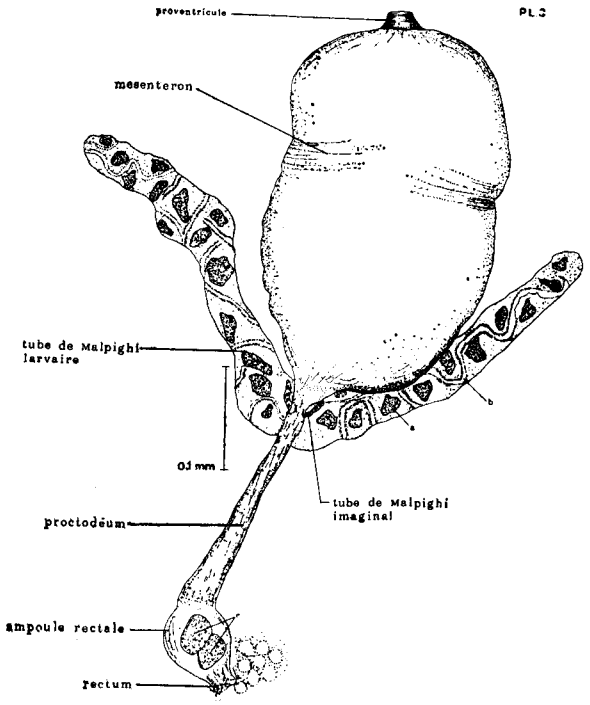
Il est rempli de l'hémolymphe de l'hôte et des déchets de l'activité digestive de la larve. Ce contenu, de couleur brune, rend le mesenteron facilement visible par transparence à travers les téguments.

A la base du mésenteron et au début du proctodeum sont insérés les tubes de Malpighi, au nombre de deux. Ils sont observables au microscope, par transparence, même sans coloration préalable. Ils sont disposés laétralement contre le mésenteron qu'ils entourent.

PLANCHE 3

Appareil digestif d'Aphytis

(dernier stade larvaire)



Le volume des tubes de Malpighi, particulièrement remarquable laisse supposer une grande activité physiologique. Le montage « in toto », suivi de la coloration au réactif de SCHIFF, permet d'observer de gros noyaux fortement colorés en rouge (PL. 3a) disposés de part et d'autre de la lumière Malpighienne sinueuse (PL. 3b).

SAAKYAN et BARANOVA (1965) mettent en évidence l'existence de deux glandes iléales chez trois *Encyrtidae* (*Metaphycus luteus* TIMB., *Microterys flavus* HOW. ; *Encyrtus lecaniorum* MAYR.) et chez deux *Aphelinidae* du genre *Coccophagus* (*C. lycimnia* WALK. et *C. scutellaris* DALM.).

La première glande iléale, paire, semble correspondre aux tubes de Malpighi (PL. 3). Nous n'avons pu trouver aucune trace de la

deuxième, impaire, alors que celle-ci est bien développée chez *Coccophagus scutellaris* notamment.

Un nombre aussi réduit de tubes de Malpighi n'a pas encore été signalé chez des larves d'Hyménoptères. Les larves d'Aculéates supérieurs possèdent de 4 à 8 tubes.

D'après VOEGELÈ (1970) *les Proctotrupoidea* (*Selionidae*) n'en possèdent que 3.

Chez *Leptomastix dactylopii* HOWARD (*Encyrtidae*) il ne reste qu'un seul tube de Malpighi, les deux autres étant fusionnés avec les glandes salivaires labiales, ceci au cours du développement embryonnaire (ZINNA, 1960).

Faisant suite au mésenteron, le proctodeum comprend une partie antérieure très allongée et le rectum proprement dit. Celui-ci porte une poche rectale munie de deux glandes correspondant probablement aux papilles rectales (PL. 3, c).

Les deux glandes rectales sont en réalité imaginales car le rectum commence à s'édifier vers la fin de la vie larvaire ; jusqu'à la fin du dernier stade larvaire le proctodeum ne communique pas avec l'extérieur.

A la fin de la vie larvaire, le proctodeum s'ouvre à l'extérieur et par des mouvements intestinaux, le contenu du mésenteron (méconium) est expulsé. Ce méconium, de consistance pâteuse, a déjà une forme plus ou moins définie par le tractus intestinal et durcit immédiatement.

Les tubes de Malpighi ne sont pas solidement attachés au mésenteron.

Lors de l'expulsion du méconium, ils se détachent très facilement et laissent apparaître les ébauches des tubes de Malpighi imaginaux au nombre de 3. Ces ébauches, en forme de bourgeons, évoluent très vite, et, déjà chez une nymphe très jeune, elles ont leur forme et leur taille définitives.

Les tubes de Malpighi larvaires sont très vite digérés dans l'hémocèle.

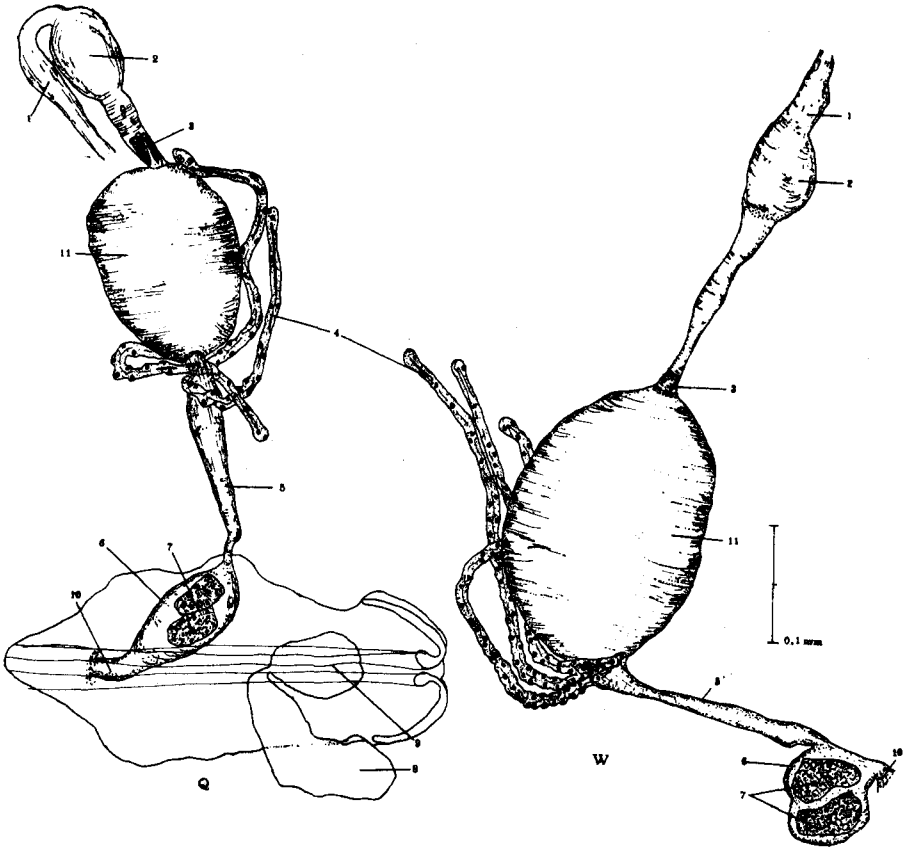
2. Nymphe et Imago

L'intestin de la nymphe âgée (aux yeux rouges, noirs ou verts) présente les mêmes particularités anatomiques que celui de l'imago (PL. 4).

PLANCHE 4

Appareil digestif d'Aphytis

(W : nymphe au stade des yeux rouges ; Q : imaga)



1, oesophage; 2, Jabot; 3, gésier; 4, tube de Malpighi; 5, iléon; 6, ampoule rectale; 7, glande rectale; 8, glande à venin; 9, réservoir de la glande; 15, rectum; 11, mésenteron.

Au pharynx fait suite un très long oesophage, aboutissant a un jabot volumineux qui joue probablement un rôle dans la rupture des téguments lors de la mue imaginale.

Un proventricule très musculeux fait communiquer le stomodeum au mésenteron. L'intestin moyen, moins volumineux que celui de la larve, est de forme sphérique, et généralement rétréci en son milieu,

A la jonction de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur s'insèrent les tubes de Malpighi. Leur nombre et leur taille diffèrent de ceux de la larve ; les tubes imaginaux sont au nombre de trois et leur taille est nettement inférieure à celle des tubes larvaires.

Tous les Hyménoptères à l'état imaginal ont un nombre de tubes de Malpighi supérieur à celui d'*Aphytis*. Un nombre réduit se rencontre chez *Asolcus rungsi* VOEGLÉE (1971) qui possède 4 tubes, et chez *Platymischus dilatatus* (*Diprionidae*) lui aussi pourvu de 4 tubes (MORICEAU - HUY, 1968).

D'après TCHUMAKOVA (1968), *Trichogramma evanescens* en possède également 4.

Chez *Encyrtus fuscicollis*, on trouve 6 tubes de Malpighi (BUGNION, 1891).

Les autres *Chalcidoïdea* étudiés : *Harmolita* (*Isosoma*) *graminicola* JAMES (1926), *Euchalcidia caryobori ;* HANNA, 1935, etc... en présentent un nombre nettement supérieur.

Il est intéressant de souligner que les femelles de *Monodentomerus dentipes* possèdent de 16 à 20 tubes de Malpighi alors que le mâle n'en a que de 14 à 16 (BOHCHER, 1948).

L'intestin postérieur ne diffère pratiquement pas de celui de la larve et se termine par une grande poche rectale.

B. Les gonades et leurs glandes annexes

1. Organes reproducteurs du mâle

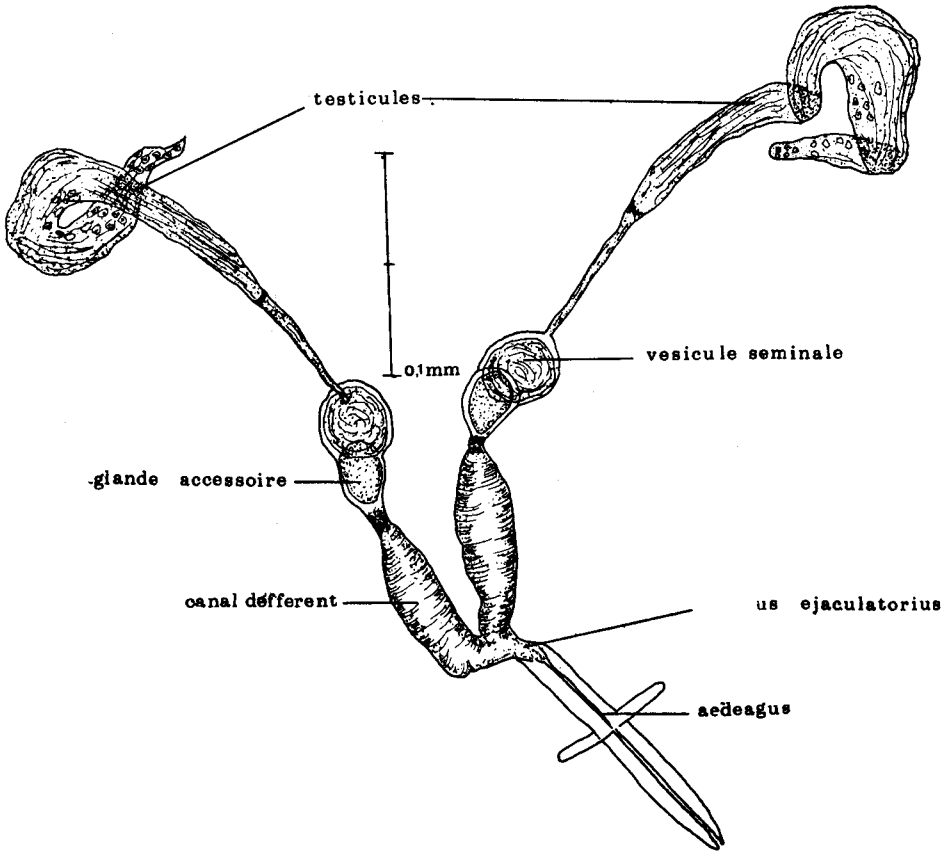
L'appareil reproducteur mâle d'*Aphytis* (PL. 5) comprend les organes suivants : deux testicules individualisés, reliés par de courts canaux aux vésicules séminales à la suite desquelles se trouvent de petites glandes accessoires. Les canaux déférents volumineux se rejoignent en un *ductus ejaculatorius* très court entrant dans un *aedeagus* long et sclérotinisé.

Les testicules d'*Aphytis* sont pyriformes et très effilés, enroulés sur eux-mêmes dans la cavité interne, entourant de part et d'autre l'intestin moyen.

TCHUMAKOVA (1968) décrit l'appareil génital mâle d'*Aphytis proclia* et de quelques autres *Chalcidoïdea ;* cependant ces illustrations ne correspondent pas à ce que nous avons pu observer chez les espèces d'*Aphytis disséquées*. Les testicules des autres espèces d'*Aphelenidae*

PLANCHE 5

Appareil reproducteur mâle d'Aphytis



représentés par cet auteur sont anatomiquement proches de ceux que nous avons rencontrés chez les *Aphytis*.

Les testicules de *Leptomastix dactylopii* HOW. décrit par ZINNA (1960) ainsi que ceux de *Spalangia drosophilae* TCHUMAKOVA (1968) se rapprochent par leur anatomie de ceux d'*Aphytis*.

Sur une préparation « in toto » colorée au réactif de SCHIFF, il est possible de situer grossièrement les différentes phases de la spermiogenèse. Les spermatozoïdes sont facilement visibles à la base du testicule.

Les spermatozoïdes mûrs traversent le court canal qui fait communiquer le testicule à la vesicule séminale, dans laquelle ils sont stockés jusqu'à l'accouplement. Les spermatozoïdes sont facilement discer-

nables après coloration au Noir de Chlorazol, ou bien, sans coloration, au microscope équipé du contraste de phase.

A la vésicule séminale fait suite la grande accessoire ou glande à mucus, comme la désigne BOUCHER (1948) chez *Monodontomerus dentipes ;* cette situation des glandes accessoires, immédiatement à la suite de la vésicule séminale semble être le cas général chez la majorité des *Chalcidoïdea.*

Les canaux déférents, étroits au début, s'élargissent en leur milieu et aboutissent dans un *ductus ejaculatorius* très court.

2. Organes reproducteurs de la femelle

L'appareil reproducteur femelle comprend (PL. 6) : deux ovaires constitués chacun de trois ovarioles bien individualisés abouchés aux calices ovariens qui se réunissent en un large et court oviducte latéral. L'oviducte commun, bien plus long que l'oviducte latéral, reçoit du canal de la spermathèque les deux canaux des glandes accessoires, et juste avant son entrée dans l'oviscapte, le canal de la glande à venin.

L'étude morphologique externe des genitalia n'a pas été abordée dans ce travail. La description détaillée de l'oviscapte d'*Aphytis* a été donnée par TRABOULSI (1968).

a. Ovaires

Les deux ovaires sont situés de part et d'autre de l'intestin moyen, entourant celui-ci. Ils ne dépassent pas le pétiole (étranglement abdominal).

Les ovaires sont, comme chez tous les Hyménoptères, du type méroïstique polytrophique. Les cellules sœurs des ovocytes servent de cellules nourricières.

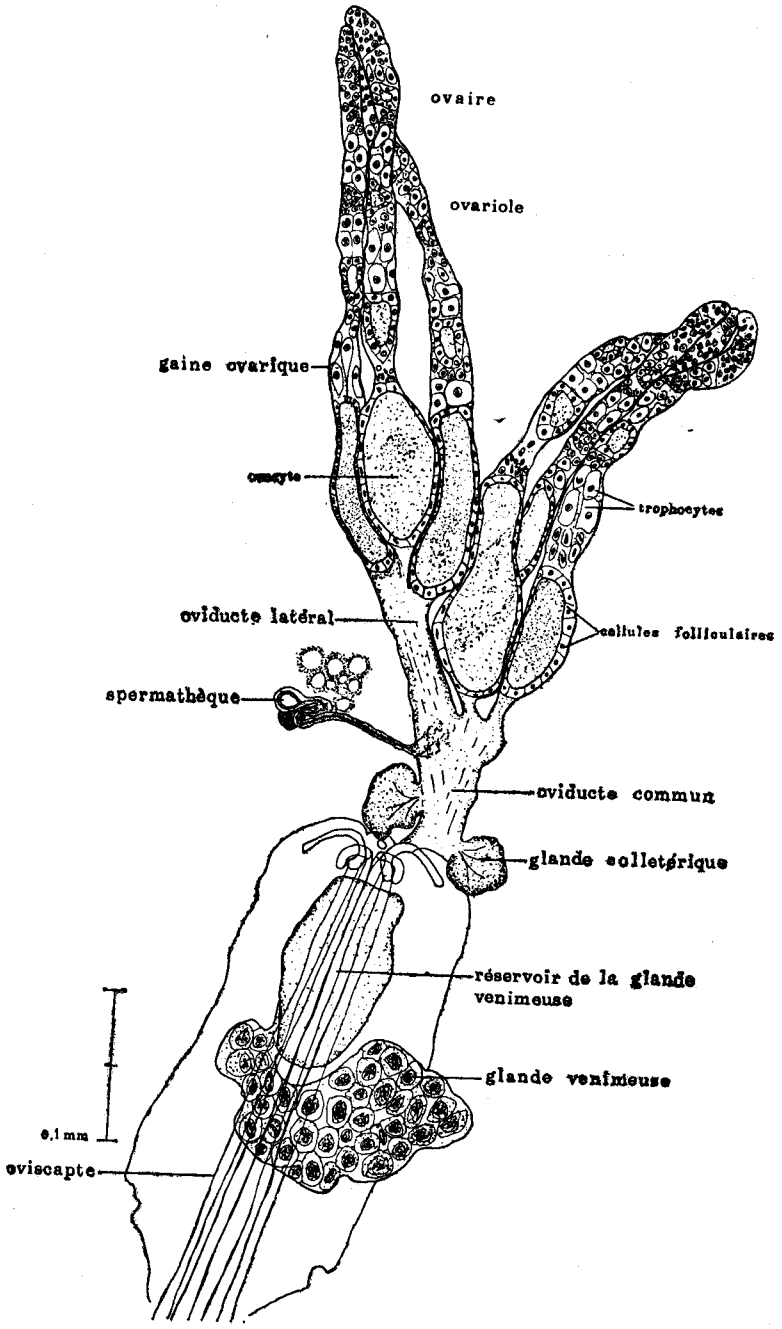
Chaque ovaire est composé, de manière très constante, de trois ovarioles. Un nombre aussi réduit d'ovarioles semble être la règle générale chez les *Chalcidoïdea* en particulier chez les *Aphelinidae. Trichogramma evanescens* ne possède que deux ovarioles *Azotus sp.* trois, ainsi *qu'Aphytis proclia* (TSHUMAKOVA, 1968).

Une telle réduction du nombre d'ovarioles s'observe également chez les ouvrières des Hyménotères sociaux.

Les ovarioles sont entourés d'une membrane ovarienne (la gaine ovarique).

PLANCHE 6

Appareil reproducteur femelle d'Aphytis



On observe chez l'imago tous les stades de l'ovogénèse.

On peut distinguer nettement (PL. 7) :

— *le germarium* (zone c) qui ne représente qu'un dixième environ de l'ovaire. Dans cette zone, il n'est pas possible de distinguer trophocytes, cellules folliculeuses et ovocytes. Les cellules de cette zone sont très petites avec les noyaux fortement SCHIFF positifs.

— *le vitellarium* que nous avons divisé en deux zones :

la zone B comprend la portion de l'ovariole depuis le premier follicule visible jusqu'à la région des ovocytes mûrs. Il est possible de suivre l'évolution des cellules folliculeuses, des trophocytes et des ovocytes le long de la zone B. Le jeune ovocyte croît rapidement. On peut observer des échanges nutriciels entre ovocytes et trophocytes sur la coupe (PL. 7).

la zone A comprend la portion occupée par les ovocytes mûrs et prêts à être pondus.

Le nombre des follicules visibles dans un ovariole chez l'imago nouvellement éclos varie considérablement selon les conditions de nutrition des larves : de 3 à 8 follicules.

Dans les 6 ovarioles de l'imago qui éclot un seul ovocyte est mûr et prêt à être pondu.

L'oviducte latéral qui porte les trois calices ovariens, est très court ; le volume de l'oviducte latéral laisse supposer qu'il peut stocker des ovocytes mûrs, comme c'est le cas chez *Apantelas* dont l'oviducte ainsi que les ovaires sont modifiés pour emmagasiner les œufs (FLANDERS, 1942). Chez *Aphytis* ceci n'a jamais été observé.

