

Etude de la fécondité de *Tamarixia radiata* (Waterston, 1922) (Hymenoptera: Eulophidae), ectoparasitoïde primaire du psylle asiatique *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera: Psyllidae), vecteur du greening des agrumes.

S. QUILICI, H. JOULAIN et R. MANIKOM*

FERTILITY OF *TAMARIXIA RADIATA* (WATERSTON) (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE), A PRIMARY ECTOPARASITOID OF THE ORIENTAL CITRUS PSYLLA *DIAPHORINA CITRI* KUWAYAMA (HOMOPTERA: PSYLLIDAE), A VECTOR OF GREENING IN CITRUS.

S. QUILICI, H. JOULAIN and R. MANIKOM.

Fruits, Numéro spécial Agrumes 1992, p. 184-194

ABSTRACT - The fertility of *Tamarixia radiata* was evaluated under controlled temperatures ranging from 20 to 35°C. Two methods of observation were used:

- The first method consisted in a regular examination of host nymphs under microscope for the counting of eggs laid by *T. radiata*. This technique although tedious was the most appropriate.

- The second method which is somewhat less accurate was based upon the evaluation of the number of mummified psyllid nymphs.

For the most favourable temperatures (25 and 30°C), the fecundity of a single *T. radiata* female may reach up to 300 eggs during the adult lifespan, with a subsequent number of *D. citri* mummified nymphs reaching 230 per female. The average mummified nymphs per *T. radiata* female is number of 115. For temperatures of 20°C and 35°C, fertility decreases and the average number of mummified nymphs is only 30.

During our research the following data were recorded: i) *T. radiata* exhibits a strong preference for the last nymphal instar of its host, ii) the sex ratio is of 66% females among the descendants, and there is evidence of an arrhenotokous parthenogenesis, iii) Superparasitism remains low and occurs mainly when the parasitisation rate is high.

ETUDE DE LA FECONDITE DE *TAMARIXIA RADIATA* (WATERSTON, 1922) (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE). ECTOPARASITOÏDE PRIMAIRE DU PSYLLE ASIATIQUE *DIAPHORINA CITRI* KUWAYAMA (HOMOPTERA: PSYLLIDAE), VECTEUR DU GREENING DES AGRUMES.

S. QUILICI, H. JOULAIN et R. MANIKOM

Fruits, Numéro spécial Agrumes 1992, p. 184-194.

RESUME - Une évaluation de la fécondité de *Tamarixia radiata* a été effectuée dans une gamme de températures allant de 20 à 35°C, en utilisant deux méthodes. La première, consistant à relever régulièrement le nombre d'oeufs pondus après examen des larves-hôtes, a donné des résultats satisfaisants. Une seconde méthode, moins précise, consiste à attendre le stade de la momification et dénombrer les momies. Aux températures les plus favorables, 25 et 30°C, la fécondité peut atteindre 300 oeufs pendant la durée de vie de l'adulte et le nombre de momies 230 par femelle de *T. radiata*, la moyenne étant de 115 momies. A 20 et 35°C, les fécondités sont plus faibles: le nombre moyen de momies tombant à 30 par femelle seulement. Lors de cette étude on a également pu mettre en évidence une nette préférence pour le dernier stade larvaire de l'hôte, un sex-ratio voisin de 66 p. 100 de femelles dans la descendance, et une parthénogenèse arrhénotoque.

Le superparasitisme reste assez faible et se manifeste surtout lorsque le taux de parasitisme est élevé.

INTRODUCTION

Le greening est une grave maladie de dégénérescence des agrumes, d'origine bactérienne, transmise par deux Homoptères Psyllidae: *Diaphorina citri* KUWAYAMA, le psylle asiatique, et *Trioza erytreae* (Del GUERCIO), le psylle africain des agrumes. Aujourd'hui encore, il constitue l'une des causes majeures de la faible productivité du verger agrumicole de nombreuses régions d'Asie ou d'Afrique de l'Est et du Sud (AUBERT, 1987).

La lutte contre le greening fait généralement appel à des méthodes intégrées (AUBERT, 1990). Dans certaines régions pourtant, le problème a été en grande partie résolu par le recours à la lutte biologique contre les psylles vecteurs. Ainsi, à l'île de la Réunion, l'introduction de deux hyménoptères chalcidiens, *Tamarixia dryi* (WATERSTON) parasitoïde du psylle africain et *Tamarixia radiata* (WATERSTON), parasitoïde du psylle asiatique, s'est révélée d'une efficacité quasi-totale (ETIENNE, 1978; ETIENNE et AUBERT, 1980; AUBERT *et al.*, 1979). *T. erytreae* a ainsi été éradiqué de la Réunion alors que *D. citri* maintient de faibles populations, essentiellement sur une Rutacée ornementale: *Murraya paniculata* (LAM.) JACK. (AUBERT

* - CIRAD-IRFA, Laboratoire d'Entomologie, Bassin Martin - B.P. 180 97455 SAINT PIERRE CEDEX - Réunion.

et QUILICI, 1983; 1988).

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer le succès obtenu à la Réunion : absence d'hyperparasites, existence d'un hôte-relais de *T. dryi*, courte durée du cycle des parasitoïdes (AUBERT et QUILICI, 1983). Encouragés par ce résultat, d'autres pays insulaires ont également engagé des programmes de lutte biologique contre *D. citri* à l'aide de *T. radiata* : l'île Maurice (QUILICI, 1986; 1991 a), Taïwan (CHING-CHIN CHIEN, 1988 ; CHING-CHIN CHIEN *et al.*, 1989 ; SHUI-CHEN CHIU et CHING-CHIN CHIEN, 1989) et les Philippines (GAVARRA *et al.*, 1990). Ce parasitoïde, décrit par WATERSTON en 1922 du Punjab (Inde) est également indigène en Chine, dans les provinces de Fujian et Guangxi (TANG YU QING, 1988 ; 1990), Indonésie (NURHADI, 1987), Thaïlande (AUBERT, 1989), Malaisie (QUILICI, 1991 b), Népal (LAMA *et al.*, 1988) et Arabie Saoudite (AUBERT, 1984).

Toutefois, la biologie de ce précieux auxiliaire restait très mal connue. Après une première étude de certains paramètres de sa biologie (FAUVERGUE et QUILICI, 1991), il nous a donc semblé intéressant d'évaluer sa fécondité, qui constitue, avec la capacité de recherche de l'hôte et la durée du cycle de développement, un des facteurs prépondérants pour la réussite en lutte biologique. Cette étude a été menée à plusieurs températures (dans une gamme allant de 20 à 35°C) afin de mieux cerner les exigences écologiques du parasitoïde et, à terme, de mieux situer les régions et saisons les plus favorables à son action.