L'oviducte commun, beaucoup plus long que l'oviducte latéral, semble comprendre deux parties : une portion proximale qui reçoit le canal de la spermathèque ainsi que les deux canaux des glandes accessoires, et une portion distale ou vagin qui, juste avant l'oviscapte, reçoit le canal de la glande à venin.

b. Spermathèque

a. Ovaires

Etant donnée l'importance du rôle de la spermathèque dans le déterminisme du sexe chez les Hyménoptères, elle a fait l'objet de plusieurs travaux. Un des plus complets, effectué par TCHUMAKOVA (1968), décrit la spermathèque de 40 espèces dont la majorité se rangent parmi la super-famille des *Chalcidoïdea*.

Elle fait ressortir que la structure anatomique de la spermathèque est très semblable chez les espèces de cette super-famille.

Elle décrit également la spermathèque d'*Aphytis porclia.*

La spermathèque (receptaculum seminalis) d'un imago d'*Aphytis* comprend :

— une capsule séminale à cuticule fortement sclérotinisée (*capsula seminalis*) qui, est visible chez l'imago à travers les téguments, au niveau de l'oviscapte sur le côté droit, toujours à proximité du deuxième ganglion abdominal. Chez l'imago disséqué et non coloré, la capsule de la spermathèque est de couleur blanche, opaque.

— la *pars intermedialis* (ou pétiole) courte et élargie, qui reçoit la valve de la glande spermathécale et le canal séminal.

— la glande de la spermathèque (PL. 7 GS) qui présente à sa périphérie de grosses cellules colorables à l'Hémalun, assez semblables à celles des glandes accessoires. La secrétion de la glande se déverse dans la *pars intermedialis* après avoir franchi une valvule (valve de la spermathèque) comme c'est le cas chez d'autres *Chalcidoïdea* ainsi que chez des *Ichneumonidae* et des *Braconidae*. Chez les *Apoidea*, les sécrétions de la glande se déversent dans la capsule séminale (KING, 1962).

Chez les *Braconidae* et *Chalcidoïdea*, la glande de la spermathèque est de petite taille ; celle des Hyménoptères Aculéates occupe un volume plus important.

— le canal séminal (*ductus receptaculi*) (PL. 7, Cs) qui montre une courbure en S observée déjà en 1913 par ADAM chez les *Apidae*. Il est très long. Aux niveaux de la *pars intermedialis* et de la fin de la courbure en S, s'insèrent des muscles qui, par leur contraction, peuvent déplier le canal et le rendre rectiligne. Le canal séminal s'insère sur l'oviducte commun sans déterminer d'élargissement à ce niveau, contrairement à ce qu'on observe chez un certain nombre d'Hyménoptères (diverticule tubuliforme ou *diverticulum ductus*).

Après l'accouplement, les spermatozoïdes se trouvent dans l'oviducte commun de la femelle. Ils migrent ensuite vers la capsule de la spermathèque où ils deviennent inactifs tout en conservant un état viable très longtemps.

Les mécanismes de migration et de conservation des spermatozoïdes, ont fait l'objet de plusieurs travaux et d'interprétations très controversées.

D'après FLANDERS (1939), lors de l'émission des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles (oviducte commun), il s'établit un gradient de CO_2, qui détermine la direction du mouvement des spermatozoïdes.

Le sperme est activé par une légère alcalinité et inactivé par une acidité. Il migre vers la capsule spermathécale grâce à l'augmentation de la teneur en CO_2 du vagin jusqu'à la capsule de la spermathèque.

Une fois dans cette capsule, les spermatozoïdes forment des agrégats et sont inactivés par leur propre CO_2.

Leur activation est provoquée par la sécrétion alcaline de la glande spermathécale, qui contribue à neutraliser le milieu de la capsule spermathécale.

Cette théorie a été envisagée par LILLE (1919) qui effectua des travaux sur les spermatozoïdes d'Oursin ; elle fut reprise et développée par FLANDERS.

Elle semble être la plus répandue et acceptée par la majorité des auteurs.

S'opposant à FLANDERS, ROTHSCHILD (1948) émet une autre théorie, selon laquelle les spermatozoïdes sont inactivés du fait d'une déficience en oxygène dans la capsule spermathécale.

LENSKI Y. et H. SCHINDLER (1967), ont étudié la mobilité et l'activation réversible des spermatozoïdes d'Abeille, et montré que ni le gaz carbonique ni la déficience en oxygène, ne peuvent être à l'origine de l'inactivation des spermatozoïdes dans la capsule spermathécale, ceci pour les raisons suivantes :

Ils ont démontré que le pH de la capsule de la spermathèque est alcalin (pH 9) ce qui contredit la théorie de conservation des spermatozoïdes en milieu acide ; de plus, la glande de la spermathèque n'a pas une sécrétion alcaline, comme le prévoit FLANDERS, cette sécrétion est neutre.

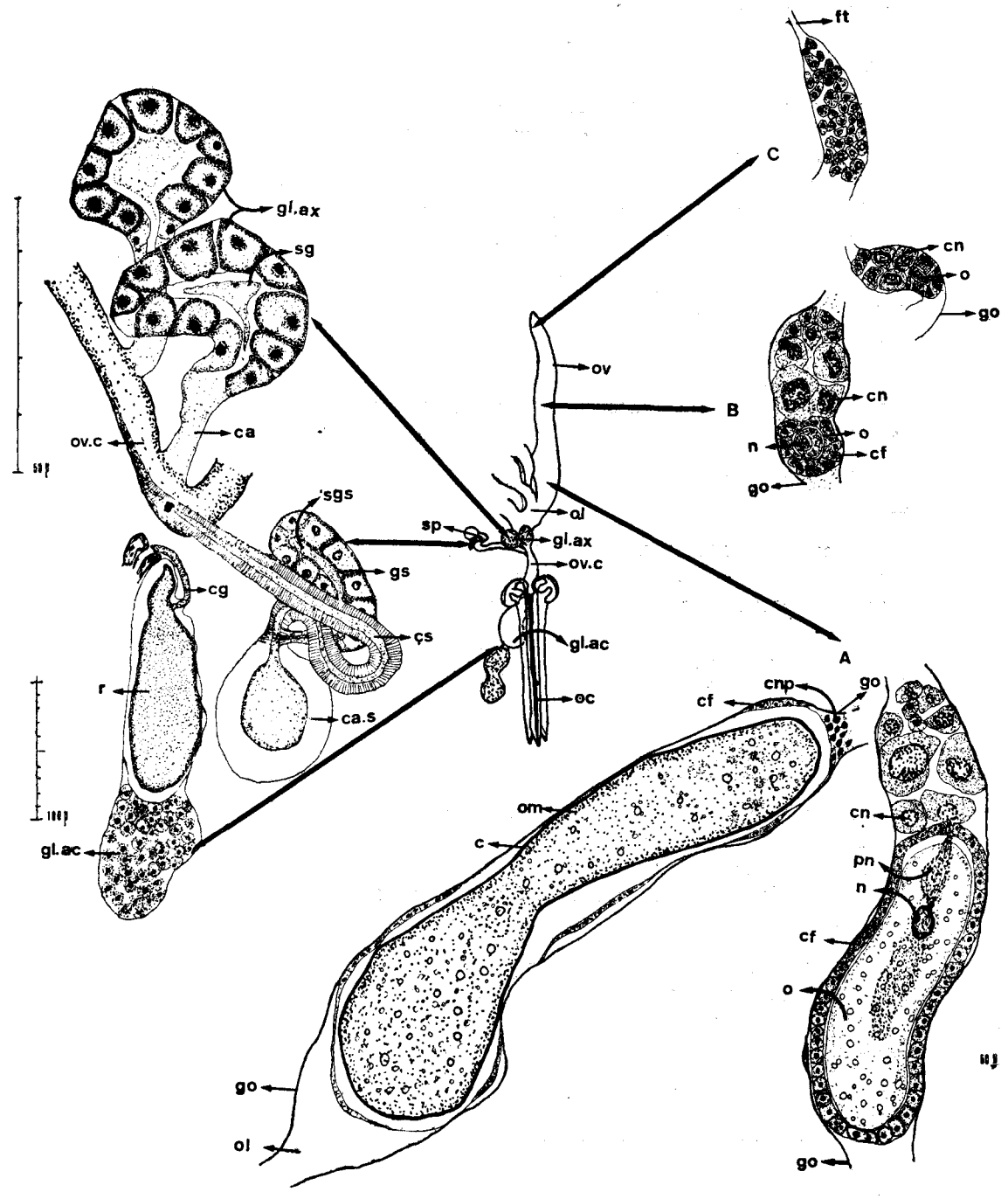
Toujours d'après ces auteurs, une aération du sperme n'active pas les spermatozoïdes, donc, la déficience en oxygène, envisagée par ROTHSCHILD, ne semble pas être un facteur d'inactivité des spermatozoïdes.

Selon eux, cette inactivité serait due aux facteurs suivants :

1. une grande viscosité du fluide spermathécal,

PLANCHE 7

Ovogenèse d'Aphytis, Ovariole : Zones d'Ovocytes A, B, C ; et aspect des Glandes Annexes chez l'Imago



LEGENDE DE LA PLANCHE 7

Ovariole	: zones d'ovocytes A, B, C et aspect des glandes annexes chez l'imago.
c	: chorion
ca	: canal de la glande collétérique
cas	: capsule de la spermathèque (*capsula seminalis*)
cg	: canal de la glande à venin
cf	cellule folliculeuse
cn	: cellule nourricière (trophocytes)
cnp	: cellule nourricière pycnotique
cs	: canal séminal (*ductus receptaculi*)
fl	: filament terminal
gl. ax	: glande accessoire (glande collététrique)
gl. ac	: glande à venin (glande acide)
g. o	: gaine ovarique
g. s	: glande de la spermathèque
n	: noyau de l'ovocyte
c	: ovocyte
oc	: oviscapte
om	: ovocyte mûr (ovocyte prêt à être pondu)
ol	: oviducte latéral
ov	: ovariole
ov. c	: oviducte commun
r	: réservoir de la glande acide
sg.	: sécrétion de la glande collétérique
sg. s	: sécrétoin de la glande spermathécale
sp.	: spermathèque.

2. une destruction partielle des spermatozoïdes due à l'hypertonicité du fluide spermathécal,

3. la présence d'un inhibiteur dans le fluide spermathécal.

Après avoir broyé les spermathèques de reines d'Abeilles fécondées, ils ont réussi à activer les spermatozoïdes par la sécrétion de la glande de la spermathèque, et même par l'eau distillée ; ils ont conclu que l'activation des spermatozoïdes est due à la dilution du liquide de la capsule spermathécale et non à un composant spécifique du diluant.

Pendant leur séjour dans la capsule spermathécale, les spermatozoïdes sont orientés, la tête vers l'ouverture de la capsule et le flagelle, très long, vers, la périphérie de la capsule.

Ils sont décelables après coloration au Noir Chlorazol.

c. Les glandes accessoires (collétériques)

Aphytis possède deux glandes accessoires. AUBERT (1959) les désigne sous le nom de « glandes utérines » chez *Pimpla instigator* qui en possède également deux.

BROUSSAL (1966) chez *Charips ancylocera* (*Hym. Charipidae*) et chez *Asaphes vulgaris* WLK. (*Hym. Pteromalidae*) les appelle « poches copulatrices ».

Certains *Chalcidoïdea : Monodontomerus dentipes* (BOUCHER, 1948), *Harmolita* (*Isosoma*) *graminicola* (JAMES, 1926) ont deux paires de glandes accessoires. Un autre *Euchalcidia caryobori* (HANNA, 1939) en possède trois paires.

Les *Aphelinidae* ne semblent pas avoir plus d'une seule paire de glandes accessoires, ce qui est en accord avec les travaux de TCHUMAKOVA (1968).

Chez *Aphytis* (PL. 7 gl. ax), chaque glande accessoire est reliée à l'oviducte commun par l'intermédiaire d'un très court canal qui débouche en arrière de l'insertion du canal séminal. Chaque glande est constituée de très grosses cellules ménageant une importante lumière remplie d'un liquide translucide (sg).

Les glandes collétériques semblent avoir pour rôle de sécréter un mucus (glandes à mucus des représentants des autres ordres d'Insectes) permettant à la femelle de coller ses œufs sur l'hôte. L'œuf d'*Aphytis* est en effet enduit d'une substance collante et luisante.

Nous pensons également que cette glande doit fournir le matériau pour la fabrication du tube alimentaire décrit plus haut, car la seule secrétion glandulaire de l'appareil génital femelle capable de se solidifier au contact de l'air est bien la secrétion des glandes accessoires.

d. Glande à venin

La plupart des auteurs mentionnent l'existence de deux glandes à venin chez les Hyménoptères ; une glande acide fonctionnelle et une glande alcaline non fonctionnelle.

Chez les *Chalcidoïdea,* la bibliographie indique tantôt l'existence de deux glandes à venin tantôt d'une seule. Ainsi, *Monodontomerus dentipes,* d'après BOUCHER (1948), en possède deux, comme *Trichogramma* (TCHUMAKOVA, 1963).

BUGNION (1891), chez *Encyrtus fusicollis* n'en trouve qu'une seule ainsi que MORICEAU-HAY (1968) chez *Platymischus dilatatus.*

Les nombreuses dissections et coupes histologiques que nous avons pratiquées sur *Aphytis* ne montrent l'existence que d'une seule glande à venin. Celle-ci, très volumineuse, correspond à la glande acide.

La glande à venin comprend (PL. 7) :

— un réservoir (r) très volumineux contenant un liquide translucide prenant très faiblement les colorants utilisés.

— une glande relativement volumineuse (gl. ac) qui s'étend depuis la paroi du corps jusqu'au rectum.

— le canal de la glande qui déverse les produits de secrétion dans l'oviducte commun juste à la base de l'oviscapte.

La glande, ainsi que le réservoir, sont entourés d'une fine membrane.

Le rôle de cette glande chez les Hyménoptères parasites est en général d'immobiliser l'hôte. Elle semble, d'après FLANDERS (1942) devoir favoriser la pénétration de la tarière en ramollissant les téguments de l'hôte. Ceci concorde avec nos observations.

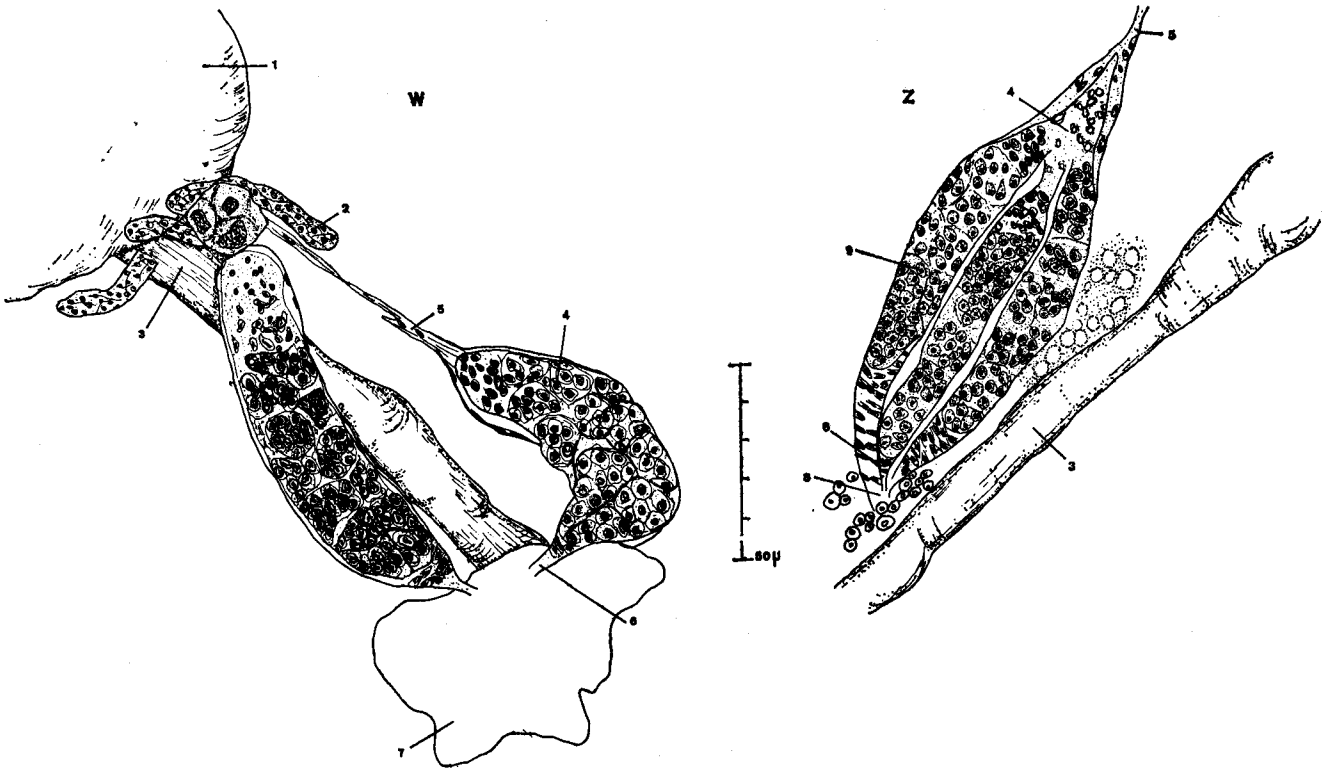
La femelle d'*Aphytis* lors de la piqûre, tant la piqûre nutricielle que la piqûre de ponte, effectue des mouvements en tous sens. En fait, ces mouvements facilitent l'émission de la sécrétion de la glande à venin.

Le réservoir de la glande à venin est en effet situé entre les premières valvifères (plaques triangulaires) et les valves 1 et 2. Pen-

PLANCHE 8

Appareil reproducteur femelle d'Aphytis

(W : ovaires de la larve ; Z : ovaire de la prénymphe)



1, mésenteron; 2, tube de Malpighi imaginal; 3, proctodéum; 4, ovaire; 5, gaine mésodermique; 6, oviducte latéral; 7, ébauche de l'oviscapte; 8, oviducte commun; 9, ovariole.

dant la piqûre, ces balancements du corps en tous sens font jouer les premières valvifères qui appuient sur le réservoir à l'emplacement de l'insertion du canal de la glande. Ainsi comprimée, elle déverse le venin dans l'oviducte commun.

Une fois la piqûre faite, la femelle continue les mêmes mouvements. Ils ont pour effet, d'une part d'augmenter le diamètre de l'orifice de piqûre et, d'autre part d'inoculer une certaine quantité de venin à la Cochenille.

La dissection d'une femelle après piqûre montre une diminution du volume du réservoir de la glande.

IV Développement des ovaires et des glandes annexes chez la nymphe et chez l'imago

A. Les ovaires

1. Les ovaires chez la larve et la nymphe

Chez la larve qui a achevé sa nutrition et juste avant l'expulsion du méconium, s'établit la liaison entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Au niveau de la partie interne de l'intestin postérieur, il est possible d'observer et de mettre en évidence par dissection un ilôt de cellules, fortement colorables par le réactif de SCHIFF dans un montage « in toto ».

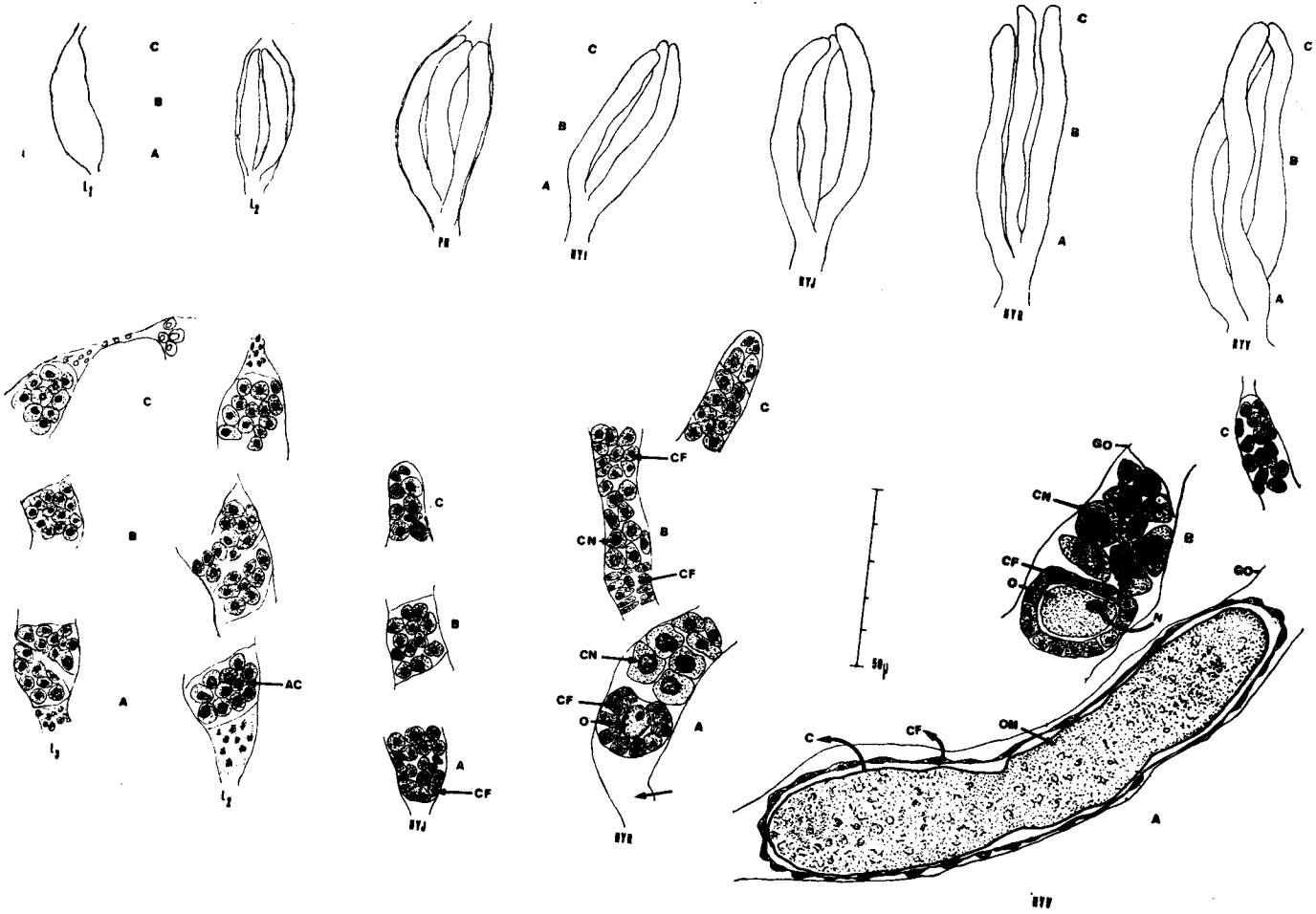
Cet amas de cellules (PL. 8, FIG. W) flotte librement dans la cavité générale, maintenu par des trachées et entouré par une accumulation de globules du corps adipeux ; il représente le futur ovaire. Il en existe un de chaque côté de l'intestin. La dimension de ces ilôts cellulaires varie considérablement selon la nourriture de la larve (taille de l'hôte, nombre de larves par hôte, etc...). En moyenne elle est d'environ 100 microns.

Chez la larve au moment de l'expulsion du méconium (PL. 9 L_2), l'amas cellulaire se divise verticalement en donnant deux ovarioles puis peu de temps après une nouvelle fois pour former un 3e ovariole. Les ovarioles s'individualisent nettement chez la prénymphe (P ; 8, Z ; PL. 9 PN).

Sur une coupe histologique (PL. 9, 4 ; L. 2 ; PN) ou sur un montage « in toto » (PL. 8, Z), on observe, au pôle apical de l'ébauche ovarienne, de petites cellules de tissu mésenchymateux qui seront à l'origine de la formation de la gaine mésodermique de chaque ovariole et du calice ovarien.

Planche 9

Ovogenèse d'Aphytis



Aspect schématique de l'ovaire; Zone A, B, C, d'ovocytes dans l'ovariole chez les stades : L_1. Larve maturé; L_2. Larve lors de la secrétion du méconium;

A l'intérieur de chaque ovariole déjà bien individualisé se trouvent des cellules à gros noyaux, généralement regroupées en amas de 8 à 14 toutes identiques. Il est impossible de distinguer parmi ces cellules, les gonocytes primordiaux des trophocytes et des cellules folliculeuses.

La nymphe aux yeux incolores ne montre pas de différence anatomique avec la prénymphe si ce n'est dans les dimensions de la gonade devenue légèrement plus grande (PL. 10, NYI).

Ce n'est que chez la nymphe aux yeux jaunes qu'on commence à distinguer tout d'abord les cellules folliculeuses (PL. 9, NYJ). Les dernières se regroupent à la périphérie du futur ovocyte, et vont se multiplier rapidement pour donner de petites cellules très semblables à des cellules mésodermiques (PL. 10, NYJ) chez la nymphe aux yeux jaunes les trophocytes commencent à augmenter légèrement de taille.

Chez la nymphe aux yeux rouges, la zone B est semblable à la zone A de la nymphe aux yeux jaunes. La zone A laisse distinguer nettement pour la première fois des cellules folliculeuses, les jeunes ovocytes et les cellules nourricières (PL. 9, NYR).

Les trophocytes ont considérablement augmenté de volume ; les noyaux, devenus très grands, sont colorables à l'Hémalun tandis que le cytoplasme se colore très intensément en rouge par le Ponceau de Xylidine.

L'enveloppe des cellules mésodermiques qui entourent l'ovaire et les ovarioles, encore épaisse chez une nymphe aux yeux jaunes, se réduit chez la nymphe aux yeux noirs à une gaine mésodermique portant quelques rares cellules.

Chez la nymphe aux yeux noirs et la nymphe aux yeux verts (PL. II, NYN, NYV), l'ovaire a atteint sa taille définitive. Les ovaires de la nymphe aux yeux verts présentent le même aspect anatomique que chez l'imago : un germarium réduit à une petite zone s'observe à l'apex de chaque ovariole, généralement quatre follicules sont visibles à ce stade.

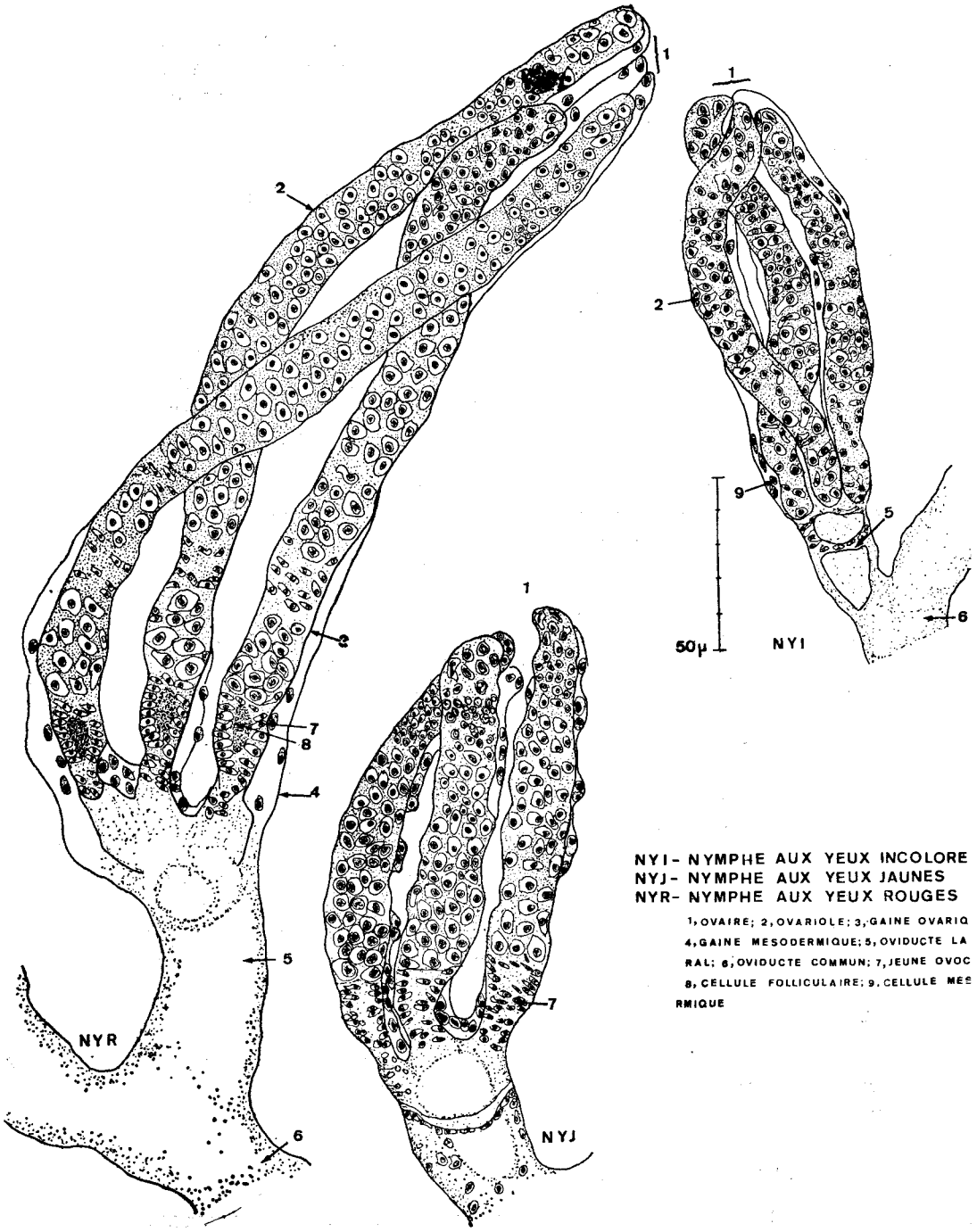
On peut distinguer chez la nymphe aux yeux noirs et la nymphe aux yeux verts le pont cytoplasmatique nourricier entre les trophocytes et le jeune ovocyte.

2. Ovaires de l'imago

Le jeune imago dès l'éclosion est prêt à s'accoupler et à pondre,

PLANCHE 10

Appareil reproducteur femelle d'Aphytis



NYI- NYMPHE AUX YEUX INCOLORE
NYJ- NYMPHE AUX YEUX JAUNES
NYR- NYMPHE AUX YEUX ROUGES

1, OVAIRE; 2, OVARIOLE; 3, GAINE OVARIQ
4, GAINE MESODERMIQUE; 5, OVIDUCTE LA
RAL; 6, OVIDUCTE COMMUN; 7, JEUNE OVOC
8, CELLULE FOLLICULAIRE; 9, CELLULE MES
RMIQUE

Tous les stades de l'ovogénèse peuvent s'observer dans l'ovaire de l'imago.

Le germarium est très réduit par rapport au vitellarium qui occupe la plus grande partie de l'ovariole. Le jeune imago venant d'éclore ne montre sur ses 6 ovarioles, qu'un seul ovocyte mûr. Les cellules nourricières dans la zone A, sont devenues pycnotiques. Les cellules folliculeuses entourant le jeune ovocyte, se réduisent, après avoir produit le chorion, à quelques cellules périphériques espacées.

L'ovocyte mûr et prêt à être pondu se décolle de la gaine mésodermique et se rétrécit légèrement en son milieu. Il est impossible d'observer le noyau de l'ovocyte mûr.

On remarque dans la zone B, des échanges nutriciels entre les trophocytes et l'ovocyte. Ceux-ci semblent toutefois être réalisés suivant un mode particulier ; le pont nourricier semble s'établir exclusivement entre un seul trophocyte et l'ovocyte, la cellule nourricière déversant son cytoplasme dans l'ovocyte (PL. 7). Dans cette zone B, le noyau de l'ovocyte se situe toujours vers son pôle antérieur, aux environs du lieu de déversement du contenu cytoplasmatique des trophocytes.

Sur l'ensemble des ovarioles, 6 ovocytes, dans la zone A, se colorent au réactif de SCHIFF différemment des ovocytes qui leur font suite. Sur ces 6 ovocytes de zone A, un seul est mûr et de forme typique.

La vitellogénèse étant un processus continu chez *Aphytis*, ce genre peut être classé dans le groupe des Hyménoptères appelés « Synovogéniques » par FLANDERS (1950).

En ce qui concerne le stockage du matériel reproducteur, nous n'avons jamais constaté l'emmagasinement d'ovocytes mûrs dans les conduits génitaux (oviducte latéral ni oviducte commun), bien que les dimensions des deux conduits laissent présumer une telle possibilité.

Sur les 6 ovarioles, un seul ovocyte est mûr lors de l'éclosion, le chiffre de 12 à 15 œufs mûrs à l'éclosion chez *Aphytis proclia* dénombré par les auteurs russes et cité par BENASSY C. et H. MILAIRE (1971) nous semble trop élevé.

Chez une femelle en pleine ponte, chaque ovariole porte un ovocyte mûr, caractéristique des Hyménoptères que FLANDERS assimile aux « Synovogéniques monootennes ».

Une femelle dont on empêche la ponte, montre une réduction de

PLANCHE 11

Appareil reproducteur femelle d'Aphytis

ANATOMIE D'OVAIRE
NYN- NYMPHE AUX YEUX NOIRS : NYV - NYMPHE AUX YEUX VERTS; JI - JEUNE IMAGO

1.OVAIRE; 2.OVARIOLE; 3. OVIDUCTE LATERAL; 4JEUNES OVOCYTES; 5.OVOCYTE MUR; 6.CELLULES NOURRICIÈRES PYCNOTIQUES; 7.GAINE OVARIQUE; 8.CELLULES NOURRICIÈRES; 9.CELLULES FOLLICULAIRES

la zone B au profit de la zone A (zone des ovocytes mûrs), jusqu'à l'obtention de 3 ovocytes mûrs, cet état de l'ovariole correspond à l'état « polyootenne ».

Or une telle rétention peut se produire dans la nature en cas d'absence de Cochenilles ou de l'hôte préféré.

Le retard dû à la recherche de l'hôte fait passer les ovaires du type monootenne au type polyootenne en un laps de temps relativement court, et cela non par accumulation des ovocytes dans les voies génitales comme chez les *Braconidae* où l'oviducte est modifié et adapté au stockage des ovocytes (FLANDERS, 1950) ; ni par oosorption comme l'a observé FLANDERS (1942). Depuis de nombreux auteurs ont observé ce phénomène chez différents ordres d'Insectes.

D'après cet auteur l'oosorption apparaît seulement quand l'oviposition est inhibée.

Chez *Oryzaephilus surinamensis* (*Coleoptera Sylvanidae*) JARAYA (1969) observe que l'oosorption peut se produire chez des femelles en plein régime de ponte et par la suite privées de ponte.

D'après ONILLON (1969) la femelle de *Tetrastichus utis* ayant à sa disposition un petit nombre d'hôtes refuse de pondre dans le même hôte et résorbe ses ovocytes.

Malgré une rétention d'œufs considérablement prolongée, nous n'avons jamais observé d'oosorption qui est pourtant très commune chez les espèces synovogéniques.

Même chez les femelles pondeuses dont nous avons empêché la ponte, nous n'avons jamais observé d'oosorption.

L'oosorption ne se produit pas non plus chez certains *Encyrtidae* ce qui indique un synchronisme entre l'ovogénèse et l'oviposition, qui d'après FLANDERS (1950) se rencontre chez beaucoup d'Hyménoptères parasites.

a. Ovaire de l'imago issu d'une larve privée de nourriture à la fin de son développement

Nous avons tenté de prélever sur l'hôte des larves d'*Aphytis* de différents âges pour les contraindre à terminer leur développement sans nourriture. Seules en sont capables les larves de plus de 7 jours (comptés à partir de la date de ponte) celles de 7 jours et moins meurent avant d'avoir pu se nymphoser.

Les larves de 8 à 9 jours se développent normalement et don-

nent des imagos qui ne présentent qu'une légère réduction de la taille. A la dissection, ces individus montrent un appareil génital normal mais ayant l'aspect d'une jeune nymphe.

L'ovogénèse semble se dérouler normalement, toutefois, aucun ovariole ne montre la présence d'une zone A ni d'ovocytes mûrs. Ces femelles sont vraisemblablement capables, après l'éclosion, et avec une nourriture abondante, de terminer leur ovogénèse et de pondre normalement.

Il n'est pas surprenant qu'une telle femelle à l'éclosion, n'accepte pas le mâle et ne commence à pondre qu'après une période de temps bien plus longue que chez la femelle normale.

B. Les glandes annexes

1. Les glandes accessoires et la spermathèque

Les glandes accessoires (Collétérique), la spermathèque et la glande à venin sont d'origine ectodermique.

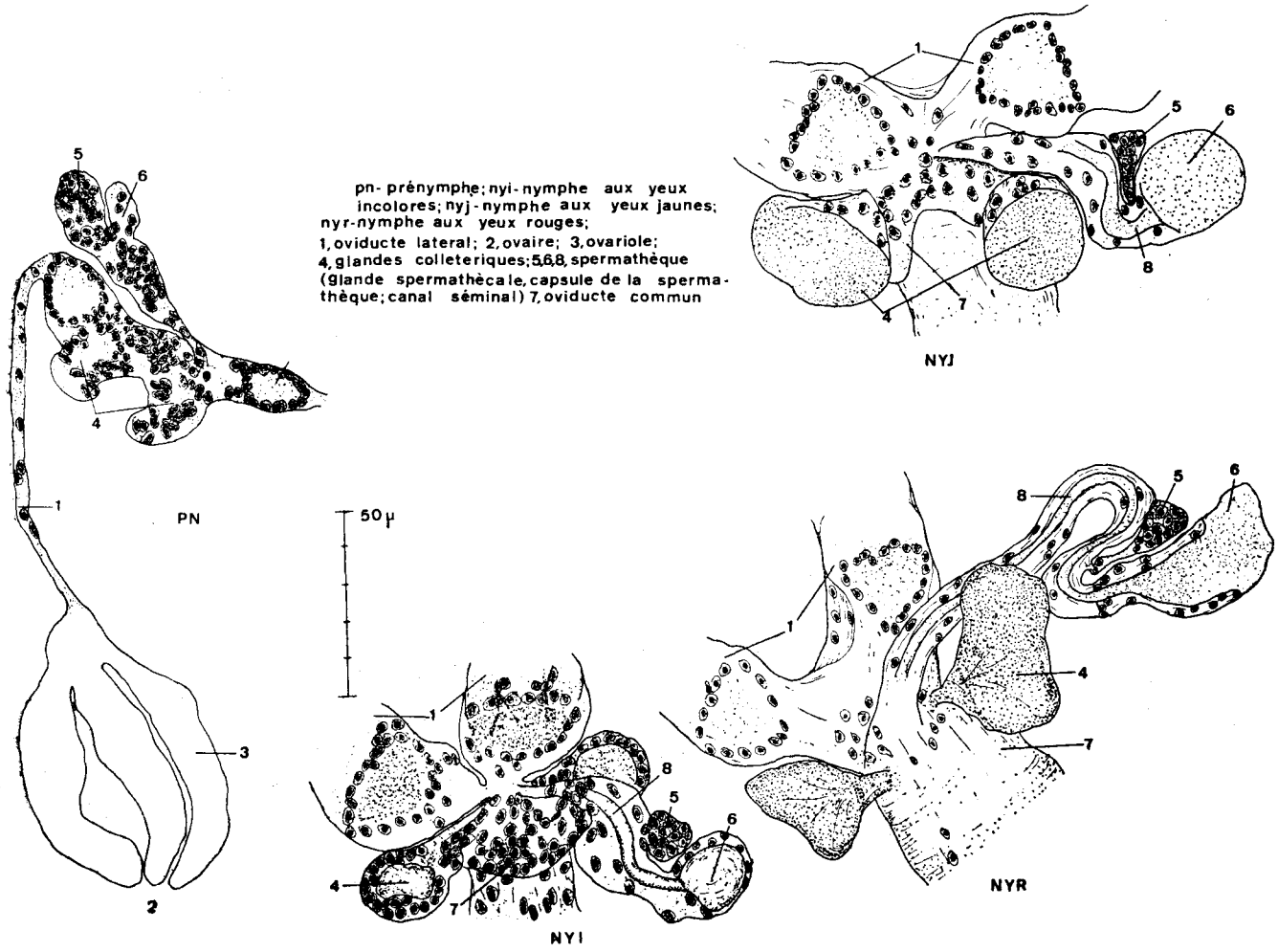
Elles se présentent, chez une larve juste avant l'expulsion du méconium, sous la forme d'une invagination de l'ectoderme semblable aux disques imaginaux des pattes ou des ailes.

Le disque imaginal de l'oviscapte et des glandes annexes est de forme très irrégulière, il est constitué de très petites cellules fortement SCHIFF positives.