Dans une phase préalable de l'étude, une mise au point méthodologique nous est apparue nécessaire pour définir une méthode efficace d'étude de la fécondité de ce type de parasitoïde.

MATERIEL ET METHODES

Elevage du psylle-hôte.

L'élevage des psylles nécessaires aux expérimentations a été mené sur *M. paniculata* qui constitue, avec *Citrus aurantifolia* (CHRISTM.) SWINGLE, la plante-hôte préférentielle du psylle asiatique (AUBERT, 1987). Par ailleurs, celle-ci s'avère moins sensible que les Citrus aux attaques de différents ravageurs, comme le tarsonème.

Les plantes en pots ont été régulièrement taillées afin d'obtenir les jeunes pousses nécessaires à la ponte des femelles de psylles. Ainsi, sur un stock total de 160 plants de *M. paniculata*, quatre ont été taillés quotidiennement pendant la durée des essais. Afin d'éviter toute contamination des élevages, les plants taillés sont traités à l'aide d'un mélange d'endosulfan et parathion-éthyl (P.C. Diphène) puis entreposés dans une serre en mousseline fine. Dans ces conditions, un nombre suffisant de jeunes pousses (4-5 par plante) peut être obtenu après environ 15 jours pour peu que les plantes soient bien arrosées et correctement exposées à la lumière solaire naturelle.

En vue de la production des larves de l'hôte, on utilise quatre grandes cages de ponte en plexiglass (60 x 60 x 60 cm), aérées, pouvant contenir 5 plants chacune. Celles-ci sont placées dans une salle climatisée (T : 28 à 30°C ;

H.R. : 60-80 p. 100 ; photopériode : 16 h, sous trois néons). Dans chacune d'elles, une population de 100 à 200 adultes de *D. citri* est introduite. Les plants sont maintenus dans la cage de ponte entre 3 et 5 jours en fonction du nombre d'oeufs déposés. Lorsque celui-ci est jugé suffisant (minimum d'environ 60 oeufs/pousse), le plant est retiré et remplacé par un autre.

Pour permettre un développement satisfaisant des larves de psylles, les plantes doivent présenter une bonne activité photosynthétique et recevoir une alimentation minérale suffisante. Pendant la durée du développement larvaire, elles sont entreposées dans une pièce climatisée à 25°C possédant une grande vitre donnant à l'extérieur. Elles sont ainsi exposées, outre la lumière des néons, à un appoint de lumière naturelle ; un peu d'engrais liquide leur est fourni de temps en temps.

Les plants sont maintenus dans ces conditions pendant une dizaine de jours jusqu'à leur utilisation, lorsque les larves de psylles sont parvenues au 4e ou 5e stade (L4 ou L5). Ceux-ci peuvent aisément être distingués des autres stades d'après l'état de développement de leurs ébauches alaires (CHING-CHIN CHIEN *et al.*, 1989). Les larves de ces deux stades ont tendance à se concentrer à la base des rameaux en cours de lignification.

Etude de la fécondité.

• Comptage des momies.

Nous avons choisi d'évaluer la fécondité du parasitoïde par le contrôle régulier du nombre de momies produites. Les essais ont été effectués en pièces ou enceintes climatisées à 20, 25, 30 ou 35°C selon les cas. Nous avons été amenés à tester successivement trois méthodes, décrites ci-dessous :

- Méthode 1 : rameaux coupés.

Chaque femelle de parasitoïde est isolée dans un cylindre de plastique (hauteur : 20 cm ; diamètre : 8 cm) ; celui-ci est fermé à sa partie supérieure par une mousseline sur laquelle on dépose un peu de miel. A l'intérieur du cylindre on place un rameau de *M. paniculata*, convenablement infesté de L4 et L5 (50 larves au minimum), dont l'extrémité trempe dans un flacon rempli d'eau. Un film de cellophane empêche les larves de descendre dans le flacon et de s'y noyer.

Au bout de 2 jours, les rameaux sont retirés du cylindre et remplacés par de nouveaux. Ils sont entreposés une semaine à 25°C, période au terme de laquelle toutes les larves vivantes du parasitoïde ont «momifié» leur hôte. Les momies sont alors dénombrées et placées dans une petite boîte aérée en attendant l'émergence des adultes. Six femelles ont été étudiées selon cette méthode, à 20°C.

- Méthode 2 : grandes cages.

On utilise deux grandes cages aérées en plexiglass (longueur et largeur : 30 cm ; hauteur : 60 cm) conçues pour

recevoir chacune un plant entier de *M. paniculata*, bien infesté par des larves de *D. citri*. Cinq femelles fraîchement émergées et deux mâles de *T. radiata* sont introduits dans chaque cage. Au bout de deux jours, on retire et remplace le plant, en ayant au préalable récupéré les adultes de parasitoïde à l'aspirateur à bouche. Cette méthode a été testée à 20°C.

- Méthode 3 : manchons.

On utilise des tubes en plastique transparent (longueur : 7 cm ; diamètre : 2.2 cm) fermés à une extrémité par de la mousseline, dans lesquels on introduit l'extrémité d'un rameau. L'entrée du tube est entourée d'une bande de mousseline qui peut être refermée hermétiquement sur le rameau avec une ficelle.

A chaque température, dix femelles ont été ainsi suivies de leur émergence jusqu'à leur mort. Tous les deux jours, le manchon contenant une femelle numérotée est placé sur un nouveau rameau infesté. Le rameau précédent est étiqueté et le plant est, dans la mesure du possible, entreposé à 25°C pendant une semaine. Les momies sont ensuite dénombrées et prélevées.

Au début de l'essai, puis tous les 8 jours, un mâle est placé en présence de chaque femelle pendant deux jours, afin d'éviter la parthénogenèse. L'alimentation est constituée d'un peu de miel déposé sur la mousseline.

● Comptage des oeufs.

Avec les méthodes précédentes, l'évaluation de la fécondité potentielle peut être sous-estimée, du fait notamment de la mortalité avant momification. Afin d'obtenir une évaluation plus précise, nous avons effectué sur un nombre réduit de femelles (2 par température) des comptages du nombre d'oeufs pondus tous les deux jours.

On utilise pour cela la méthode des manchons déjà décrite. Dès que le manchon est retiré du rameau, les larves de psylles sont soigneusement retournées une à une sous la loupe binoculaire. Les larves saines, parasitées et superparasitées sont alors dénombrées.

Etude du sex-ratio.

Une partie des adultes de *T. radiata* émergés des momies prélevées lors de l'étude de la fécondité a été sexée à chaque température. Pour la détermination du sex-ratio, nous n'avons pas tenu compte des descendants issus des oeufs pondus les deux premiers jours de la vie de la femelle, qui a pu commencer à pondre avant de s'accoupler.

Etude de la parthénogenèse.

Douze femelles jeunes et vierges de *T. radiata* ont été placées, pendant une semaine à 30°C, dans une grande cage (longueur et largeur : 30 cm ; hauteur : 60 cm) contenant un plant de *M. paniculata* convenablement infesté par des larves de *D. citri*. L'ensemble des momies formées a été prélevé puis on a établi le sex-ratio de tous les adultes émergents.

Conditions abiotiques.

Les conditions régnant dans les différentes pièces ou enceintes climatisées sont résumées dans le tableau 1. Un thermohygromètre placé dans chaque enceinte a permis de vérifier la constance de ces conditions. Dans les salles climatisées, l'amplitude thermique peut atteindre 2°C, mais ces écarts restent brefs.

Pour les essais en étuve, les plants et les insectes sont sortis de l'étuve pour les manipulations réalisées à 25°C. L'hygrométrie qui règne à l'intérieur des manchons où vivent en permanence les parasitoïdes est sensiblement différente de celle des enceintes et semble varier entre 80 et 90 p. 100.

RESULTATS ET DISCUSSION

Mise au point méthodologique.

Les essais conduits selon la méthode 1 ont été rapidement abandonnés suite à plusieurs problèmes inattendus. Lors du prélèvement des rameaux portant les larves-hôtes, on a constaté que, pour les jeunes pousses axillaires, les larves âgées de psylle se placent souvent à la jonction de la pousse et de la tige principale lignifiée. Il est alors difficile de prélever le jeune rameau sans tuer une partie des larves puis de faire tremper son extrémité dans l'eau sans noyer d'autres larves. De ce fait, un grand nombre de pousses pourtant bien infestées n'ont pu être utilisées comme prévu. De plus, lorsqu'un rameau sectionné est placé dans le flacon d'eau, certaines larves montrent une forte activité déambulatoire le long de la tige ou des parois du cylindre. Ce comportement entraîne une mortalité trop importante de larves saines ou parasitées.

Avec la méthode 2, le principal problème est la récupération de toutes les femelles vivantes du parasitoïde au moment du remplacement des plants. Celle-ci demande trop de temps et un certain nombre de femelles ne peut être retrouvé malgré un examen minutieux du plant. Les essais avec cette méthode ont été interrompus après 14 jours, alors qu'il ne restait plus qu'une femelle par cage contre 5 au début.

TABLEAU 1 - Conditions abiotiques au cours des expérimentations.

	Salle 1	Salle 2	Salle 3	Etuve climatisée
Température (° C)	20	25	30	35
Hygrométrie (p. 100)	50 à 80	50 à 80	50 à 80	50 à 80
Photopériode	16 h sous 900 lux	16 h sous 3500 lux	16 h sous 2500 lux	16 h sous 300 lux

Avec la méthode 3, les larves de psylles montrent toujours une propension à descendre le long de la tige mais ne vont qu'en faible nombre sur les parois du manchon. Transparent et de dimensions réduites, celui-ci permet de récupérer assez facilement la femelle du parasitoïde. Toutefois, du fait de la petite taille de l'insecte, un certain nombre de femelles sont perdues ou écrasées lors des changements de manchons. Cette dernière méthode est cependant apparue la meilleure et a donc été adoptée en définitive.

Influence de la température sur la longévité des femelles.

Seules les femelles mortes naturellement ont été prises en compte pour le calcul de la longévité moyenne (tableau 2). Comme l'ont montré FAUVERGUE et QUILICI (1991), on constate que la durée de vie des femelles décroît lorsque la température augmente entre 20 et 35°C. Toutefois, sans doute du fait des faibles effectifs considérés, les moyennes ne diffèrent pas significativement entre 20 et 25°C, ni entre 25 et 30°C. A 35°C, la longévité moyenne n'est que de 7 jours, ce qui confirme bien que cette température est défavorable pour les femelles du parasitoïde.

Pour les températures de 20, 25 et 35°C, les longévités enregistrées sont du même ordre de grandeur, quoique légèrement inférieures à celles des travaux antérieurs (CHING-CHIN CHIEN, 1988 ; FAUVERGUE et QUILICI, 1991). La comparaison est toutefois difficile, du fait des méthodes différentes employées : dans la présente étude, les femelles disposent d'hôtes sur lesquels elles peuvent pondre, de miellat (en plus du miel) mais sont régulièrement manipulées ; ce qui n'est pas le cas dans le travail de FAUVERGUE et QUILICI (1991), ni probablement dans celui de CHING-CHIN CHIEN (1988).

A 30°C, nous avons enregistré une longévité très supérieure par rapport aux travaux déjà cités, ce qui pourrait être lié à la présence d'hôtes. A cette température où le

métabolisme de l'insecte est accéléré, les femelles pourraient présenter un fort besoin physiologique de ponte, dont la non-satisfaction entraînerait une réduction de longévité.

Influence de la température sur la fécondité totale.

La fécondité totale et la fécondité journalière moyenne ont été calculées à partir des femelles mortes naturellement et des femelles disparues présentant une longévité supérieure à la moyenne.

Si l'on considère le nombre de momies, les fécondités totales moyennes obtenues aux températures extrêmes de la gamme choisie (20 et 35°C) sont proches, respectivement 31 et 23,6 momies/femelle (tableau 3). Par contre, les longévités étant très différentes à ces deux températures, les fécondités journalières moyennes le sont également. Aux températures intermédiaires, 25 et 30°C, on obtient également des fécondités totales moyennes assez similaires (117,3 et 115,9 momies/femelle), beaucoup plus élevées qu'à 20 et 35°C. Toutefois, on note qu'à chaque température, une ou plusieurs femelles ont une fécondité faible, nettement inférieure à la moyenne.

L'interprétation des résultats obtenus avec la méthode du comptage des oeufs (tableau 4) s'avère plus délicate : en effet l'effectif est trop limité et de plus, à 25°C, les deux femelles n'ont pu être suivies jusqu'à leur mort naturelle. Il se confirme toutefois que 25 et surtout 30°C sont des températures favorables pour la ponte. On remarque une forte hétérogénéité des résultats à 35°C. Par ailleurs, contrairement à la méthode précédente, on observe que certaines femelles peuvent présenter une bonne fécondité à 20 ou 35°C.