Déjà sur une prénymphe, après dissection et montage « in toto » il est possible de distinguer les différentes glandes. Elles se présentent sous la forme de bourgeons se divisant en deux amas cellulaires (PL. 12 A, PN) disposés en cercle, et qui donneront par la suite des glandes accessoires (PL. 12 A, 4). Deux autres bourgeons sont déjà fusionnés à ce stade avec l'oviducte latéral réalisant ainsi un contact avec la partie mésodermique de l'appareil génital. Le 3e bourgeon cellulaire évoluera en donnant la glande et la capsule de la spermathèque (PL. 12 A, 5 et 6).

Chez la nymphe aux yeux incolores et la nymphe aux yeux jaunes les structures deviennent de plus en plus nettes. La glande spermathécale est bien individualisée ; elle comprend un nombre de plus en plus important de cellules qui constituent une masse ovoïde. Le pédicelle de la glande spermathécale commence à devenir visible chez la nymphe aux yeux jaunes.

Anatomie des Glandes Annexes (Glandes collétériques et la spermathèque) d'Aphytis



Les cellules de la glande accessoire se présentent disposées en cercle autour d'une lumière remplie de sécrétion. Ces cellules qui auparavant étaient très intensément colorables par le réactif de SCHIFF, ne le sont déjà plus chez la nymphe aux yeux jaunes et l'observation des glandes accessoires nécessite désormais l'utilisation d'un autre colorant (Noir Chlorazole).

Le canal séminal commence à s'édifier chez la nymphe aux yeux incolores. Il commence à se courber en S chez la nymphe aux yeux jaunes. Cette courbure spécifique en S devient nette chez la nymphe au yeux rouges. A ce stade, la glande de la spermathèque se présente presque sous sa forme imaginale. Elle est coïncée entre la capsule séminale et le canal séminal.

Les cellules de la capsule spermathécale apparaissent rangées en cercle autour d'une lumière ; au fur et à mesure que celle-ci se comble de sécrétion et s'accroît, les cellules migrent vers la base de la capsule, ne laissant qu'une mince enveloppe périphérique. La planche 12 B montre l'évolution de la spermathèque et des glandes accessoires à des stades plus avancés.

Il est intéressant de souligner, que chez la prénymphe, on voit se former, à la base de l'oviducte latéral, un bouchon cellulaire dont les éléments se disposent en cercle, de manière presque identique à ce qu'on observe pour les glandes accessoires de la nymphe aux yeux incolores.

Dans la lumière ménagée par ces cellules semble s'accumuler une sécrétion, vraisemblablement de même signification que celle des glandes accessoires. Ce bouchon est présent chez la nymphe aux yeux incolores, la nymphe aux yeux jaunes, la nymphe aux yeux rouges et la nymphe aux yeux noirs.

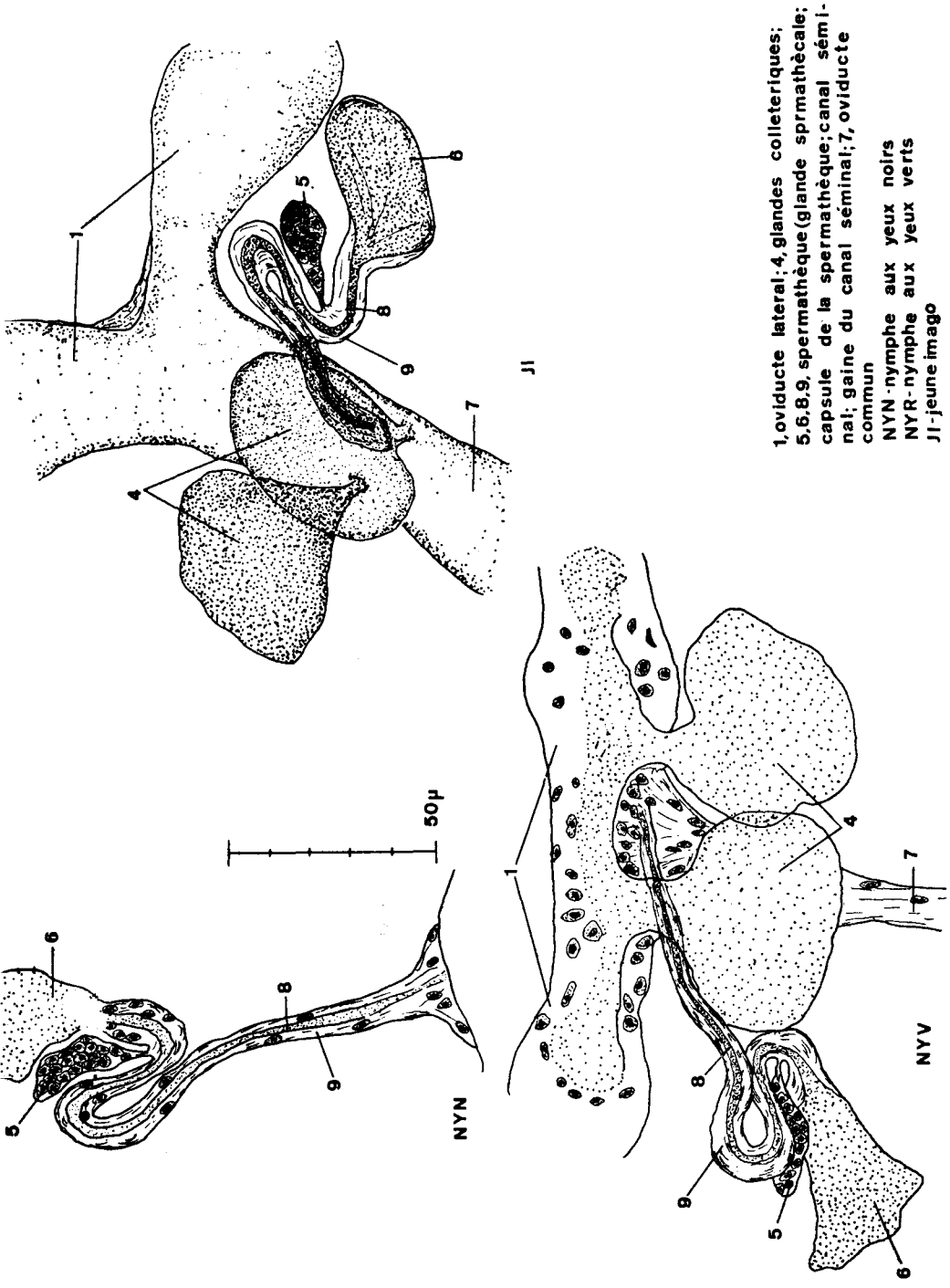
Chez la nymphe aux yeux verts, ce bouchon déverse par un canal son contenu dans la glande accessoire (PL. 12, NYV).

Chez le jeune imago, l'oviducte latéral ne présente plus ces cellules disposées en cercle ni les sécrétions qui étaient visibles pendant tout le stade nymphal.

Les glandes accessoires et la spermathèque du jeune imago sont insérées sur l'oviducte commun, et sont très difficiles à mettre en évidence. En coupe (PL. 7), après coloration à l'Hématoxyline où au Trichrome de PATAY, la glande de la spermathèque, se montre constituée de grosses cellules ménageant une lumière centrale remplie d'une sécrétion qui prend très faiblement les colorants utilisés.

PLANCHE 12 B

Anatomie des Glandes Annexes (Glandes collétériques et la spermathèque) d'Aphytis



1, oviducte lateral; 4, glandes colleteriques; 5,6,8,9, spermathèque (glande sprmathècale; capsule de la spermathèque; canal séminal; gaine du canal séminal; 7, oviducte commun
NYN - nymphe aux yeux noirs
NYR - nymphe aux yeux verts
JI - jeune imago

2. Glandes à venin

Aphytis ne présente qu'une seule glande à venin (cf. supra). Cette glande fonctionnelle correspond à la glande acide.

On peut déjà observer le début de la formation de la glande à venin chez la prénymphe, dans l'invagination ectodermique qui donnera naissance à l'oviscapte, la glande accessoire et la spermathèque.

Chez la nymphe aux yeux incolores (PL. 13 A) la glande acide mesure environ 70 microns. Elle est formée d'un amas de cellules qui augmentent rapidement de taille. Ces cellules, chez une nymphe aux yeux jaunes, ont subi une croissance importante, leur noyau est plus volumineux et elles sont plus espacées les unes des autres. La glande mesure à ce stade 150 microns environ.

Chez la nymphe au yeux rouges, on remarque que les cellules de la glande sont de taille inférieure à celles du stade précédent mais elles sont bien plus nombreuses. On peut observer à ce stade le début de la formation du réservoir qui prend une forme ovale et ne dépasse pas alors 30 microns.

On note chez la nymphe aux yeux verts (PL. 13) une nette augmentation de taille de la glande. Celle-ci présente alors son volume maximal et mesure de 0,2 à 0,3 mm. Les cellules sont devenues à nouveau très grandes avec de gros noyaux. Les dimensions du réservoir, ont nettement augmenté. Le canal de la glande déverse la sécrétion dans l'oviducte commun, au niveau où l'oviducte pénètre entre les deux premières valves de l'oviscapte.

Chez le jeune imago, la glande acide prend sa taille et sa forme définitives. (Cette taille est très grande chez *Aphytis*), le réservoir mesure environ de 70 à 100 microns. Il occupe avec la glande un volume relativement important de la cavité abdominale.

V. Biologie de la reproduction

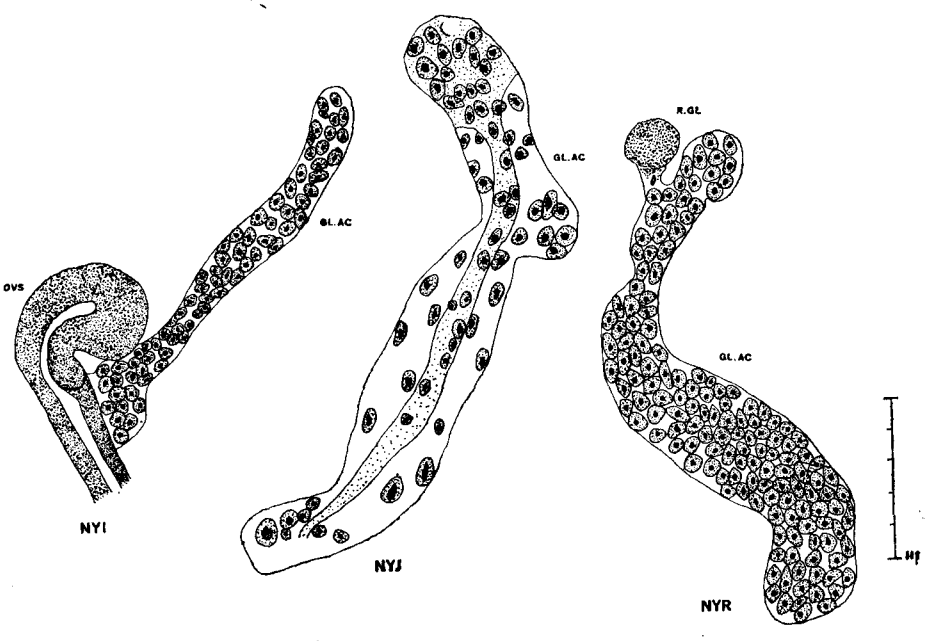
A. Comportement de ponte

Les sites favorables à l'oviposition, chez beaucoup d'Hyménoptères parasites à reproduction synovogénique, sont si rares et si dissimulés que la femelle est caractérisée davantage par une haute capacité de recherche que par une grande fécondité (FLANDERS, 1950).

PLANCHE 13 A

Glandes vénimeuses des nymphes

(Nymphe aux yeux incolores ; (NYI) Nymphe aux yeux jaunes ; Nymphe aux yeux rouges (NYR)



1. Choix de l'hôte

a. Espèces hôtes

Le genre *Aphytis* est spécifique des *Diaspididae ;* cependant, très peu d'espèces présentent une monophagie strictement limitée à une seule espèce de Cochenille. *Aphytis maculicornis* MASI, parasite de *Parlatoria oleas,* semble spécifique de cette Cochenille, quoique TRABOULSI (1968) l'ait obtenu sur *Hemiberlesia lateniae* dans la nature. De plus, l'élevage en masse de cette espèce se fait au laboratoire sur *H. lataniae*.

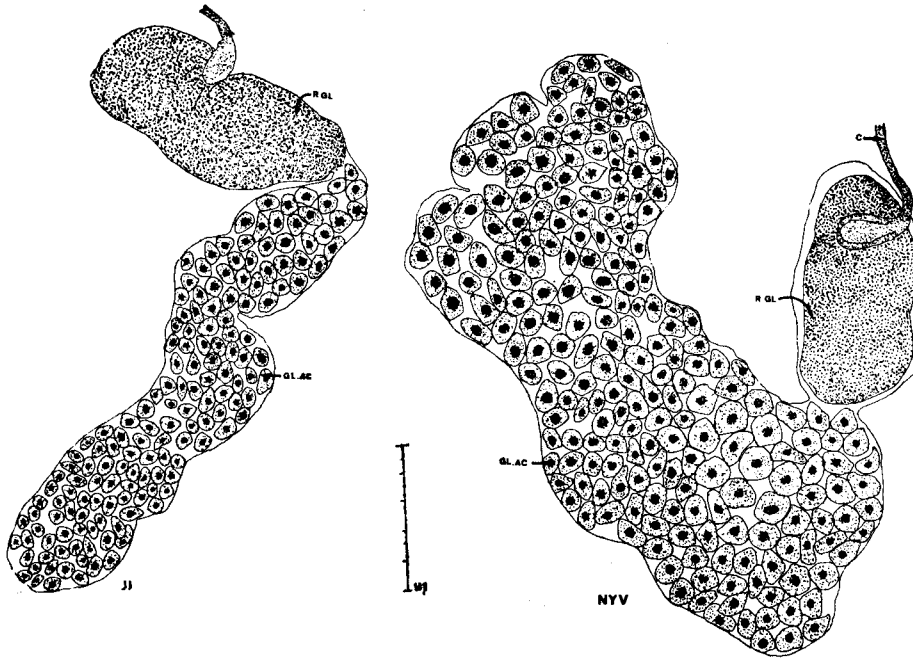
Parmi les espèces d'*Aphytis* à spécificité étroite figurent *Aphytis hispanicus* MERCET sur *Parlatoria pergandei* et *Aphytis lepidosaphes* COMPÈRE sur *Lepidosaphes beckii.* Cette dernière espèce n'a pu être élevée sur aucune autre Cochenille même en transportant l'œuf ou la jeune larve (DE BACH et LANDI, 1961).

D'après BALACHOWSKY (1932), *Aphytis chrysomphali* MERCET est attiré par *Chrysomphalus dictiospermi.* La femelle est capable de dis-

PLANCHE 13 B

Glandes vénimeuses des nymphes

(Nymphe aux yeux verts (NYV) et jeune imago (JI)



tinguer cette Diaspine d'*Aspidiotus hederae* qui est pourtant morphologiquement très voisine.

Tous les *Aphytis* de nos élevages s'attaquent à plusieurs espèces de Diaspines de la tribu des *Aspidiotini* et même très volontiers à *Diaspis echinocacti* qui appartient à la tribu de *Diaspidini.*

Nous avons lâché de nombreux individus d'*Aphytis melinus* dans un cylindre en plastique contenant *Aonidiella aurantii* et *Aspidiotus hederae* sur tubercules de pomme de terre et *Diaspis echinocacti* sur cladodes de figuier de Barbarie, toutes les Cochenilles étant au stade de larve II âgée ou de jeune femelle. Nous avons obtenu : 124 *Aspidiotus hederae* parasitées, 61 *Diaspis echinocacti* et seulement 23 *Aonidiella aurantii.*

b. Stade évolutif de l'hôte

Certains Aphelinides parasites de Cochenilles s'attaquent à tous les stades évolutifs de l'hôte depuis la larve 1 fixée jusqu'à la femelle

pondeuse et la nymphe mâle. Ce cas est celui d'*Aspidiotiphagus citrinus* par exemple (BENASSY, 1958).

Certaines espèces d'*Aphytis* s'attaquent de préférence au stade femelle adulte en pleine ponte : *Aphytis abnormis* How ne s'attaque à *Leucaspis signoretii* que sous sa forme adulte lorsque la femelle a commencé à pondre ou est sur le point de pondre (BALACHOWSKY, 1932).

De même *Aphytis maculicornis*, parasite de *Parlatoria oleae* ainsi que *Aphytis proclia* parasite de *Quadraspidiotus* perniciosus et *Pesudolacaspis pentagoma* (BENASSY, 1967) ne s'attaquent qu'aux femelles pondeuses.

TRABOULSI (1968) observe également que toutes les Cochenilles parasitées par *Aphytis coheni* DE BACH sont des femelles adultes. *Comparella bilasciata* parasite endophage spécifique de *Chrysomphalus aonidium* montre également une nette préférence pour les femelles adultes (CILLIERS, 1971).

D'autres espèces d'Aphelinides parasites de Cochenilles choisissent de préférence les jeunes stades de la Cochenille : *Archonomus bicolor* How, parasite endophage d'*Aspidiotus ostreiformis* et de *Diaspis leperii*, dépose ses œufs dans les larves néonates encore pourvues de pattes et d'antennes (MARCHAL, 1907) (1).

Aphytis chrysomphali n'attaque presque exclusivement que le 2e stade larvaire et le stade nymphal mâle de son hôte (TRABOULSI, 1968).

Prospaltella aurantii, parasite de *Quadraspidiotus pyri* LICHT semble être attiré par le 2e stade larvaire et particulièrement par les pronymphes mâles pour 90 % de la population de l'hôte parasité (BENASSY et BIANCHI, 1967).

TRABOULSI (1968) a remarqué qu'*Aphytis mytilaspidis* forme *ulmi*, parasite de *Lepidosaphes ulmi* montre une préférence qui varie avec les saisons.

Ainsi, cette espèce donne, de mai à août, une génération sur les larves et les nymphes mâles ; de juin à septembre, une génération sur les jeunes femelles et les femelles pondeuses ; et une 3e génération, automnale, à nouveau sur les larves et les nymphes mâles. La première et la troisième génération donnent des individus de petite taille dont 75 % de mâles.

D'une manière générale, les stades évolutifs de la Cochenille que

(1) BALACHOWSCKY (1939).

la femelle d'*Aphytis* refuse pour la ponte sont les larves 1 (phase mobile et fixée), les femelles très âgées en fin de pointe et les nymphes mâles juste avant l'émergence.

Chez crtaines espèces de Cochenilles, *Aonidiella aurantii* notamment, le bouclier de la femelle adulte pondeuse devenu très dur, ne permet pas la pénétration de l'oviscapte de la femelle d'*Aphytis* (1).

La ponte ne s'effectue qu'exceptionnellement sur les stades jeunes de la Cochenille, larve du 1er et début du 2e stade des lignées mâles et femelles et nymphe mâle. En revanche ces stades sont recherchés par la femelle d'*Aphytis* pour la piqûre nutricielle.

Toutes les espèces d'*Aphytis* de nos élevages montrent une préférence très nette pour les larves de 2e stade âgées, les femelles jeunes ou en début de ponte et plus rarement les pronymphes mâles.

c. Etat sanitaire de l'hôte

La femelle d'Aphytis refuse de déposer ses œufs sur un hôte malade ou défectueux ainsi que sur une femelle en fin de ponte et réduite à son squelette externe, ou sur une nymphe mâle juste avant l'éclosion.

Lorsqu'une femelle pique une Cochenille malade, elle retire son oviscapte et recherche un autre bouclier. Cette observation concorde avec celle d'AUBERT (1959) sur *Pimpla* qui retire très rapidement son oviscapte d'une chrysalide en voie de putréfaction ; l'auteur en déduit que la femelle doit posséder, au niveau de l'oviscapte des organes sensoriels chimio-récepteurs qui la renseignent sur l'état physiologique de l'hôte.

ONILLO« (1969) note que la femelle de *Tetrastichus utis* (*Hymenoptera Tetrastichidae*), parasite de *Trioza urticae* (*Hom. Psyllidae*) est également capable de discerner l'état physiologique de son hôte.