A notre connaissance, il n'existe pas d'autre étude sur la fécondité d'une espèce du genre *Tetrastichus* ou *Tamarixia* effectuée à différentes températures ou basée sur le nombre

TABLEAU 2 - Longévité imaginale moyenne des femelles de *T. radiata*.

Température (° C)	Effectif	Longévité moyenne (en jours) *	Ecart-type
20	5	32,6 a	7,2
25	5	24 ab	9
30	10	22,4 b	4,6
35	9	7 c	2,3

* - Les moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement l'une de l'autre au seuil de 5 p. 100 (test de Mann et Whitney).

TABLEAU 3 - Fécondité totale et journalière moyenne de *T. radiata* : méthode de comptage des momies.

Température	Effectif	Fécondité totale		Fécondité journalière	
		Moyenne *	Ecart-type	Moyenne *	Ecart-type
20	7	31 a	16	0,91 a	0,51
25	6	117,3 ab	89,9	4,04 ab	2,44
30	8	115,9 b	53,7	5,48 b	2,35
35	7	23,6 a	9	3,08 b	0,74

* - Les moyennes suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre au seuil de 5 p. 100 (test de Mann et Whitney).

TABLEAU 4 - Fécondité totale et journalière moyenne de *T. radiata* : méthode de comptage des oeufs.

	Température (° C)				
	20	25	30	35	
Femelle 1	Fécondité totale	212 *	161	337	161
	Fécondité journalière moyenne	5,3	7,3	16	20,1
Femelle 2	Fécondité totale	30	242	310 *	13 *
	Fécondité journalière moyenne	3,7	9,3	10,3	2,2
Femelle 3	Fécondité totale	-	-	-	2 *
	Fécondité journalière moyenne	-	-	-	0,4

* - femelles mortes naturellement.

de momies. L'étude de Mc DANIEL (1970) sur la fécondité de l'espèce voisine *T. dryi* a été réalisée à une température variable (maximum de 27°C le jour, minimum de 13°C la nuit) : cet auteur mentionne une moyenne journalière de ponte variant entre 3 et 10 oeufs. Ces valeurs correspondent tout à fait à la fécondité journalière moyenne que nous avons enregistrée à 20 et 25°C, comprise entre 3,7 et 9,3 oeufs/femelle. Cet auteur a rencontré des problèmes méthodologiques identiques aux nôtres, liés à la perte d'insectes lors des manipulations puisque, sur les 13 femelles utilisées au départ, 9 ont été perdues ou blessées. Ceci a rendu difficile l'évaluation de la fécondité totale ; toutefois la variabilité individuelle apparaît plus importante que dans nos essais, et peut atteindre un facteur 10. Notons que Mc DANIEL (1970) ne propose que 20 larves par jour à chaque femelle, ce faible effectif ayant pu avoir un effet négatif sur la fécondité ; malgré tout, l'une des femelles étudiées déposa 445 oeufs en 45 jours.

D'après ONILLON (1967), la fécondité de *Tetrastichus upis* WALKER, parasitoïde de *Trioxa urticae* L. en régions tempérées, atteint en moyenne 184 oeufs/femelle, sur une durée de 33 jours. Là encore, la fécondité journalière moyenne (5,6 oeufs/femelle) est à rapprocher de celle de *T. radiata*.

Influence de la température sur l'évolution de la fécondité au cours du temps.

L'observation des courbes de fécondité moyenne (figure 1) montre que le nombre de momies obtenues sur les deux premiers jours est relativement élevé (de 9,9 momies à 35°C à 1,9 momies à 20°C). La période de préoviposition peut être encore plus courte, et inférieure à une journée (figure 3 ; femelle 15 à 35°C) ; elle dure parfois plus de deux jours (figure 3, femelle 13 à 25°C).

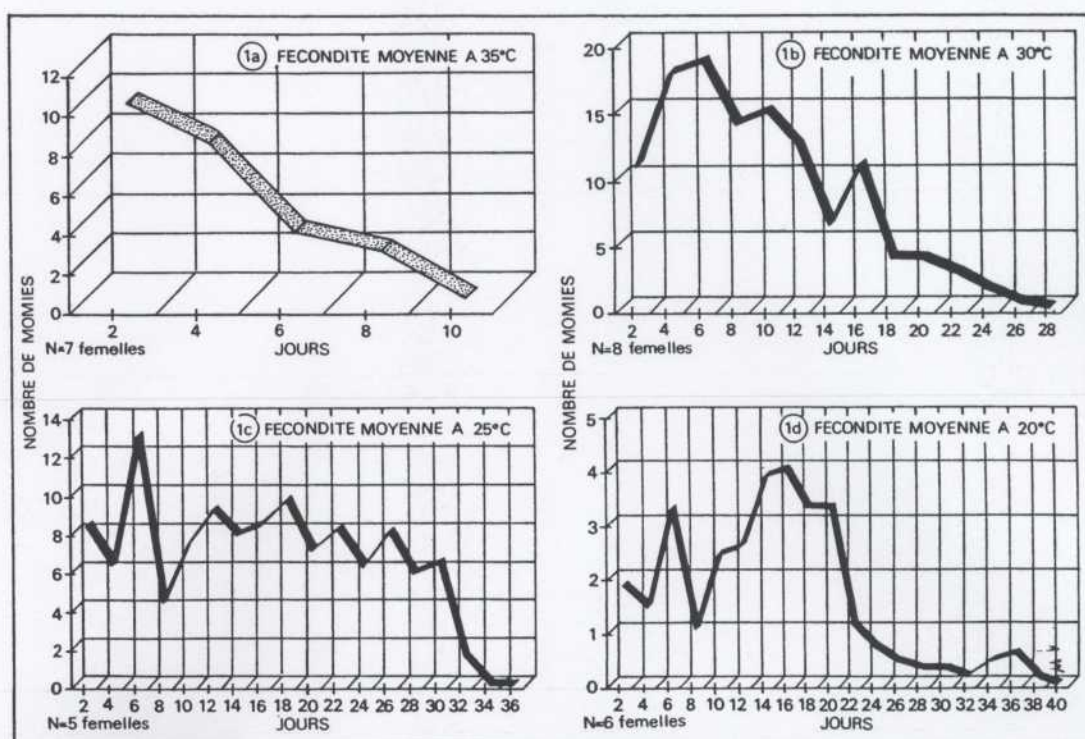


FIGURE 1 - Influence de la température sur l'évolution de la fécondité au cours du temps chez *T. radiata* (d'après le nombre de momies).

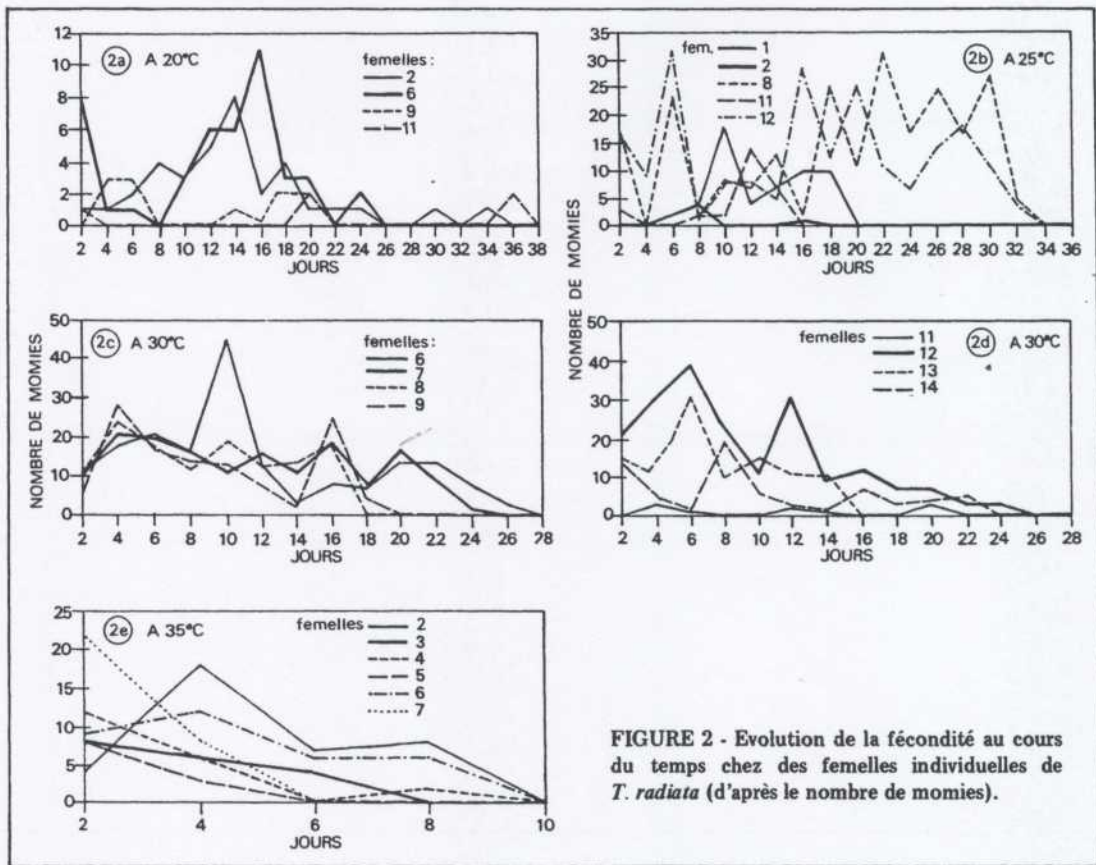


FIGURE 2 - Evolution de la fécondité au cours du temps chez des femelles individuelles de *T. radiata* (d'après le nombre de momies).

On note en général à toutes les températures, une nette baisse de la fécondité aux derniers jours de la vie des femelles.

- à 35°C, où les femelles vivent peu de temps, une décrois-

sance progressive de la fécondité intervient jusqu'à la mort de la femelle (figure 1). Avec la méthode du comptage des oeufs, une femelle a toutefois maintenu une forte fécondité sur 6 jours avant de mourir à 8 jours (figure 3 ; femelle 15).

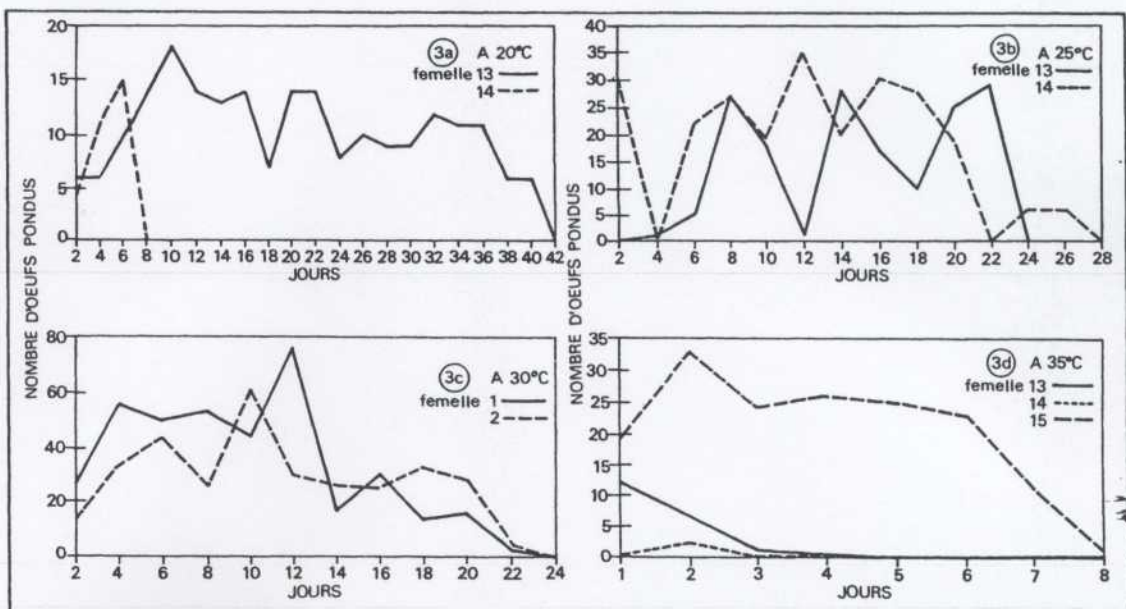


FIGURE 3 - Evolution de la fécondité au cours du temps chez des femelles individuelles de *T. radiata* (d'après le nombre d'oeufs pondus).

Pour les autres températures, l'évolution de la ponte au cours du temps semble moins caractéristique :

- à 20°C, quelle que soit la méthode, le maximum de fécondité intervient généralement dans les quinze premiers jours (figures 1, 2 et 3). Ensuite, la fécondité chute assez brutalement vers le vingtième jour pour se maintenir à un niveau très bas. Il existe cependant de fortes variations individuelles : ainsi la femelle 13 (figure 3) a pondu de façon relativement constante jusqu'à sa mort à 40 jours.