Nous avons tenté d'obtenir la ponte en présentant à la femelle

(1) Ce stade de femelle pondeuse peut être parasité chez toutes les autres Diaspines même si elles sont à une phase avancée de la ponte (bouclier plus coriace). Il est très intéressant de constater que ce stade n'est jamais parasité chez *Aonidiella aurantii* bien que son bouclier ne la protège pas entièrement d'un revêtement coriace; la partie pygidiale plus molle pourrait laisser à la femelle d'*Aphytis* une possibilité de ponte qui pourtant n'est jamais exploitée. Devant les adaptations remarquables que les Hyménoptères parasites présentent à l'égard de leur hôte, il est permis de penser, à la vue du comportement des *Aphytis*, qu'aucune des espèces de ce genre n'est un parasite spécifique d'*Aonidiella aurantii*.

d'*Aphytis* des boucliers vides. Tous les essais ont été négatifs et nous n'y avons jamais rencontré un seul œuf d'*Aphytis*.

En élevage, nous avons pu observer des larves sur une Cochenille malade (noircie) ; il est très probable que la Cochenille était encore saine lors du dépôt des œufs.

d. Parasitisme antérieur de l'hôte

Lorsqu'une Cochenille est déjà parasitée par une espèce d'Hyménoptères appartenant à un autre genre, la femelle d'*Aphytis* refuse de déposer ses œufs, quel que soit le stade du premier parasite.

Nous avons présenté à des femelles d'*Aphytis* un cladone d'*Opuntia* porteur de *Diaspis echinocacti* fortement parasité par *Aspidiotiphagus sp.* endoparasite très polyphage. Aucune ponte n'a pu être observée sur les Cochenilles parasitées portant un œuf, une larve ou une nymphe d'*Aspidiotiphagus*.

En revanche, les rares Cochenilles non parasitées de la même raquette portaient un nombre excessif d'œufs d'*Aphytis* (5 à 9).

Lorsqu'une Cochenille est déjà parasitée par un *Aphytis* de la même espèce, la femelle accepte de pondre, sauf si le développement du premier parasite est trop avancé ; généralement, la ponte n'a pas lieu s'il a dépassé le stade œuf. Toutefois, il est possible de trouver des Cochenilles parasitées par les larves d'*Aphytis* d'âges différents, aussi bien dans la nature qu'au laboratoire.

Nous avons pu observer dans les conditions expérimentales jusqu'à 5 femelles d'*Aphytis* occupées à déposer leur ponte dans un seul bouclier d'*Aspidiotus hederae* ou de *Diaspis echinocacti*. Ceci ne se produit que dans des cas de surpopulation d'*Aphytis*, alors que dans les conditions normales, une femelle, quitte le bouclier où elle a commencé à pondre, et en cherche un autre si elle est dérangée par une autre femelle.

e. Sexe de l'hôte

Le dimorphisme sexuel des Cochenilles est très accusé. Le bouclier mâle est nettement plus petit que le bouclier femelle (PL. 15). Nous pensons que le sexe de l'hôte n'intervient dans le choix de la femelle d'*Aphytis* que par les dimensions du bouclier (quantité de nourriture).

Généralement la femelle d'*Aphytis* fécondée recherche les boucliers femelles. Il est plus rare qu'elle ponde dans un bouclier mâle. Ces derniers sont souvent recherchés pour la prise de nourriture.

La femelle non fécondée dépose plus volontiers ses œufs dans les boucliers mâles.

2. Oviposition

Le comportement de ponte, chez les *Chalcidoidea,* a fait l'objet de plusieurs travaux. MACHAL [1] décrit le comportement de ponte chez *Achronomus* bicolor HOW. parasite endophage d'*Aspidiotus osteiformis* et de *Diaspis leperii,* SILVESTRI (1918) [2] celui de *Centrodora cicadae* (*Aphelinidae*), parasite des œufs de *Cicadiae.*

PARKER R. L. et THOMSON W. R. (1928) décrivent le comportement de ponte de *Melittobia acasta* WALK. (*Enlophidae*), parasite de la pupe de Diptères.

GERSON (1968) décrit le comportement de ponte d'*Aphytis hispanicus* MERCET et *Prospaltella inquienda* SIL. respectivement ectoparasite et endoparasite de *Parlatoria pergandei.*

La femelle d'*Aphytis* nettoie d'abord ses antennes à l'aide de sa 1re paire de pattes et de ses pièces buccales, puis son abdomen avec ses pattes postérieures. Elle monte sur le bouclier de la Cochenille et le palpe de ses antennes pour en faire l'exploration dans tous les sens. La palpation antennaire semble être plus tactile qu'olfactive.

La femelle courbe l'extrémité de son corps, se soulève très haut sur ses pattes, enfonce son oviscapte dans le bouclier et pond un œuf qui est toujours déposé sur la partie dorsale de la Cochenille. Elle adopte parfois une position plus horizontale en poussant son oviscapte vers l'arrière pour l'enfoncer dans le bouclier ou le glisser entre le substratum végétal et le bouclier ; elle dépose alors son œuf sur la partie ventrale de la Cochenille.

La femelle ne dépose jamais d'œuf lors de la première piqûre, comme le remarque GERSON (1968) sur *A. hispanicus.* La première piqûre renseigne vraisemblablement la femelle sur l'état sanitaire de l'hôte. S'il s'agit d'un hôte malade, trop vieux ou déjà parasité, la femelle retire son oviscapte et recherche un autre bouclier.

Si après la première piqûre, l'hôte est reconnu convenable, la femelle effectue une deuxième piqûre, au cours de laquelle elle injecte le venin de son volumineux réservoir. On peut le vérifier expérimentalement en disséquant la femelle qui vient d'effectuer la piqûre. Il est

(1) BALACHOWSKY (1932).

(2) FERRIÈRE (1965).

facile d'observer une importante diminution du volume du réservoir de la glande à venin.

Ce n'est que la troisième piqûre qui est suivie du dépôt de l'œuf.

Généralement, la piqûre est suivie du dépôt d'un seul œuf mais il est possible d'observer le dépôt de deux œufs pour une seule piqûre de l'oviscapte.

Selon AUBERT (1959), les Hyménoptères dont le sexe est à la disposition de la femelle pondeuse, ne déposent qu'un seul œuf par piqûre ; cependant chez les Hyménoptères moins évolués qui ne commandent pas le sexe de leur descendance, la femelle émet plusieurs œufs lors de chaque piqûre.

Une femelle peut pondre deux, trois, très rarement quatre œufs dans un même bouclier, en deux trois ou quatre piqûre d'oviscapte. Il est très intéressant de remarquer que chez une Cochenille déjà parasitée par une même femelle, la ponte peut s'effectuer dès la deuxième piqûre. Il est permis de penser que la femelle détecte la présence de son propre venin.

Il est très fréquent de retrouver plusieurs œufs par Cochenille.

Ces œufs peuvent provenir d'une seule ou de plusieurs femelles d'*Aphytis*. Ces observations ne concordent pas avec celles de GERSON qui ne trouve qu'un seul œuf d'*Aphytis hispanicus* par bouclier de *Parlatoria pergandei*, très rarement deux, et si le cas se produit, un seul évolue jusqu'au stade imaginal.

Tant au laboratoire que dans la nature, nous avons fréquemment observé deux, trois ou plusieurs œufs par bouclier. Sur *Aspidiotus hederae* dans la nature, nous avons pu observer jusqu'à 6 œufs par bouclier et 8 chez *Diaspis echinocacti*.

Dans les conditions expérimentales du laboratoire, où le nombre d'*Aphytis* est nettement supérieur au nombre de Cochenilles le nombre d'œufs pondus peut dépasser 15 par bouclier.

Dans un cas seulement nous avons pu observer 13 larves issues d'un même bouclier et qui ont toutes donné un imago.

Généralement il survit rarement plus de 8 larves par bouclier.

Les individus ainsi obtenus sont de taille nettement inférieure à la normale ; leur longévité et leur fécondité sont plus faibles comme l'observe BOULETREAU (1971) sur *Pteromalus puparum* (*Hym. Chalcidoidea*).

Dans la nature et au laboratoire dans des conditions normales d'élevage, on trouve rarement plus de trois larves d'*Aphytis* par bouclier, et le plus souvent une seule.

En général, le nombre d'œufs pondus est approximativement en rapport avec la taille de l'hôte ; nous partageons ici le point de vue de NIKOLSKAYA (1952).

Les boucliers mâles ne portent que très exceptionnellement deux larves d'*Aphytis*.

3. Conséquence de la ponte sur l'hôte

IMMS (1916) note que les Hyménoptères parasites exercent une action inhibitrice sur la ponte de leur hôte ; la réduction du nombre d'œufs serait d'autant plus sensible que l'attaque d'*Aphytis* aurait été plus précoce. BENASSY (1952) remarque le même phénomène sur *Lepidosaphes ulmi* : plus l'attaque est précoce, plus la ponte est réduite et plus la larve d'*Aphytis* est volumineuse.

D'après HARTLEY (1922) [1], la larve de premier stade du puceron attaqué par *Aphelinus semiflavus* HOW. ne peut arriver à mâturité sexuelle, alors qu'une larve de troisième stade peut terminer son développement et produire une descendance, quoique moins nombreuse.

Nous laissons une Cochenille quelques heures dans une cage en présence d'*Aphytis*, de façon à ce qu'elle soit porteuse d'un ou plusieurs œufs. Nous la prélevons avec beaucoup de précautions, sans la blesser, à l'aide de pinces. Après un bain de quelques heures dans le Bouin alcoolique suivi d'un lavage à l'alcool et d'une coloration au Bleu de Toluidine, on remarque que seuls les endroits lésés, correspondant ici à la piqûre de l'oviscapte de la femelle d'*Aphytis*, se colorent en bleu. Le reste du corps demeure jaune (acide picrique). Il est facile de compter les piqûres.

Elles sont toujours en nombre supérieur à deux, mais, suivant le nombre d'œufs pondus, elles peuvent être plus nombreuses. Comme le remarque HARTLEY (1922), sur l'hôte d'*Aphelinus semiflavus* la larve de 2e stade âgée sur laquelle une femelle d'*Aphytis* a déposé un œuf est incapable de terminer son développement et d'atteindre la mâturité sexuelle. Ceci est également vrai pour la jeune femelle qui n'a pas encore commencé à pondre ; elle ne parviendra jamais à déposer des œufs.

---

(1) *in* NICOLSKAYA (1952).

Si la piqûre de ponte est pratiquée sur une Cochenille en pleine ponte, celle-ci se poursuit mais la fécondité sera réduite.

Cette inhibition de la ponte ne semble pas être une conséquence de l'effet de spoliation mais de la quantité de venin injecté lors de la piqûre.

Si on dépose délicatement une larve d'*Aphytis* en pleine nutrition sur une jeune Cochenille femelle juste avant la ponte, indemne de piqûre, la larve s'installe rapidement et se nourrit, sans empêcher la Cochenille de pondre.

Inversement si on retire les œufs (ou les jeunes larves qui en sont issues) qu'une femelle d'*Aphytis* a déposés sur une Cochenille jeune avant la ponte, cette femelle, bien que déopurvue de parasite, ne pond pas.

Cette expérience semble prouver que le seul facteur d'inhibition de la ponte de la Cochenille est le venin.

On ne peut toutefois accepter sans quelques réserves cette explication car l'expérience nécessite d'enlever le bouclier de la femelle, opération qui diminue considérablement sa ponte ou parfois la supprime, même si la Cochenille n'a pas été en contact avec *Aphytis*.

B. Sex-ratio et détermination du sexe

1. Matériel et techniques

Le prélèvement des organes végétaux (branches, feuilles, fruits) porteurs des Cochenilles (*Aspidiotus hederae, Aonidiella aurantii, Chrysomphalus dictyospermi*) a été effectué dans la région de Meknès et de Sidi Slimane pendant l'été 1971 et une partie de l'automne de la même année.

Le printemps de l'année 1971 a été très pluvieux dans cette région et très défavorable à la reproduction et au développement d'*Aphytis*. De ce fait, nous avons dû examiner un très grand nombre de cochenilles pour obtenir une quantité suffisante d'individus parasités.

Pour l'étude du *sex-ratio* dans la nature, nous avons effectué le prélèvement des organes végétaux au hasard sur l'arbre selon chaque orientation, à la périphérie et à l'intérieur de la frondaison.

Les organes végétaux infestés ont été examinés systématiquement en soulevant le bouclier de chaque Cochenille, mâle ou femelle. Nous

n'avons retenu à l'occasion de cet examen que les *Aphytis* présentant la pigmentation nymphale correspondant aux deux espèces suivantes : *A. melinus* et *A. chrysomphali.* Nous avons fréquemment rencontré sur *Aspidiotus hederae* une espèce d'Aphytis à coloration nymphale entièrement noire. Cette espèce ne faisant pas partie du cadre de cette étude a été systématiquement éliminée.

L'étude du *sex-ratio* au laboratoire a été pratiquée sur *Aphytis melinus.* Cette espèce a été élevée sur deux Diaspines ; *Aspidiotus hederae* et *Diaspis echinocacti.* Nous avons utilisé comme supports végétaux, des courges, des pommes de terre, et des cladodes d'*Opuntia.*

Nous avons introduit les Cochenilles dans une cage contenant des *Aphytis* puis nous les en avons retirées au bout d'une heure ; après avoir éliminé tous les *Aphytis* des supports végétaux, nous les avons mises dans la salle d'élevage. Nous les avons examinés du 14e jusqu'au 17e jour.

Nous avons distingué le sexe exclusivement chez la nymphe aux yeux verts ; à ce stade, l'oviscapte de la femelle peut s'observer facilement à travers les téguments nymphaux. Les stades nymphaux immatures ont été conservés jusqu'à l'obtention des yeux verts. Les stades larvaires ont été rejetés. Le seul caractère retenu pour la distinction des sexes a été la présence ou l'absence de l'oviscapte.

2. Observation en milieu naturel

La valeur du sex-ratio des *Aphytis* prélevés dans la nature figure dans le tableau 1.

Si nous effectuons le calcul à partir du total du nombre des femelles et des mâles d'*Aphytis* selon la Cochenille hôte et selon la plante-hôte, nous obtenons pour *Aspidiotus hederae* sur *Accacia* le rapport numérique des sexes chez *Aphytis* de 311 femelles pour 281 mâles

Pour *Chrysomphalus dictyospermi* sur bigaradier, nous obtenons 239 femelles pour 194 mâles d'*Aphytis.*

Le sex-ratio dans le premier et deuxième cas est sensiblement égal à 1, ce qui signifie qu'il existe environ un mâle pour une femelle dans la nature. Ceci nous permet de supposer que la totalité des femelles d'*Aphytis* sont fécondées dans la nature, d'autant plus qu'un mâle peut féconder plusieurs femelles.

Si nous examinons le sexe des *Aphytis* provenant de Cochenilles femelles, plusieurs cas se présentent suivant le nombre de nymphes d'*Aphytis* par bouclier.

Lorsqu'une femelle d'*Aphytis* dépose un seul œuf dans un bouclier d'une Cochenille femelle, cet œuf évolue en donnant une femelle dans 4 cas sur 5.

Lorsque deux œufs sont déposés dans un bouclier femelle, on observe dans 98 % des cas un mâle et une femelle, quelles que soient l'espèce d'*Aphytis,* l'espèce de la Cochenille hôte, ou la plante hébergeant la Cochenille.

Lorsque 3 œufs sont déposés, le rapport numérique des sexes est en moyenne encore voisin de 1 ou plus souvent favorable au sexe femelle. Généralement, sur 3 nymphes d'*Aphytis* provenant d'un même bouclier de Cochenille femelle, on obtient deux femelles et un mâle, plus rarement deux mâles et une femelle. Ceci est encore plus net au laboratoire.

Le sex-ratio calculé à partir des *Aphytis* prélevés sur des Cochenilles mâles dans le cas d'un œuf par bouclier est l'inverse de celui calculé à partir des Cochenilles femelles : 4 mâles pour 1 femelle.

Sur les Cochenilles mâles, il est très rare de rencontrer deux œufs par bouclier. Lorsque le cas se produit, on observe soit un mâle et une femelle d'*Aphytis,* soit deux mâles ; nous n'avons jamais observé deux femelles.

3. Observations en conditions expérimentales

Nous présentons les résultats de ces observations dans le tableau II. Les totaux du nombre des femelles et des mâles d'*Aphytis* selon la Cochenille hôte et la plante hôte sont les suivants :

— sur *Aspidiotus hederae,* lignée parthénogénétique thélytoque : 429 femelles et 259 mâles soit un rapport numérique des sexes de 2 femelles pour un mâle.

— sur *Aspidiotus hederae* lignée bisexuée : 271 femelles pour 252 mâles, soit un rapport numérique des sexes de 1 (une femelle pour un mâle).

— sur *Diaspis echinocacti* (espèce également bisexuée) 403 femelles pour 210 mâles. Le rapport numérique des sexes est voisin de 2 (deux femelles pour un mâle).

Pour vérifier le sex-ratio dans les condtions expérimentales, nous avons résolu de la manière suivante, le problème du prélèvement des *Aphytis* de la cage d'élevage : nous retirons d'abord le clanode d'*Opuntia* porteur de *Diaspis echinocacti* et nous disposons au fond de la cage des petites boîtes de Pétri. Nous endormons ensuite les Aphytes

au CO_2 ; ceux-ci tombent dans les boîtes de Pétri que nous retirons ensuite. C'est à partir de ces individus que nous calculons le sex-ratio. Nous avons ainsi pu dénombrer 384 femelles pour 228 mâles. Ce rapport numérique des sexes est légèrement différent de celui obtenu à partir du dénombrement effectué sur les boucliers mâles et femelles provenant de *Diaspis echinocacti* (tabl. II).

La différence obtenue provient du fait que dans le 1er cas nous avons calculé le *sex-ratio* uniquement à partir des boucliers des Cochenilles adultes mâles et femelles, sans tenir compte des larves des Cochenilles qui étant donné leur volume faible, donnent surtout des mâles lorsqu'elles sont parasitées. Dans le second cas en revanche, nous effectuons le comptage à partir des *Aphytis* adultes provenant aussi bien des Cochenilles adultes que des larves, d'où l'augmentation relative du nombre des mâles.

La dissection d'une vingtaine de femelles prises au hasard dans la cage d'élevage montre après coloration au Noir Chlorazol, que toutes présentent des spermatozoïdes dans leur capsule spermathécale.

Malgré un *sex-ratio* légèrement favorable au sexe femelle, nous pouvons considérer que dans les conditions expérimentales tout comme dans la nature, toutes les femelles d'*Aphytis sont fécondées.*

Les résultats obtenus dans les conditions du laboratoire sont semblables à ceux obtenus dans la nature.

Il apparaît nettement que :

— dans le cas d'une seule nymphe d'*Aphytis* par bouclier femelle d'*Aspidiotus hederae,* on obtient généralement des femelles en plus grand nombre.

— dans le cas de deux nymphes dans un bouclier femelle, on obtient une femelle et un mâle.

— dans le cas où 3 nymphes sont présentes dans un bouclier femelle, on obtient 2 femelles et un mâle ou plus rarement 2 mâles et une femelle.

— En ce qui concerne les boucliers mâles d'*Aspidiotus hederae* porteurs d'une seule nymphe d'*Aphytis,* le *sex-ratio* est en faveur du sexe mâle, comme nous avons pu l'observer également dans la nature.

Nous examinerons par la suite le cas homologue chez *Diaspis echinocacti.*

Dans les conditions d'élevage, nous pouvons obtenir une augmentation du nombre d'œufs pondus par bouclier en augmentant le nombre

des *Aphytis* jusqu'à le rendre supérieur au nombre des Cochenilles à parasiter.

Ceci nous a permis de noter le sexe des parasites au-delà de 3 *Aphytis* par bouclier de Cochenille.

Ainsi, lorsqu'une Cochenille femelle héberge 4 larves, celles-ci évoluent en donnant 3 femelles et 1 mâle, ou bien 2 femelles et 2 mâles, ce deuxième cas étant un peu plus rare. Quand la Cochenille femelle héberge 5 larves d'*Aphytis*, celles-ci donnent 3 femelles et 2 mâles ou 2 femelles et 3 mâles ; rares sont les cas où l'on obtient 4 femelles et 1 mâle.

Dans les cas de 6, 7, 8 nymphes ou plus par bouclier de Cochenilles femelles, plusieurs possibilités existent.

Etant donné le petit nombre de femelles aussi fortement parasitées, il est difficile d'établir avec certitude les différentes possibilités. Ils ressort toutefois que le nombre des femelles et des mâles augmente en conservant un sex-ratio favorable au sexe femelle.

Il est frappant de constater que chez *Diaspis echinocacti* dans le cas d'une nymphe d'*Aphytis* par bouclier mâle, on observe un rapport numérique des sexes favorable au sexe femelle.