- à 25°C, la femelle est encore capable d'une forte fécondité à quelques jours seulement de sa mort (figure 2). On observe de fortes variations de la fécondité journalière tout au long de la vie d'une même femelle (figures 2 et 3) qui n'apparaissent pas sur la courbe moyenne (figure 1).

- à 30°C, les variations de fécondité journalière sont moins accusées qu'à 25°C. En de rares occasions, le nombre de momies obtenues s'avère très supérieur à la moyenne, atteignant 45 (figure 2 ; femelle 6) et même 51 momies/2 jours. La courbe de fécondité moyenne (figure 1) montre une décroissance progressive à la suite d'un maximum intervenant dans le premier quart de la vie de la femelle.

L'évolution de la courbe de ponte à 20°C semble indiquer un effet retardateur de cette température sur le métabolisme de la femelle, dont la fécondité n'augmente qu'à partir du 8e jour en moyenne. D'autre part, alors que la ponte d'une femelle s'est maintenue presque constante jusqu'au 35e jour, le nombre de momies observées devient très faible à partir du 20e jour. On peut penser qu'à cette température, la viabilité des oeufs pondus diminue à partir d'un certain âge de la femelle. Il pourrait en être de même à 35°C, puisque la ponte peut être importante à cette température sans que l'on ait jamais relevé un fort effectif de momies.

25°C semble être une température favorable à une forte fécondité qui se manifeste pendant presque toute la vie de la femelle, relativement longue. Par contre à 30°C, on observe, après une période de très forte intensité de ponte, un «épuisement» des femelles dont la fécondité diminue rapidement.

La majorité des femelles étudiées présente, notamment à 25° et 30°C, une alternance de périodes de faible et de forte intensité de ponte, variables d'un individu à l'autre. Chez *T. radiata*, comme chez *T. dryi* (Mc DANIEL, 1970), ce phénomène semble beaucoup moins cyclique et régulier que chez *T. upis*, dont la courbe de ponte présente plusieurs vagues successives d'intensité décroissante (ONILLON, 1967).

Comparaison des méthodes d'étude de la fécondité.

La comparaison entre le nombre d'oeufs pondus et le nombre de momies obtenues nous renseigne sur la validité de la méthode qui consiste à attendre le stade de la momification pour estimer la fécondité. On observe une diminution d'environ 50 p. 100 entre ces deux mesures, qui traduit la mortalité globale du parasitoïde avant momification. Il reste toutefois à déterminer la part due à la mortalité des larves-hôtes et celle due à la mortalité du parasitoïde lui-même.

Sur les rameaux portant un nombre élevé de larves de psylles, la mortalité de ces dernières peut être importante si le plant de *M. paniculata* n'est pas parfaitement entretenu (lumière, engrais minéral). D'autre part, les sécrétions abondantes de miellat forment une sorte de pâte où les larves peuvent parfois s'engluier et périr. Il est donc généralement difficile de maintenir sur un rameau une très forte population de larves de psylles jusqu'à leur complet développement sans une certaine mortalité.

Aussi le dénombrement des momies ne permet qu'une estimation sous-évaluée de la fécondité réelle. Toutefois, pour l'étude de l'évolution de la fécondité dans le temps et les comparaisons entre températures, la méthode donne des résultats assez concordants avec ceux obtenus par comptage des oeufs.

Au contraire, la méthode des cages s'est révélée inadéquate. Le très faible nombre de momies obtenu dans ce cas nous amène à penser que les femelles peuvent avoir quelques difficultés à trouver leur hôte. Ainsi lors de la récupération des femelles du parasitoïde dans les cages, celles-ci se trouvent le plus souvent sur de vieilles feuilles situées vers la base du plant. On peut penser que la fréquentation de ces feuilles âgées pourrait être liée à la présence de miellat tombé des rameaux supérieurs infestés de larves. A cet égard, il serait intéressant d'étudier les facteurs qui interviennent dans la recherche de l'hôte par les femelles de *T. radiata*.

Les stades parasités.

Le suivi de la fécondité par la méthode du comptage des oeufs nous fournit quelques éléments sur le stade de l'hôte préféré pour l'oviposition. Bien que nous ayons fourni dans la plupart des cas une majorité de L5, nous retrouvons toujours un pourcentage de L5 parasitées supérieur à celui des L5 proposées (figure 4). Un exemple très net à cet égard est celui de la femelle 13 à 20°C : alors qu'un nombre voisin de L4 et de L5 ont été proposées au parasitoïde le 22e jour, aucune L4 n'a été parasitée, alors que 50 p. 100 des L5 l'ont été. Cette nette préférence de la femelle de *T. radiata* pour les L5 de *D. citri* semble bien se manifester à toutes les températures.

Ce résultat est en accord avec les travaux de CHING-CHIN CHIEN (1988). Cette préférence pour le dernier stade larvaire du psylle-hôte semble être courante chez les *Tetrastichus* et *Tamarixia*. Ainsi *T. dryi*, en présence d'un nombre égal de L4 et de L5, parasite environ deux fois plus le dernier stade larvaire (Mc DANIEL, 1970). De même *Tetrastichus flavigaster* BROTHERS et MORAN (MORAN *et al.*, 1969) et *T. upis* (ONILLON, 1967) pondent de préférence sur le dernier stade larvaire de leurs hôtes respectifs, *Paurocephala calodendri* MORAN et *T. urticae* L.

Le superparasitisme.

Lors du comptage des oeufs, nous avons pu observer quelques cas de superparasitisme, notamment pour les 2 femelles élevées à 30°C (figure 5). Il apparaît que les forts taux de superparasitisme, rares, sont observés seulement lorsque le nombre de larves non parasitées est faible, c'est-

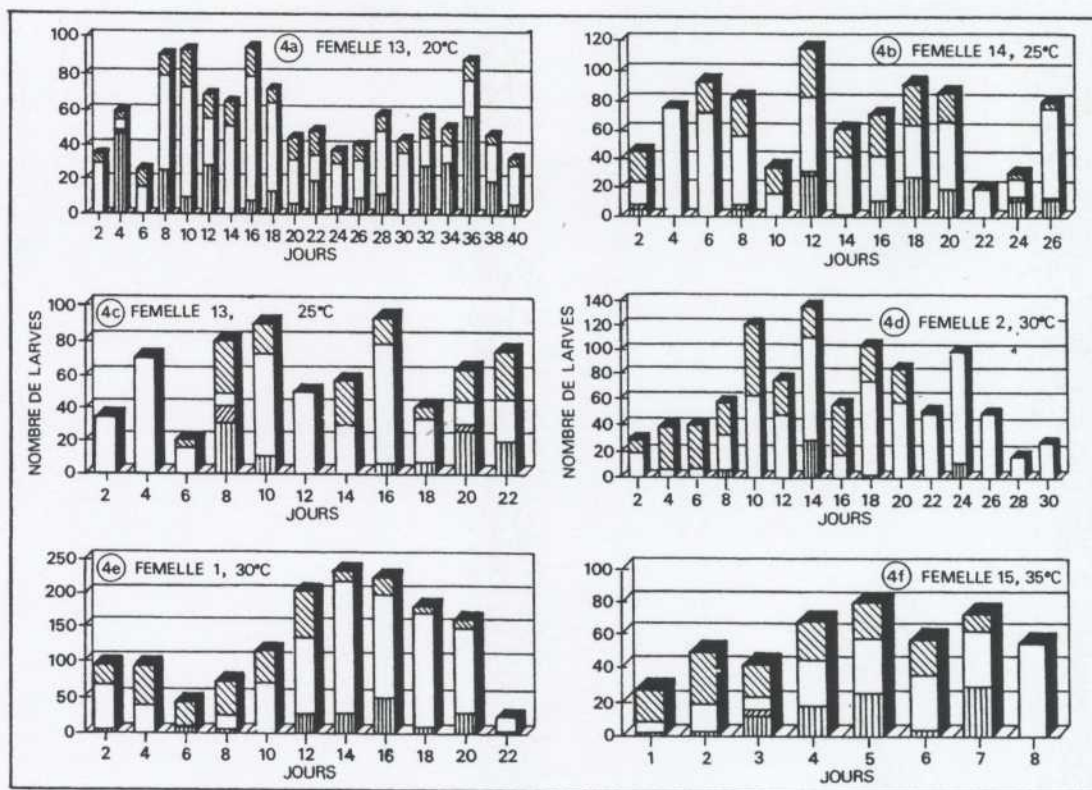


FIGURE 4 - Stades de l'hôte parasités par *T. radiata*.

- ▨ L4 non parasitées
- ▧ L4 parasitées
- L5 non parasitées
- ▩ L5 parasitées

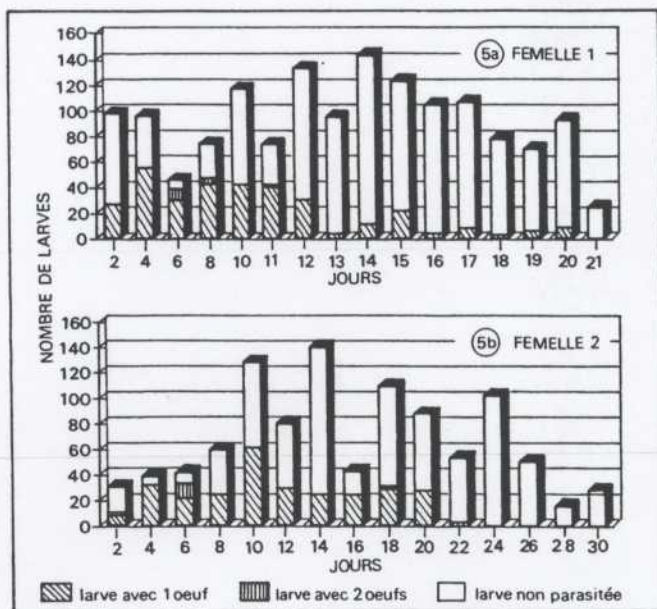


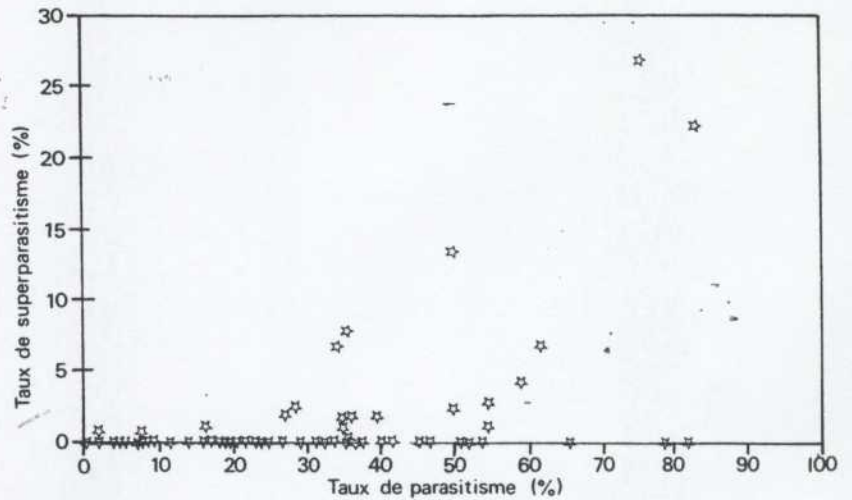
FIGURE 5 - Nombre de larves non parasitées, parasitées et superparasitées (méthode du comptage des oeufs, T = 30°C).

à-dire lorsque le taux de parasitisme est fort (figure 5 ; femelles 1 et 2 ; 6e jour). Toutefois, même dans ce dernier cas, le superparasitisme peut être faible ou nul (figure 5 ; femelle 2 ; 4e jour). Nous n'avons par ailleurs jamais observé de L4 superparasitées.

Le taux de superparasitisme, qui peut atteindre 26,8 p. 100, semble être de plus en plus fort lorsque le taux de

parasitisme sur les L5 dépasse 60 p. 100 (figure 6). En deçà de ce seuil, le superparasitisme reste rare et présente un très faible taux. On peut remarquer que nous n'avons jamais observé un taux de parasitisme supérieur à 90 p. 100, même si parfois le nombre total d'oeufs pondus a été supérieur au nombre de larves proposées.

FIGURE 6 - Taux de superparasitisme en fonction du taux de parasitisme.



Le superparasitisme, absent ou rare lorsque le taux de parasitisme est faible, est un phénomène courant dans le cas contraire, chez de nombreuses espèces de parasitoïdes (HARVEY *et al.*, 1987).