La seule explication de ce phénomène, que nous présentons avec beaucoup de réserves serait que la femelle lors de l'exploration en tous sens du bouclier de l'hôte avant l'oviposition, enregistre seulement la longueur du bouclier. Ainsi s'expliquerait le dépôt d'un œuf femelle sur un bouclier femelle, d'un œuf mâle sur un bouclier mâle d'*Aspidiotus hederae*, mais d'un œuf femelle sur le bouclier mâle très allongé de *Diaspis echinocacti*.

4. Expérience de transfert du parasite

Nous avons vérifié les faits suivants, relatifs à la ponte d'Aphytis sur les Cochenilles femelles :

— si la femelle d'*Aphytis* pond *un* œuf : cet œuf évolue dans la majorité des cas en femelle.

— si la femelle pond *deux œufs*, l'un évolue en femelle, l'autre en mâle, et ce de façon constante.

Lorsque la femelle d'*Aphytis* pond un œuf sous un bouclier mâle, cet œuf évoluera généralement en mâle.

Nous avons entrepris un certain nombre d'essais de déplacement

du parasite d'une Cochenille à une autre, dans l'espoir de modifier ainsi le sexe de l'*Aphytis*.

Afin de déterminer le stade le plus apte à subir le transfert, nous avons mené des essais qui nous ont montré qu'en fait, tous les stades acceptent le transfert, réserve faite d'une importante mortalité que nous attribuons à la brutalité de la manipulation au pinceau.

Ensuite, nous avons voulu savoir quelles conséquences aurait pour l'*Aphytis* le transfert d'un œuf pondu seul chez une Cochenille, à une autre Cochenille où il se trouve également seul. Tous les essais effectués ont abouti au même résultat, à savoir qu'aucun changement de sexe n'est provoqué par le simple déplacement.

Dans nos expériences suivantes, nous avons fait varier le nombre d'*Aphytis* par hôte.

a. Expériences avec *Aspidiotus hederae*

— Transfert des *Aphytis* au stade œuf.

a_1 : les œufs d'*Aphytis* pondus isolément chez les Cochenilles femelles produisent dans la plupart des cas des femelles (TABLEAUX I et II).

Quarante œufs pondus isolément sont prélevés et réunis deux par deux sous le bouclier de 20 Cochenilles ; ils évoluent pour donner 15 femelles et 9 mâles (survivants). Nous n'avons obtenu la survie des 2 parasites transférés par bouclier que chez 6 Cochenilles. Chez chacune de celles-ci, nous avons dans tous les cas trouvé une nymphe mâle et une femelle.

Il apparaît nettement que le rapport des sexes est modifié dans le sens d'une augmentation du nombre des mâles.

a_2 : dix œufs pondus isolément sous des boucliers femelles ont été transférés chacun chez une prénymphe ; nous avons obtenu 2 mâles ; le reste n'a pas survécu.

a_3 : l'installation de trois œufs par bouclier femelle (œufs provenant de Cochenilles femelles, pondus à raison d'un œuf par bouclier), nous a donné sur 30 œufs mis en essais : 18 larves survivantes dont 12 femelles. Chez 3 Cochenilles seulement, les 3 larves par bouclier ont survécu donnant au total 6 femelles et 3 mâles, à raison de 2 femelles et un mâle par bouclier, 3 autres Cochenilles avaient chacune

2 nymphes, qui ont fourni au total trois femelles et trois mâles, à raison d'un mâle et d'une femelle par Cochenille. Enfin, toutes les nymphes solitaires étaient du sexe femelle.

a_4 :En séparant les œufs pondus par deux chez la même Cochenille et en les transférant chacune chez une autre Cochenille, nous obtenons, à partir de 30 œufs, 18 femelles et 3 mâles d'*Aphytis*.

— Transfert des *Aphytis* au stade larvaire. La manipulation des larves est bien plus facile que celle des œufs.

a_5 : Nous transférons des larves solitaires et les réunissons deux par deux chez des Cochenilles femelles. Sur les 40 larves ainsi traitées, nous obtenons 13 femelles et 3 mâles tous solitaires.

a_6 : Nous prenons des larves trouvées par deux chez des Cochenilles femelles et les transférons chez d'autres Cochenilles, femelles, à raison d'une seule par hôte. Sur les 40 larves ainsi traitées, 22 ont survécu : 16 femelles et 6 mâles.

Ces deux derniers essais (a_5 et a_6) ont été menés avec des larves âgées de un à trois jours.

Jamais nous n'avons pu voir se développer côte à côte deux larves transférées ; par la suite, plusieurs observations nous ont montré qu'un phénomène de cannibalisme intervient, même entre deux larves transplantées issues du même hôte. Peu de temps après le transfert, on voit une des deux larves s'enfler, se liquéfier et devenir légèrement translucide ; plus tard, il ne restera que le tégument externe du parasite, accolé à la Cochenille. Ceci a été observé par BROUSSAL (1966) chez *Asaphes et Pachineuron* tous deux parasites du Puceron du chou ; ce phénomène a été nommé « inhibition salivaire » terme de TOTHILL (1922).

Dans le cas d'*Aphytis*, le cannibalisme ne peut être actif puisqu'il est ectophage et que son mode de nutrition fait intervenir une digestion extra-orale consécutive à une injection de salive dans la proie.

La salive contiendrait une substance toxique pour la seconde larve.

Nous comprenons aisément que ce processus joue dans la compétition interspécifique ; nous devons admettre que le même processus joue ici dans une compétition intraspécifique.

Ce qui est remarquable, c'est que tant dans les conditions naturelles qu'en élevage au laboraotire (sans transfert), ce « cannibalisme »

n'est jamais observé, alors qu'il semble être de règle dans les cas de transfert même si les deux larves transplantées sont issues de la même Cochenille hôte.

On peut penser qu'intervient la « préparation » de la proie par la femelle d'*Aphytis* au moyen de son venin ; mais le « cannibalisme » ne se produit pas dans les cas où deux œufs, provenant de Cochenilles différentes sont réunis.

Dans les conditions du laboratoire (sans transfert), la compétition intraspécifique, si elle existe, ne se produit jamais qu'au stade œuf. Nous avons déjà indiqué que, dans des conditions, de surpeuplement, il est possible de trouver un nombre considérable d'œufs chez une Cochenille ; mais, dans le meilleur des cas, 12 individus au plus survivent ; nous ne nous risquerons pas à expliquer ce phénomène dû peut être à une élimination par les femelles pondeuses.

a_T : Les transferts des larves âgées n'ont provoqué aucun changement de sexe ; ce qui s'explique par le fait que leurs gonades sont déjà bien développées. Les essais que nous avons faits ont donné des résultats très semblables à ceux figurant aux tableaux I et II.

b. Expériences sur *Diaspis echinocacti*

Nous reprenons les essais les plus intéressants déjà réalisés avec *Aspidiotus hederae,* c'est-à-dire ceux où l'on a deux œufs par Cochenille.

b_1 : 30 œufs pondus isolément sont réunis deux par deux chez 15 Cochenilles.

Nous obtenons 9 femelles et 8 mâles ; les témoins (30 œufs isolés chez 30 Cochenilles) donnent deux mâles seulement.

b_2 : 20 œufs trouvés deux par deux (qui évoluent systématiquement en 1 mâle et 1 femelle) sont transplantés séparément chez 20 Cochenilles. Nous obtenons 11 femelles et 3 mâles.

Près de 80 dissections ont été effectuées pour vérifier l'état des gonades d'individus transférés au stade œuf et susceptibles d'avoir changé de sexe. Nous espérions trouver des individus aux gonades anormales, des individus intersexués (si bien étudiés par GOLDSCHMIDT (1932) chez *Lymantria dispar* ou encore des gynandromorphes où les deux sexes se seraient développés parallèlement.

Nous avons été surpris de ne constater aucune anomalie dans

la structure de l'appareil génital. Les ovaires ont montré des variations du nombre de follicules dans les ovarioles. Les ovaires des individus tarnsférés au stade œuf, disséqués au stade NYV ou jeune imago, montrent la condition typique des ovaires d'une nymphe aux yeux rouges. Ce retard de la vitellogénèse est tout à fait semblable à celui que l'on observe chez des individus privés de nourriture à l'état larvaire (voir chapitre V). Ceci nous porte à croire que le retard de la vitellogénèse chez les individus transférés provient du fait de la difficulté qu'ils éprouvent à rétablir des relations trophiques avec leur nouvel hôte.

Si nous transférons un seul des deux œufs qu'héberge une Cochenille, sans toucher à l'autre, nous constatons que la larve issue du transfert est plus petite et que sa durée de vie larvaire est plus longue que celle des individus normaux. On peut admettre que la Cochenille piquée par la femelle d'*Aphytis* reçoit, d'une façon ou d'une autre, une préparation qui la rend plus apte à assurer l'alimentation de la descendance de l'*Aphytis*.

Il est arrivé que nous obtenions des individus montrant un appareil génital anormal. Ces individus provenaient d'expériences où nous avions réuni sur une Cochenille 10 larves d'*Aphytis*, de provenance diverses, trouvées isolées, ou réunies par deux ou par trois.

Sur les 5 répétitions de cette manipulation, nous avons obtenu 9 imagos ; dont 7 femelles et 2 mâles, les autres ayant été éliminés par cannibalisme. Ces individus ont montré, à la dissection des gonades anormales.

La planche 14 montre quelques exemples de ces appareils génitaux anormaux et certainement non fonctionnels.

La figure 4 montre une bonne partie de l'ovaire gauche et deux ovarioles de l'ovaire droit régressé ; le troisième ovariole de l'ovaire droit, considérablement développée, ne montre pas la structure normale avec ovocytes suivis des trophocytes ; cela laisse supposer que nous sommes en présence d'un ovariole se transformant en testicule (FIG. 4 A).

La figure 1 de la même planche montre les 6 ovarioles presque complètement réduits.

La figure 2 montre un ovaire gauche bien développé, tandis que les 3 ovarioles de l'ovaire droit sont très régressés.

La figure 5 montre le canal déférent d'un mâle normal ; sur la figure 6, ce canal a plutôt la forme d'une glande accessoire femelle.

L'explication de ce phénomène requiert une étude histologique que nous n'avons encore pu entreprendre.

PLANCHE 14

FIG. 1

FIG. 2

FIG. 3

FIG. 4

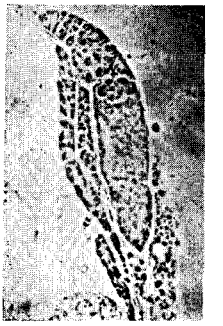


FIG. 4B

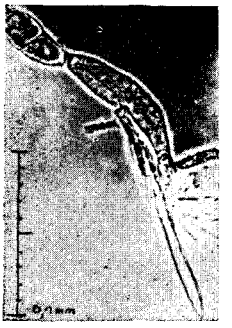


FIG. 5

FIG. 6

LEGENDE DE LA PLANCHE 14

Développement anormal de l'appareil génital d'*Aphytis* obtenu par transfert de 10 larves sur une seule Cochenille.

(L'échelle de la figure 3 est valable pour les figures 1, 2, 3, 4 ; les figures 5 et 6 sont à la même échelle).

FIG. 1 : De part et d'autre de l'intestin, on observe dans les ovaires, les ovarioles fortement régréssés et réduits presque uniquement à leur gaine mésodermique (gaine ovarique).

FIG. 2 : Ovaire gauche presque normal; ovaire droit très réduit.

FIG. 3 : Les 6 ovarioles dans les 2 ovaires de taille considérablement réduite.

FIG. 4 : L'ovaire gauche est très régressé; l'ovaire montre un seul ovariole considérablement développé et les deux autres réduits.

FIG. 4A : Agrandissement de l'ovaire droit de la fig. 4; on ne reconnaît pas dans l'ovariole très développée, la structure typique (ovocytes suivis des trophocytes)
Terme de passage vers un testicule.

FIG. 5 : Canal déférent mâle.

FIG. 6 : Canal déférent montrant une structure atypique, pouvant être rapprochée de celle de la glande accessoire femelle.

5. Détermination du sexe

Le sexe chez les Hyménoptères est déterminé par un phénomène appelé haplo-diploïdie, connu également chez d'autres Insectes : Homoptères (*Coccoïdea et Aleyrodoïdea*), Thysanoptères et même chez quelques Coléoptères (BERLAND) [1].

Les femelles d'Hyménoptères Térébrants et Aculéates déterminent le sexe de leur descendance : sous l'influence d'un ensemble complexe de facteurs de nature externe et interne, elles déposent :

— soit des œufs non fécondés, haploïdes, donnant des mâles

— soit des œufs fécondés, haploïdes, évoluant en femelles.

Ce phénomène a été observé pour la première fois en 1845 par DZIERZON [2] chez l'Abeille.

Les espèces du genre *Aphytis* que nous avons étudiées sont bisexuées (biparentales). La parthénogénèse est un mode de reproduction possible mais peu courant. Dans le cas où les femelles d'*Aphytis* étudiée sont privées de mâle, leur descendance est uniquement de sexe mâle (Parthénogénèse arrhénotoque).

Ceci ne semble pas être la règle chez *Aphelinidae* ni même pour le genre *Aphytis*.

D'après TSHUMAKOVA *in litt.*, *Aphytis proclia* en Russie, au nord de la zone côtière de la Mer Noire, est biparentale avec un ***sex-ratio*** dans la steppe KABARIDINO-BALKARIA de 1 : 1 ; dans la montagne on a 2 femelles pour 1 mâle ; près de la côte de la Mer Noire, 3 à 4 femelles pour l'âme ; et sur la côte l'espèce est devenue uniparentale avec une parthénogénèse thélytoque.

Nos observations sur *Aphytis melinus* et *Aphytis chrysomphali*, sur *Aspidiotus hederae* prélevés sur *Acacia* ou sur les agrumes de la côte atlantique montrent un sex-ratio qui est très proche de celui trouvé dans la région de Meknès.

Un nombre important de facteurs ont été avancés comme étant responsables du sexe des Hyménoptères parasites. Nous ne discuterons que de quelques facteurs pouvant intervenir dans le déterminisme du sexe des *Chalcidoïdea* biparentaux, et, plus particulièrement, du genre *Aphytis*.

---

(1) *in* P.P. GRASSE (1951), Traité de Zoologie.

(2) *in* AUBERT (1959).

a. Cas d'un œuf par hôte

Nous avons vu que la femelle d'*Aphytis* qui dépose ses œufs isolément chez les Cochenilles femelles a une descendance où les femelles sont en majorité ; inversement quand une femelle d'*Aphytis* pond des œufs isolés sous des boucliers de Cochenilles mâles, les mâles prédominent dans la descendance.

La femelle perçoit le volume du bouclier, qui est en relation avec la quantité de nourriture disponible pour ses descendants.

La planche 15 montre la différence de surface entre les boucliers mâles et femelles des Diaspines hôtes de nos *Aphytis*.

Sous le vaste bouclier de la femelle, *Aphytis* dépose de préférence un œuf fécondé ; sur le bouclier plus petit du mâle, elle dépose plutôt un œuf non fécondé.

Beaucoup d'auteurs ont remarqué que les femelles d'Hyménoptères parasites déposent leurs œufs fécondés dans un hôte de grande taille et leurs œufs non fécondés dans un de petite taille.

CHEWYREUV (1913) et, depuis, un grand nombre d'auteurs, ont signalé que les *Ichneumonidae* parasites des chrysalides de Lépidoptères, ont une descendance femelle lorsqu'ils ont pondu dans une chrysalide de grande taille et une descendance mâle dans une petite chrysalide.

AUBERT (1959) a effectué une expérience particulièrement spectaculaire ; il présente à *Itopectis europeator* AUB. et à Pimpla *contemplator* MULL. de petites chrysalides serrées dans du papier de soie ; dans 90 % des cas, il obtient 90 % de femelles chez les petites chrysalides et des mâles chez les grosses chrysalides.

Chez les Hyménoptères évolués et sociaux, le volume de la cellule à couvain et la quantité de nourriture mise à la disposition de la larve influencent le sexe de la descendance (FABRE, 1884 ; BORDAGE, 1912 ; DESCY, 1924, etc.).

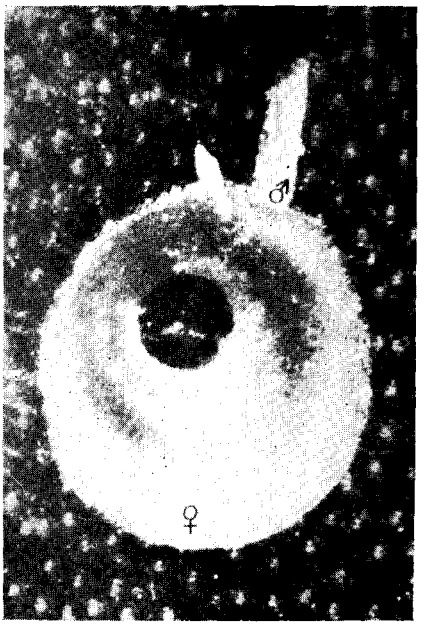
La femelle de *Leptomastix dactilopii* d'après TSHUMAKOVA *in litt.* dépose 92,3 % d'œufs fécondés chez *Pseudocuccus citri* de bonne taille (2,4 à 2,9 mm) et des œufs non fécondés chez un individu petit (1,2 à 1,8 mm). *Trichogramma evanescens* a une descendance composée de 60 à 70 % de femelles chez *Sitotroga cerealella* et de 85 à 90 % dans les œufs de *Pieris brassicae*.

TRABOULSI (1968) a de même remarqué que *Aphytis mystilaspidis* pond 75 % d'œufs haploïdes chez les larves et les nymphes mâles de

PLANCHE 15

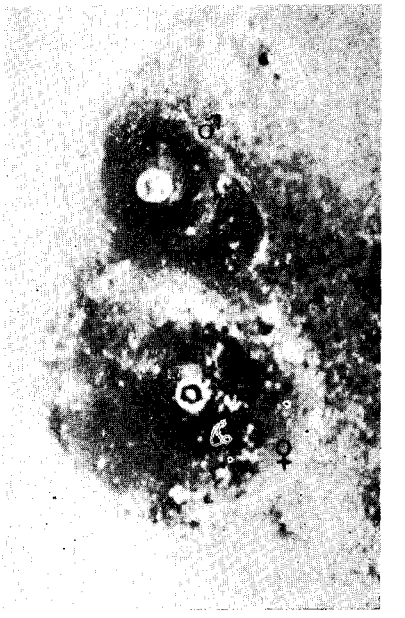
Dimorphisme sexuel de 4 diasadidae

Aspidiotus hederae Vall.



Diaspis echinocacti Bouché

Aonidiella aurantii Maskell



Chrysomphalus dictyospermi Morg.

la Cochenille et une majorité d'œufs diploïdes chez la Cochenille femelle.

L'oviposition préférentielle n'est pas liée exclusivement à la taille de l'hôte, elle est également liée à la spécificité, au sexe et à la densité de population de l'hôte.

D'une manière générale, une femelle fécondée, sur un hôte spécifique et de grande taille, dépose un œuf fécondé (CLAUSEN, 1939 ; GRAUT, 1937 ; BRONSON *in litt.* ; FLANDERS, 1945 ; AUBERT, 1959, etc.).

Certains hôtes stimulent le comportement de ponte chez les femelles parasites sans cependant stimuler la glande spermathécale : hôte non préféré (FLANDERS, 1965).

Du fait de la densité élevée des populations de l'hôte, le temps écoulé entre chaque ponte est très court, beaucoup d'œufs ne sont pas fécondés et donnent des mâles (FLANDERS, 1956). La femelle d'*Aphytis* n'est pas influencé par la densité de population de l'hôte ; elle montre ce qu'AUBERT appelle la « ponte sélective ». Vis-à-vis de chaque hôte, elle montre le comportement qui a été décrit plus haut (voir chapitre : Comportement de ponte).

Une femelle d'*Aphytis* fécondée préfère déposer ses œufs fécondés sur une Cochenille femelle et les œufs haploïdes sur une Cochenille mâle. Nous ne pensons pas que le sexe de l'hôte intervienne dans ce choix, mais que ceci dépende exclusivement de la taille de l'hôte.

Après avoir examiné le bouclier de la Cochenille en tous sens au moyen de ses antennes, la femelle d'*Aphytis* effectue une première piqûre qui doit la renseigner sur l'état physiologique de l'hôte ; après une seconde piqûre associée à l'injection du venin, elle effectue la piqûre de ponte.

Par dissection, on observe que la femelle n'a pas d'œuf engagé dans l'oviducte ni dans l'oviscapte au moment de la première piqûre ; l'œuf ne s'y trouve que lors de la troisième piqûre (PL. I).

Chez une femelle d'*Aphytis* saisie au moment de la troisième piqûre, la dissection montre que les spermatozoïdes sont activés dans la capsule spermathécale.

C'est la sécrétion de la glande de la spermathèque qui active les spermatozoïdes)FLANDERS, 1939). D'après cet auteur, chez les *Aculéates* et les *Chalcidoïdea* la *pars intermedialis* de la spermathèque, contient une valve qui est actionnée par des muscles qui règlent le débit des spermatozoïdes.

Les spermatozoïdes qui sont activés par la glande spermathécale commencent à se mouvoir dans la capsule de la spermathèque la tête orientée vers l'ouverture du canal, ce qui d'après KING. (1962), laisse supposer qu'ils peuvent se glisser dans le spermiducte.

La présence de l'œuf dans les voies génitales femelles (vagin) provoque la libération d'un ou plusieurs spermatozoïdes, qui se déplacent dans le canal séminal, ceci d'après FLANDERS (1939) grâce au gradient de CO_2 renversé, ou, plus vraisemblablement par conrtaction du canal séminal due à sa propre musculature : « sperma pomple » de BRESSLAU [1] (1906). L'œuf, au micropyle tourné vers l'ouverture du canal séminal, est fécondé puis pondu.

Nous avons pu observer l'œuf dans le vagin, sa position avec l'ouverture micropylaire orientée vers la partie antérieure de l'oviducte, donc vers l'endroit de l'insertion du canal séminal ; nous n'avons pas pu observer toutes les phases du schéma de FLANDERS devenu classique.

La spermathèque est le seul régulateur du sexe des descendants, par l'intermédiaire du fluide spermathécal qui active les spermatozoïdes. La spermathèque fonctionne sous l'action des stimuli externes. La réponse de la spermathèque serait fonction de l'intensité de ces stimuli (seuils de stimulation) qui peuvent provenir de l'hôte (taille, odeur, texture, forme, sexe, densité de population) (cf. supra) ou bien d'un complexe de facteurs bioécologiques.

D'après FLANDERS (1956), la capacité de la glande spermathécale et une synchronisation entre la vitesse de ponte et l'éjaculation du sperme chez *Coccophagus ocraceus* HOW. et chez d'autres *Chalcidoïdea* peuvent jouer un rôle important dans le déterminisme du sexe.

Etant donné que les *Chalcidoïdea* en général ont une glande de la spermathèque de petite taille ; il se produit un déséquilibre entre la vitesse de ponte et la libération des spermatozoïdes (substance activatrice en déficit) ce qui provoque la ponte de nombreux œufs haploïdes.

Ceci n'est pas le cas chez *Aphytis* qui, malgré une glande spermathécale relativement petite, a une faible fécondité potentielle. Il est certainement capable de féconder tous ses œufs ; de plus, comme nous l'avons vu plus haut, le temps écoulé entre chaque oviposition est suffisamment long.

Il est peu probable que le volume de la glande puisse jouer un rôle dans le déterminisme du sexe chez *Aphytis*.

---

(1) *in* AUBERT (1949).

Les espèces proovogéniques, dont l'ovogénèse est complète avant le dépôt des œufs et certaines espèces synovogéniques chez qui l'ovogénèse est un processus continu, ont un grand nombre d'œufs mûrs dans les ovaires ou bien stockés dans les voies génitales. Si le temps entre chaque dépôt d'œuf est court, un certain nombre d'œufs sont pondus sans être fécondés du fait de la petitesse de la glande spermathécale (FLANDERS, 1946).

Les femelles de certains parasites retiennent leurs œufs, soit en raison de l'absence d'accouplement, soit de l'absence de l'hôte préféré ; une fois fécondées, elles déposent des œufs de sexe femelle (TOMSON et PARKER, 1928) chez *Melittobia acasta.*

Chez *Nasonia vitripennis* WAL. selon KING. (1952), la modification de la forme des œufs par posorption empêche la fécondation.

D'après FLANDERS (1945, 1956, 1962), un seul accouplement est insuffisant chez les *Chalcidoïdea,* et excédentaire chez les *Ichneumonidae* pour assurer la fécondation de tous les œufs.

Nous avons déjà vu que la femelle d'*Aphytis* s'accouple plusieurs fois et accepte plusieurs mâles. Une seule copulation suivie d'éjaculation est largement suffisante pour féconder tous les œufs d'*Aphytis* d'autant plus que la fécondité d'*Aphytis* est relativement faible.

Toujours d'après FLANDERS (1929), la « psychologie » de la femelle de *Coccophagus spp.* change avec l'accouplement. Elle se comporte comme hyper-parasite de sa propre espèce (Adelphoparasitisme obligatoire) ou d'une autre espèce (Arrhenoparasitisme secondaire hétérotrophique ZINNA, 1962) avant l'accouplement et comme parasite primaire après l'accouplement.

La femelle d'*Aphytis* non fécondée préfère déposer ses œufs chez les Cochenilles mâles et, quand elle est fécondée, chez les Cochenilles femelles.

Nous avons vu que de toute façon, aussi bien dans la nature qu'au laboratoire, le *sex-ratio* est proche de 1, ce qui élimine la possibilité d'une parthénogénèse arrhénothoque, car toutes les femelles sont généralement fécondées.

AVIDOV et COLL. (1970) ont maintenu à 35°C pendant 5 heures des femelles *d'Aphytis coheni ;* celles-ci, par la suite ont eu une descendance composée d'individus de petite taille. Les mâles étaient en fort pourcentage, et ne semblaient pas capables de féconder les femelles.

Des résultats spectaculaires ont été obtenus sur *Oencyrtus submetalicus* par WILSON et WOOLCOCK (1960). Le sexe de ce parasite, concluent-ils, est déterminé par la température à laquelle se trouvent les femelles avant l'oviposition.

Certains auteurs (BONNEMAISON, 1945 ; CLAUSEN, 1959 ; TRABOULSI, 1968) mentionnent que le *sex-ratio* des Hyménoptères parasites peut varier selon la saison et l'année.

JACKSON (1939), FLANDERS (1956), ARTHUR et WYLIE (1959), AUBERT (1959) ont constaté, chez des parasites internes, que des larves issues d'œufs haploïdes et se développant dans un hôte de grande taille, n'arrivent pas à consommer la totalité de la proie, ce qui provoque une mortalité plus élevée ; les larves issues d'œufs diploïdes subissent également une mortalité chez un hôte de petite taille, du fait du manque de nourriture.

Trop ou trop peu de nourriture ne peuvent expliquer les variations du *sex-ratio* chez *Aphytis* qui est ectophage. Une larve, même si elle n'a pas pu consommer tout son hôte, se nymphose sans difficultés et donne un imago.

b. Cas de deux œufs et plus par hôte

Les tableaux I et II montrent que si la femelle d'*Aphytis* dépose 2 œufs par bouclier, l'un évolue en femelle, l'autre en mâle, ceci dans 98 % des cas, pour toutes les espèces de Cochenilles étudiées, quelle que soit leur plante-hôte.

Si la femelle pond 3 œufs par bouclier, le sexe des descendants se répartit généralement en 2 femelles et 1 mâle (plus rarement 2 mâles et 1 femelle). A partir de Cochenilles hébergeant 4 œufs, sortent soit 2 femelles et 2 mâles soit 3 femelles et 1 mâle, soit 3 mâles et 1 femelle.

Dans le cas de 3 œufs ou plus par bouclier, nous n'avons jamais observé que tous les parasites évoluent en individus de même sexe.

Lorsque nous avons 2 œufs par bouclier, ceux-ci peuvent provenir d'une seule femelle pondeuse d'*Aphytis* ou de deux différentes.

Dans le 1er cas assez rare, où les deux œufs sont pondus par la même femelle, deux possibilités se présentent :

— ou bien les deux œufs sont déposés à l'occasion d'une seule piqûre (possibilité la moins fréquemment réalisée) : il est alors fort vraisemblable que le 1er œuf ait été fécondé (ponte d'un œuf femelle dans

un bouclier femelle) et que le deuxième n'ait pas pu l'être, ce qui expliquerait facilement le *sexe-ratio* de 1.

— ou bien les deux œufs sont déposés séparément à l'occasion de deux actes d'oviposition (possibilité la plus généralement réalisée) : deux éventualités peuvent se présenter :

— soit que la femelle détecte son propre venin, ou l'œuf qu'elle a précédemment pondu et déposerait par conséquent un œuf non fécondé ce qui rendrait compte également du *sex-ratio* égale à 1.

— soit que la femelle ne détecte pas sa ponte précédente et dépose un deuxième œuf fécondé, éventualité qui nous paraît la plus vraisemblable. Ainsi la majorité des deux œufs déposés sur une seule Cochenille femelle serait fécondée. L'un des deux serait susceptible de changer de sexe par la suite (cf. infra).

Dans le deuxième cas, le plus fréquent, les deux œufs proviennent de deux femelles différentes. Ici également, deux possibilités se présentent :

— ou bien la deuxième femelle détecte la ponte précédente et dépose pour cette raison un œuf haploïde, ce qui expliquerait le *sex-ratio* de 1.

Mais les expériences de transfert deviennent alors difficilement interprétables : lorsqu'on isole dans deux boucliers de Cochenilles femelles indemnes, chacun des deux œufs, pondus dans un bouclier de Cochenille femelle, tous deux évoluent en femelles : il faudrait alors supposer qu'un des deux œufs, initialement haploïde ait changé de sexe à la suite du transfert, ce qui ne nous paraît pas vraisemblable.

Difficile également serait l'interprétation des observations portant sur le super-parasitisme dans les cas de 3 œufs et plus par bouclier femelle : suivant cette première éventualité seul devrait évoluer en femelle lœuf pondu par la première femelle. Tous les autres, non fécondés, devraient évoluer en mâles. On observe au contraire une majorité de femelles par rapport au nombre des mâles.

Aussi pensons nous que la deuxième possibilité exposée ci-après, soit plus vraisemblable.

La femelle d'*Aphytis* ne détecterait pas le (ou les) dépôts d'œufs précédents et déposerait un œuf fécondé. Les expériences de transfert apparaîtraient alors comme une vérification expérimentale du fait que les deux œufs pondus dans un même bouclier femelle étaient des œufs diploïdes.

Ainsi, la majorité des œufs déposés seraient des œufs fécondés (di-

ploïdes). Une partie de ceux-ci évoluerait en mâles, à la suite d'un changement de sexe qui interviendrait pendant la vie embryonnaire ou larvaire en cas de super-parasitisme.

Ce changement naturel du sexe serait évité si on transfère le parasite à un stade précoce opportun dans un bouclier femelle indemne (ou débarrassé des parasites précédents) (essais a_4, b_2) ; on pourrait également concevoir qu'un tel transfert rétablisse le sexe initial du parasite si on l'effectue à un stade de développement qui ne soit pas trop avancé.

Inversement, en transférant dans un même bouclier, deux œufs pondus séparément dans des boucliers femelles, on provoquerait expérimentalement le changement de sexe de l'un des deux en mâle.

Nous savons que le super-parasitisme peut, par manque de nourriture, changer le sexe chez des Hyménoptères parasites (FLANDERS, 1945). Le même auteur en 1945 soutenu par WILSON (1962) mentionne des transformations dues au milieu : une femelle potentielle évolue en mâle, cependant les propositions de ces auteurs ne sont pas étayées par des exemples précis.

Chez les Hyménoptères théorie de DIERSON contre laquelle nous ne trouvons aucun obstacle expérimental, le sexe est déterminé génétiquement par les combinaisons chromosomiques (hallo-diploïdes).

Nous pensons avoir montré que le changement de sexe doit ne pouvoir se faire que dans un sens : d'un individu femelle vers un individu mâle. L'œuf fécondé possèderait les potentialités femelles et mâles, cette dernière ne s'exprimant que sous l'influence de certains facteurs écologiques.

Les résultats des essais (a_1 et b_1) où nous réunissons deux par deux des œufs pondus isolément, s'expliquent parfaitement par le fait qu'un certain nombre d'œufs fécondés auraient changé de sexe et évolué en mâles.

Lorsque nous avons séparé des œufs pondus deux par deux (essais a_4 et b_2) ceux-ci ont évolué en femelles, nous expliquons ce résultat par le fait qu'il s'agissait au départ de deux œufs femelles (dans la majorité des cas), qui, séparés, n'avaient plus rien pour les empêcher d'évoluer en femelles.

Si nous avons obtenu quelques mâles, c'est qu'il existait des œufs non fécondés, non susceptibles de changement.

Ce que nous avançons, à savoir que les *Aphytis* sont généralement

de sexe femelle, et peuvent devenir mâle, ne pourra être établi définitivement que par des preuves histologiques et génétiques qui nous font défaut.

A quel moment le sexe change-t-il ? Certainement très tôt dans le cours du développement car nous n'obtenons jamais, à la dissection, d'intersexués [1]. Il est permis de penser que le changement de sexe intervient soit pendant la vie embryonnaire, soit au stade de jeune larve, et qu'il est relativement brusque (la dissection des individus ayant très probablement changé de sexe, ne met en évidence aucun défaut anatomique ; toutefois nous avons pu remarquer dans l'ovogénèse un léger retard presque identique à celui que l'on remarque chez les individus privés de nourriture à l'état larvaire).

L'observation du *sex-ratio* dans le cas de Cochenilles hôtes porteuses d'un ou plusieurs œufs, d'*Aphytis,* ainsi que les résultats des essais de transferts nous ont fourni l'amorce d'une explication concernant certains phénomènes du déterminisme du sexe chez les Hyménoptères parasites ; celle-ci devra s'étayer par des preuves génétiques et histologiques, aussi bien chez les *Aphytis* que chez d'aurtes Hyménoptères ectoparasites.

Conclusions générales

La présente étude a révélé certains aspects peu connus ou nouveaux de la biologie du genre *Aphytis* dans le but d'apporter une contribution à l'étude des *Chalcidoïdea.*

Nous avons fait porter nos observations principalement sur le comportement de prise de nourriture, le comportement d'accouplement qui lui fait suite ; nous avons abordé l'étude de l'Anatomie d'*Aphytis* pour nous pencher plus particulièrement sur celles des gonades et des glandes annexes de l'imago et leur évolution au cours du stade nymphal et imaginal ; les données ainsi acquises nous ont permis d'étudier plus efficacement le comportement de ponte puis les problèmes importants liés au sex-ratio et au déterminisme du sexe.

Nous avons décrit chez le genre *Aphytis*, la nutrition de l'imago aux dépens de l'hôte, ce qui avait été observé par plusieurs auteurs sur d'autres *Chalcidoïdea.*

Les différentes phases du comportement d'accouplement ont été

(1) Les individus aux gonades anormales, que nous avons obtenus (pl. 14), ne semblent pas pouvoir témoigner dans un sens ou dans l'autre dans cette discussion.

notées. Après une courte préparation de la femelle a lieu la première copulation, celle-ci est toujours suivie de l'éjaculation. Les copulations sont réitérées. Le genre *Aphytis* serait donc à rattacher au type *multinuptae* de SCHEVIREW (VOUKASOVITCH, 1927).

L'étude anatomique d'*Aphytis* montre que le système nerveux ventral comprend outre le cerveau, un ganglion sous oesophagien, trois ganglions thoraciques et deux abdominaux.

L'intestin de la larve, de la nymphe ne présente que trois tubes de Malpighi ; un nombre aussi faible n'a jusqu'à présent, jamais été observé chez des imagos d'Hyménoptères.

L'appareil génital mâle est typique des *Chalcidoïdea*. Les organes reproducteurs gonade et glandes annexes) de la femelle ont fait l'objet d'une étude détaillée. Il n'existe qu'une seule paire de glandes accessoires.

Nous n'avons jamais observé la présence de la glande à venin basique, pourtant couramment observée chez les autres Hyménoptères.

Le développement des ovaires a été étudié à partir de la larve ayant terminé sa nutrition. Ceux-ci sont de type méroïstique polytrophique.

L'ovaire comprend un germarium et un vitellarium. D'après nos observations, le germarium occupe les zones A, B et C chez la larve 1 (1), la larve 2, la pronymphe, la nymphe aux yeux incolores et la nymphe aux yeux jaunes. Il n'occupe plus que les zones B et C chez la nymphe aux yeux rouges et la nymphe aux yeux verts. Il est réduit à la zone C chez l'imago.

Chez le jeune imago dès l'éclosion, l'ensemble des ovarioles ne montre qu'un seul ovocyte mûr et prêt à être pondu.

Chez la femelle en pleine ponte, chaque ovariole comprend un ovocyte mûr, comme FLANDERS l'observe chez les espèces qu'il qualifie de « synovogéniques monootènes ». Les femelles empêchées de pondre, ont des ovarioles qui présentent une zone A dilatée, contenant jusqu'à trois ovocytes mûrs par ovariole (« Plyootènes » de FLANDERS).

Nous n'avons jamais observé sur notre matériel, ni stockage des œufs dans les voies génitales, ni phénomène d'oosorption.

L'ovaire d'un imago provenant d'une larve privée de nourriture à la fin de son développement ne montre aucune anomalie anatomique ; on note toutefois un retard dans la vitellogenèse.

---

(1) Les termes de L_1, L_2, L_3 correspondent à notre nomenclature propre pour désigner certaines phases du développement (f. chap. II).

Aphytis ne montre pas de spécificité dans son choix, entre les quatre espèces de *Diaspididae* étudiées comme hôtes.

Les stades évolutifs attaqués de préférence sont la larve de 2e stade âgée, la pronymphe mâle, la nymphe jeune, la femelle jeune et la femelle en début de ponte.

L'œuf d'*Aphytis* n'est jamais déposé dès la première piqûre : la première piqûre renseigne la femelle sur l'état sanitaire de l'hôte et en détermine le refus ou l'acceptation comme hôte de ponte. La 2e piqûre correspond à l'injection du venin. C'est généralement à la 3e piqûre que l'œuf est déposé. *Aphytis,* comme la majorité des ***Chalcidoïdea*** parasites a une « ponte sélective » (AUBERT, 1959).

La femelle ne dépose généralement qu'un seul œuf par piqûre, rarement deux. Plusieurs œufs peuvent être déposés dans la même Cochenille lors de plusieurs piqûres.

Nous avons pu observer le passage de l'œuf dans les voies génitales de la femelle au moment de la ponte et après la ponte. Sa malléabilité est remarquable.

Le nombre d'œufs par cochenille est variable.

Le parasitisme précoce d'une Cochenille femelle par *Aphytis* inhibe toute ponte ultérieure de l'hôte.

Nous avons mis en évidence expérimentalement les effets importants du venin inoculé par la piqûre.

Nous avons entrepris l'étude du sex-ratio d'*Aphytis* dans la nature et au laboratoire. Celui-ci est voisin de 1 : la totalité des femelles est vraisemblablement fécondée.

Nous avons étudié le rapport numérique des sexes d'***Aphytis*** en fonction du stade et du sexe de l'hôte. Les petits boucliers fournissent généralement des mâles et les grands boucliers des femelles d'***Aphytis***.

Nous avons suivi le sex-ratio en fonction du nombre d'***Aphytis*** par bouclier. En moyenne, ce sex-ratio est favorable au sexe femelle.

Nous avons effectué différentes expériences de transfert du parasite d'une Cochenille à une autre. Ces expériences montrent qu'on peut changer le sexe d'une larve d'*Aphytis* de femelle en mâle.

En réunissant plusieurs œufs (issus d'autant de boucliers femelles), on obtient une proportion de mâles qui ne peut s'expliquer que par un changement du sexe des larves initialement femelles.

Effectués sur des larves âgées, les transferts ne produisent aucun changement.

Dans des conditions très particulières, nous avons pu obtenir des individus aux gonades anormales.

Plusieurs facteurs interviennent dans le déterminisme du sexe d'*Aphytis*.

— Avant la ponte et au moment de la ponte, nous avons discuté plusieurs facteurs susceptibles d'agir chez les Hyménoptères et particulièrement *Aphytis*. Le principal facteur est la taille de l'hôte.

— Après la ponte, une modification du sexe déterminée par la femelle pondeuse est possible en cas de super-parasitisme ou expérimentalement en cas de transfert.

Nous apportons pour la première fois des éléments expérimentaux montrant chez les Hyménoptères parasites, la possibilité d'un changement du sexe sous l'influence de facteurs du milieu, postérieurement à sa détermination par femelle pondeuse. Des preuves génétiques et histologiques de ce phénomène restent à rechercher.

BIBLIOGRAPHIE

ARTHUR, A.P. & H.G. WYLIE — 1959. Effects of host size on sex-ratio, development time and size of *Pimpla turionella* L. (*Hym. Ichneumonidae*). — Entomophaga, IV (4), pp. 297-301.

AUBERT, J.P. — 1955. Un état prénymphal nouveau chez les Hyménoptères *Ichneumonidae*. — R. Pat. Veg. Ent. Agric., France, T. XXXIV (3), pp. 159-163.

— 1959. Biologie de quelques *Ichneumonidae, Pimplinae* et examen critique de la théorie de Dzierzon. — Entomophaga, T. IV (2), pp. 75-188.

— 1960. Nouvelle expérience permettant de disposer du sexe chez quelques *Ichneumonidae Pimplinae*. — C.A. Acad. des Sci., pp. 1672-1973.

AVIDON, Z., M. BALSHIN & U. GERSON — 1970. Studies on *Aphytis coheni*, a parasite of the California red scale *Aonidiella aurantii* in Israël. — Entomophaga, 15 (2), pp. 191-207.

BAGHERI-ZENOUZ, A. — 1968. Influence de l'irradiation des grains de blé sur le développement et la reproduction de *Sitophillus granarius* L. (*Col. Curculionidae*). — Thèse 3e cycle, Fac. Sci., Paris.

BALACHOWSKY, A. — 1932. Etude biologique des Coccides du Bassin Occidental de la Méditerranée. — Paris, 214 p.

BAROUGHI-BONAB, H. — 1965. Etude de développement post-embryonnaire de l'ovaire chez *Ephestia kuhniella* Z. (*Lep. Pyralidae*). — Effects des radiations ionisantes, thèse 3e cycle, Fac. Sci., Paris.

BENASSY, C. — 1955. Remarques sur deux Aphelinides : *Aphytis mytilaspidis* Leb. et *Aphytis proclia* Walk. — Ann. Epiphyties, pp. 11-17.

— 1957. Influence du facteur « exposition » sur la répartition des Microhyménoptères parasites de *Coccidea - Diaspididae*. — *Entomophaga*, T. II (4), pp. 165-171.

BENASSY, C. & H. BIANCHI — 1967. Note sur *Prospaltella aurantii* How. Hym. Aphelinidae) parasite de *Quadraspidiotus pyri* Licht dans les Alpes-Maritimes (*Hom. Diaspididae*). — Entomophaga, **12** (2), pp. 181-186.

BENASSY, C. & G. EUVERTE — 1967. Perspectives nouvelles dans la lutte contre *Aonidiella aurantii* au Maroc (*Hom. Diaspididae*). — Entomophaga, **12** (5), pp. 446-459.

BENASSY, C. & H. MILAIRE — 1971. Mission d'étude en URSS sur l'emploi de la lutte biologique en vergers. — Institut National de la Recherche Agronomique, France.

BENDER, J.C. — 1943. Anatomy and histology of the femelle reproductrive organs of *Habrobrocon juglandis*. — Ash. Ann. Ent. Soc. Amer., (36), pp. 537-545.

BONNEMAISON, L. — 1965. Observation écologique sur *Aphelinus mali* Hol. parasite du puceron lanigère (*Erisoma lanigerum* Hausnann). — Ann. Soc. Ent. Fr., (N.S), **1** (1), pp. 143-176.

BOULARD, C.H. — 1967. Etude du développement post-embryonnaire des gonades d'Hypoderme Diptère Oestride. — Thèse 3e cycle, Fac. Sci., Paris.

BITSCH, J. — 1968. Données histologiques sur l'ovogénèse des Mochiles

(Insectes *Thysanoura*). — Ann. Sci. Naturelles Zool., 12e S (X), pp. 267-290.

BORDA, L. — 1896. Appareil génital mâle des Hyménoptères. — Ann. Sci. Nat. Zool., pp. 103-184.

BOUCER, G.E. — 1943. Anatomy of *Monodontomerus dentipes* Boh. and entomophagus Chalcid. — Cand. J. Rev. D. (26), pp. 230-281.

BOURNIER, A. — 1967. Un intéressant parasite de Thysanoptères *Tetrastichus gentii* (*Hym. Chalcididae*). — Ann. Soc. Ent. Fr., (N.S), **3** (1), pp. 173-179.

BROUSSAL, G. — 1966. Etude d'un complexe parasitaire, les Hyménoptères parasites et hyperparasites de *Brevicoryine bracicae* (*Hom. Aphididae*). — Thèse de doctorat ès-sciences naturelles, Fac. Sc., Rungs, 187 p.

BILOTTI, E., G. BENASSY, H. BIANCHI & MILAIRE — 1960. Premiers essais expérimentaux d'acclimatation en France de *Prospaltella perniciosi* Tower, parasite spécifique importé de *Quadraspidiotus perniciosus* Comst. — Proc. Verb. Acad. Agric., France, pp. 707-711.

CARAYON, J. — 1969. Emploi de Noir Chlorazol en anatomie microscopique des Insectes. — Ann. Soc. Ent. Fr., N.S., **5** (1), pp. 179-193.

CARTON, Y. — 1971. Biologie de *Pimpla instigator* L. (*Ichneumonidae, Pimplinae*); I. Mode de perception de l'hôte. — Entomophaga, **16** (3), pp. 285-296.

CHAUVIN, R. — 1956. Physiologie de l'Insecte. — I.N.R.A., Paris, 917 p.

CHAUVIN, R. & COLLABORATEURS — 1968. Traité de biologie de l'Abeille. — Tome I : Biologie et physiologie générale, Masson et Cie., 548 p.

CHEWYREAU, I. — 1913. Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des *Ichneumonidae*. — C.R. Soc. Biol., Paris (74), pp. 695-699.

CILLIERS, CH. J. — 1971. Observations en circular purple scale *Chrysomphalus aonidium* L. and two introduced parasites in western transvaal citrus orchards. — Entomophaga, **16** (3), pp. 269-284.

COMPÈRE, H. — 1955. A systematic study of the genus *Aphytis* Howard (*Hyménoptères, Aphelinidae*) with descriptions of new species. — Univ. California Publ. Ent., **10** (4), pp. 271-320.

DARCHEN, R. & B. DELAGE DARCHEN — 1971. Le déterminisme des castes chez les Trigones (*Hym. Apides*). — Inst. Sociaux, V. XVIII (2), pp. 121-134.

DÉLANOUE, P. & Y. ARAMBOURG — 1969. Contribution à l'étude au laboratoire d'*Eurytoma martellii* (*Hym. Chalcidoïdea Enrytomidae*). — Ann. Soc. Ent. Fr., (N.S), **5** (4), pp. 118-824.

DE BACH, P. — 1956. Relative efficacy of the red scale parasites *Aphytis chrysomphali* Mercet and *Aphytis* « A » on Citrus trees in Southern California. — Bull. Lab. Zool. Portorici, **33**, pp. 134-151.

— 1959. New species and strains of *Aphytis* (*Hymenoptera Aphelinidae*) parasitic on the California red scale, *Aonidiella aurantii* Mask in the Orient. — Ann. Ent. Soc. Amer., **52** (4), pp. 354-362.

— 1960. The importance of Taxonomy to biological control as illustrated by the crytic history of *Aphytis holoxanthus* n. sp. (*Hymenoptera Aphelinidae*), a parasite of *Chrysomphalus aonidium*, and *Aphytis coheni*, sp., a parasite of *Aonidiella aurantii*. — Ann. Ent. Soc. Amer, **53** (6), pp. 701-705.

— 1964. Some species of *Aphytis* Howard (*Hymenoptera Aphelinidae*) in Greece. — Ann. Inst. Phytopath., Benaki, N.S, **7** (1)3, pp. 5-18.

DE BACH, P. & P. SISOJEVIC — 1960. Some effects of temperature and competition on the distribution and relative abundance of *Aphytis* and *A. chrysomphali* (*Hymenoptera, Aphelinidae*). — Ecology, **41** (1), pp. 153-160.

DE BACH, P. & L.C. ARGYRIOU — 1967. The colonization and success in Greece of some imported *Aphytis spp.* (*Hym. Aphelinidae*) parasitic on Citrus scale insects (*Hom. Diaspididae*). — Entophaga, **12**, N° 4, pp. 325-342.

DE BACH, P. & E.B. WHITE — 1960. Commercial mass culture of the California red scale parasite, *Aphytis lingnanensis*. — California Agr. Expt. Sta., Bull. 770, 58 p.

DELUCCHI, V. — 1964. Une nouvelle espèce d'*Aphytis* du groupe *Chi-*

lensis Howard (*Hym. Chalcidoïdea, Aphelinidae*). — Rev. de Path. vég. et Ent. Agri. de France, **43** (2), pp. 135-140.

DOUTT, R.L. — 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. — Ann. Rev. Ent. I.N.C., V (4), pp. 161-182.

D'ROSARIO, A.M. — 1942. On the development and homologies of the genitalia and their ducts in Hymenoptera. — Trans. R. Ent. Soc., London, **92** (2), pp. 363-415.

EUVERTE, G. — 1967. L'Insectarium de Lutte Biologique. Production massive d'*Aphytis* parasites de Cochenilles. — Al Awamia, n° 23, pp. 59-100, Rabat.

FERRIÈRE, C. — 1965. *Hymenoptera Aphelinidae* d'Europe et du Bassin Méditerranéen. — Masson et Cie, Paris, 206 p.

FLANDERS, S.E. — 1937. Ovipositional instincts and developmental sex differences in the genus *Coccophagus*. — Univ. Calif. Publ. Entom., (6), pp. 401-422.

— 1939. Environmental con'rol of sex in *Hymenopterus Chalcidoid*. — Ann. Soc. Amer., Columbus (32), pp. 11-26.

— 1945. The bisexuality of uniparantal Hymenoptera a fonction of the environment. — Amer. Natur. (79), pp. 122-141.

— 1946. Control of sex and sex-limited polymorphisme in Hymenoptera Quart. — Rev. Biol. (21), pp. 135-143.

— 1950. Regulation and ovulation and egg disposal in the parasitic Hymenoptera. — Canad. Ent., (82), pp. 134-140.

— 1952. Biological observations on parasities of the black scale. — Ann. Ent. Soc. Amer., (45), pp. 453-549.

— 1956. The mechanism of sex-artio regulation in the parasitic Hymenoptera. — Insectes Sociaux, T. III, n° 2, pp. 325-334.

— 1959. Differential host relations of the sexes in parasitic Hymenoptera. — Ent. Exp. et App., (2), pp. 135-143.

— 1965. On the sexuality and sex-ratio of Hymenopterus populations. — Amer. Natur., (99), pp. 489-494.

— 1967. Deviate-ontogenetic in the Aphelinid mâle (Hymenoptera) associated with ovipositional behaviour of the parantal femelle. — Entomophaga, **12** (15), pp. 415-427.

GERSON, U. — 1967. *Aphytis riadi* a synonym of *A. chilensis* (*Hymenoptera Aphelinidae*). — Ann. Ent. Amer., (60), n° 5, pp. 116-118.

— 1967$_a$. The natural enemies of the chaff scale, *Parlatoria pergendei* Comstock, in Israël. — Entomophaga, **12**, n° 2, pp. 97-109.

— 1968. The comparative biologies of two Hymenopterus parasites of the chaff scale *Parlatoria pergendei*. — Entomophaga, **13** (2), pp. 163-173.

GOLDSCHMIDT, R. — 1932. Le déterminisme du sexe et l'intersexualité. — Librairie Félix, Paris, 193 p.

HANNA, A.D. — 1935. The morphologie and anatomy of *Enchalcidia caryobory* Han. (*Hym. Chalcididae*). — Bull. Soc. Ent., Egypte T. 19, pp. 326-364.

IMMS, A.D. — 1918. Observations in the insectes parasites of the some Coccidae Quart. — J. Micr. Si., (63), pp. 293-374.

JAMES, H.C. — 1926. The anatomy of a British phytophagus Chalcidoïd of the genus *Harmolita* (*Isosoma*). — Proc. Zool. Soc., London, pp. 75-182.

JARRAYA, M.A. — 1969. Influence de l'alimentation avec des denrées normales ou irradiées sur l'ovogenèse et à fécondité d'*Oryzoephilus surinamensis* L. (Coleoptera Silvanidae). — Thèse de 3e cycle, Fac. Sci., Paris.

JARRAYA, A. & C. LOUIS — 1971. Etude ultrastructurale de l'ovogénèse chez *Oryoephilus surinamensis*. — Ann. Soc. Ent. Fr., (N.S.), **7** (3), pp. 695-708.

JOLY, P. — 1950. Fonctionnement ovarien des Caraoes. — C.R. des séances de la société de biologie, tome CXLIV, p. 1217.

KING, P.E. — 1962. The structure and action of the spermatheca in *Nasonia vitripennis* Walker (Hymenoptera, *Pteromalidae*). — Pros. Roy. Ent. Soc., London, (37), pp. 73-75.

KENNETT, C.E. — 1967. Biological control of olive scale, *Parlatoria oleae* Colvée in deciduous fruit orchard in California. — Entomophaga, **12**, pp. 461-474.

LENSKY, Y. & H. SCHINDLER — 1967. Mortality and reversible inactivation of honey bee spermatozoa in vivo and in vitro. — Ann. Abeille, **10**, (1), pp. 5-16.

MADKOURI, M. 1971. Fertilité d'*Aphytis melinus* De Bach (Hym. Aphelinidae) sur Diaspines (*Hom. Diaspididae*) en fonction de différents facteurs. — Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès.

MORICEAU-HAY, D. — 1968. Contribution à l'étude anatomique de *Platymischus dilatatus* West. (*Hym. Diapriidae*). — Bull. Soc. Zool. Fr., **93**, pp. 269-280.

NARAYANNE, S. & V. RAO SUHBA — 1955. Studies in Insectes parasitisme I-III. The effect of different hostes on the physiology, on the development and the sex-ratio of *Microbracon gelechidae* Ashmed. — Beträge zur Entom., **5** (1, 2), pp. 36-60.

NEWPORT, G. — 1852-1853. The anatomy and development of certain *Chalcididae* and *Ichneumonidae* compared with their special Oeconomy and Insticts; with descriptions of a new genus and species of bee parasites. — Trans. Linn. Soc., London, (21), pp. 61-77.

NIKOLSKAYA, M.N. — 1952. La faune des Chalcidiens de l'URSS (*Chalcidoidea*). — Academie des Sciences de l'URSS, Moscou, Léningrad, 544 p.

ONILION, J.C. — 1969. Action de la densité numérique de *Trioza urtricae* (Hom. Psyllidae) sur l'activité ovarienne de *Tetrasticus utis* Walk. (*Hym. Tetrastichidae*). — Extrait de Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, pp. 57-70.

PARKER, H.L. — 1924. Recherche sur les formes post-embryonnaires des Chalcidiens. — Ann. Soc. Ent. Fr., XCIII, pp. 262-377.

PARKER, H.L. & W.R. THOMPSON — 1928. Contribution à la biologie des Chalcidiens entomophages. — Ann. Soc. Ent. Fr., XCVII, pp. 425-465.

PASSERA LUC, M.M. J. BITSCH & C. BRESSAC — 1968. Observations histologiques sur la formation des œufs alimentaires et des œufs reproducteurs chez les ouvrières de *Palgiolepis pygmaea* Latr. (*Hym. Formicidae.*). — C.R. Acad. Sc., Paris, (266), pp. 2270-2272.

PLATEAUX, L. — 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* Forster. — Ann. Soc. Natur. Zool., 12e série, T. XII, pp. 25-423.

PLOUT, D. — 1970. La spermathèque des voies génitales, femelles des Pyrrhocorides (Hemitera). — Ann. Soc. Ent. Fr., (N.S), **6** (4), pp. 777-807.

SAAKYAN-BARANOVA, A.A. — 1965. Functional peculiaritics of the secreting organs in the parasites of soft brown scale (en russe). — Trudy Zool., Inst., Léningrad, **36**, pp. 96-111.

SEURAT, L.G. — 1899. Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages. — Ann. Soc. Nat. Zool., 8e série (7), pp. 293-303.

SEKKAT, M. — 1972. Contribution à une meilleure connaissance d'*Aphytis melinus* De Bach (*Hym. Aphelinidae*) ; longévité imaginal et influence de la température sur le cycle évolutif. — Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès, Maroc (manuscrit).

SIMMONOS, F.J. — 1963. Genetics and biological control. — Canad. Ent., Vol. 95 (6), pp. 561-567.

SUBBA, U. RAO & P. DE BACH — 1969. Experimental studies on hybridization an sexual isolation between some *Aphytis* species (*Hymenoptera, Aphelinidae*) III. Significance of reproductive isolation between interspecifique hybrids and parantal species. — Evolution, V. 23 (4), pp. 525-533.

— 1969_a. Experimental studies on hydridization and sexual isolation between some *Aphytis* species (*Hymenoptera Aphelinidae*). — Higardia, V. 39 (19), pp. 515-567.

TRABOULSI, R. — 1968. Contribution à l'étude des *Aphytis* Howard au Liban (*Hym. Cahlcidoïdea, Aphelinidae*). — Thèse de 3e cycle, Fac. Sci., Paris.

TCHUMAKOVA, B.M. — 1964. *Diaspidiotus perniciosus* Comst (*Coccoidea, Diaspididae*) and its parasites under the conditions of the soviet far-east. — Revue Ent. de l'URSS, XLII (3), pp. 535-552.

— 1968. Comparative anatomy and biologie of *Tricogramma evanenscens* Westw. (*Hymenoptera Chalcidoidea*). — Trudy Uses Inst. Zasch. Rast., (Proc All. Union. Sci. Res. Inst. Plant. Prot), **31**, pp. 164-182.

— 1968_a. Regulation of fertilization and sexual determinations in progenies of under the conditions of soviet far-east. — Rev. Ent. de l'URSS, **43** (3), pp. 535-551.

TSHUMAKOVA, B.M. & Z.S. GORSUNOVA — 1963. Development of *Prospaltella perniciosi* tow (*Hymenoptera, Aphelinidae*), parasite of San José Scale (*Homoptera Coccoïdea*). — Rev. Ent. de l'URSS, **42** (2), pp. 320-328.

VELTHUIS, H.H.W., F.M. VELTHUIS KLUPPELL & G.A.H. BOSSINK — Some aspects of the biology and population dinamics of *Nasonia vitripennis* Walker (*Hym. Pteromalidae*). — Ent. exp. et appl., **8**, pp. 205-227.

VERNER, J.M. — 1970. Anatomie et histologie des ovaires et de l'appareil génital de *Sitophilus granarius* L. (*Col. Cucculionidae*). — Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S), **6** (1), pp. 243-265.

VOEGELÉ, J. — 1970. Les *Aelia* du Maroc et leurs parasites oophages. — Thèse de Doctorat ès-Sciences naturelles (323 p.), Paris, Al Awamia 30 et 31, Rabat.

VOUKASSOVITCH, P. — 1927. Sur l'accouplement des Hyménoptères parasites. — Ann. Soc. Ent. Fr., (96), pp. 263-269.

WHITE, E.B.P., P. DE BACH & H.H. GARBER — 1970. Artificial selection for genetic adaptation to temperature extremes in *Aphytis lignanensis* COMPÈRE (*Hym. Aphelinidae*). — Hilgardia VHO, (6), pp. 161-191.

WILDES, A. — 1965. Sperm transfer and utilization by the Arrhenotokus wasp *Dahlbominus fuscipennis* (*Hym. Eulophidae*). — Cand. Ent., **97**, pp. 647-657.

WILSON, F. & L.T. WOOLCOCK — 1960. Environmental determination of sex in a parthenogenetic parasite. — Nature, **186**, pp. 99-100.

— 1960_a. Temperature determination of sex in a partenogenetic parasite *Ooencyrtus* submetalicus Howard (*Hymenoptera Encyrtidae*. — Aust. J. Zool., Melbourne, **8**, pp. 153-1969, Australie.

ZINNA, G. — 1960. Recherche sugli insetti I. Specialissazione entomoparassitica negli *Encyrtidae :* Sutdio morfologico, etologico e fisiologico del *Leptomastix dactylopii* Howard. — Bull. del lab. Ent. Agr., Portici, V, XVIII, pp. 1-148.

Achevé d'imprimer sur les presses des
EDITIONS MAROCAINES ET INTERNATIONALES
11, Avenue de Rabat
TANGER

المملكة المغربية

45

العوامية

مجلة مغربية للبحث الزراعي

ادارة البحث الزراعي

ـ الرباط ـ

اكتوبر 1972