Chez *T. dryi*, Mc DANIEL (1970) observe un taux maximum de 3,2 p. 100 de superparasitisme, bien qu'il soit fréquent lorsque le taux de parasitisme est élevé. *T. dryi* peut déposer jusqu'à 6 oeufs sur une même larve (CATLING, 1969), alors que nous n'avons jamais observé plus de 2 oeufs de *T. radiata* par hôte.

Chez *T. upis*, le taux de superparasitisme peut atteindre 15 p. 100 lorsque 30 larves sont apportées quotidiennement et 40 p. 100 lorsque 10 larves seulement sont apportées (ONILLON, 1967). En présence de 10 larves/jour le superparasitisme est très fréquent, alors qu'avec 30 larves/jour, il n'apparaît que lors des maxima de ponte.

Selon ULLYETT (1949), le superparasitisme entraînerait une réduction du nombre d'oeufs émis. LLOYD (1958) et ONILLON (1967) ont montré que l'intensité de ponte diminue lorsque le nombre d'hôtes en excès est faible. Dans notre étude, les cas de superparasitisme étant assez peu nombreux et les hôtes offerts en excès dans la quasi-totalité des cas, on peut penser que ces facteurs ont peu influencé la fécondité totale. Par ailleurs, compte-tenu des faibles taux de superparasitisme enregistrés, on peut supposer que les femelles de *T. radiata* sont capables de distinguer les larves déjà parasitées des larves non parasitées.

Le sex-ratio.

On constate (tableau 5) que la température qui règne au moment de la ponte n'influence pas le sexe des descendants. Le sex-ratio est en effet constant quelle que soit la température, et très voisin de 1/3 de mâles et 2/3 de femelles.

TABLEAU 5 - Sex-ratio observé dans la descendance de *T. radiata* au cours des essais.

Température (° C)	20	25	30	35
Mâles (p. 100)	33,5	32,7	32,8	32,4
Femelles (p. 100)	66,5	67,3	67,2	67,6
Effectif total	248	245	58	74

On sait que, chez un grand nombre d'hyménoptères, le sexe du descendant est en partie influencé par la taille de l'hôte. Les oeufs pondus sur les hôtes les plus petits engendrent une plus forte proportion de mâles (CLAUSEN, 1939 ; WIGGLESWORTH, 1953). Ces insectes peuvent disposer du sexe de leurs descendants par des mécanismes de blocage de la pompe spermatique, en pondant des oeufs soit haploïdes, soit diploïdes.

Mc DANIEL (1970) a confirmé ce phénomène chez *T. dryi* en obtenant 73 p. 100 de mâles à partir des L4 contre 28 p. 100 à partir des L5. Le sex-ratio total, à partir d'un nombre égal de L4 et L5, est très voisin de celui que nous avons observé chez *T. radiata*.

De même, dans les deux études, les larves parasitées sont en grande majorité des L5. Ainsi, la plus forte proportion de femelles parmi la descendance de *T. radiata* pourrait être due à la grande taille des L5 préférentiellement parasitées.

La parthénogenèse.

Sur les 54 adultes obtenus, descendant des femelles vierges, nous constatons un sex-ratio de 100 p. 100 de mâles. Chez *T. radiata*, la parthénogenèse est donc bien de type arrhénotoque, comme le laissait penser une étude antérieure (FAUVERGUE et QUILICI, 1991).

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Lors de cette étude, plusieurs méthodes d'évaluation de la fécondité de *T. radiata* ont été comparées et leur validité discutée. La méthode la plus précise et la plus fiable reste le comptage des oeufs effectué juste après la mise en contact du parasitoïde et des hôtes. Toutefois, cette méthode de-

mande beaucoup de temps, ce qui la rend difficilement utilisable sur de grands effectifs. La fécondité totale calculée à partir du nombre de momies est sans aucun doute sous-estimée mais cette méthode permet de suivre un plus grand nombre de femelles et reste valable pour l'étude de l'influence de la température ou de l'évolution de la fécondité dans le temps. Aux températures les plus favorables, 25 et 30°C, la fécondité d'une femelle peut dépasser 300 oeufs, et le nombre de momies formées peut atteindre de fortes valeurs, jusqu'à 230/femelle. A 20 et 35°C, les résultats des comptages de momies indiquent une fécondité beaucoup plus faible, de l'ordre de 30/femelle.

La préférence pour le dernier stade larvaire de l'hôte, le taux de superparasitisme faible en présence d'hôtes en excès et la parthénogenèse arrhénotoque qui ont déjà été observés chez d'autres espèces de *Tetrastichus* et *Tamarixia*, parasitoïdes de psylles, se retrouvent également chez *T. radiata*.

Lors d'une étude ultérieure plus approfondie, une confirmation de nos résultats serait à effectuer sur des effectifs plus importants, notamment à 20 et 35°C où un examen de la fertilité des oeufs serait un complément utile.

Dans un cadre plus général, les résultats obtenus, joints

à ceux d'études antérieures (CHING-CHIN CHIEN, 1988 ; FAUVERGUE et QUILICI, 1991) devraient contribuer à l'établissement d'une cartographie des zones favorables où le parasitoïde serait susceptible de s'acclimater. Enfin, la présente étude apporte également des éléments utiles en vue de la production du parasitoïde, notamment sur le choix de la température et sur la conduite de l'élevage de l'hôte.

Toutefois, nous ignorons encore beaucoup de la biologie de *T. radiata*. L'influence d'autres facteurs abiotiques comme l'hygrométrie et la pluviométrie n'est sans doute pas à négliger. Des études sur le comportement (recherche de l'hôte : existences de kairomones, rôle du miellat ; «host-feeding» ...) et sur la réponse à la densité de l'hôte apporteraient sans doute des compléments intéressants pour une meilleure connaissance de cet auxiliaire susceptible d'être largement utilisé dans le cadre de la lutte biologique contre le psylle asiatique des agrumes.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier MM. B. VERCAMBRE et L. LENOIR, pour leurs conseils, ainsi que toute l'équipe du Laboratoire d'Entomologie du CIRAD-IRAT-Réunion et Melle C. NOROSOMAHEFA pour leur appui dans les différentes étapes de la réalisation de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT (B.). 1984.
The Asian and Africa Citrus psyllid *Diaphorina citri* Kuwayama, *Trioxa erytraea* (Del Guercio) (Homoptera : Psyllidae) in the South West of Saudi Arabia.
Proposals for an integrated control programme.
Report to the FAO, 25 p.
- AUBERT (B.). 1987.
Le greening, une maladie infectieuse des agrumes, d'origine bactérienne, transmise par des Homoptères psyllidae.
Doc. CIRAD-IRFA, 185 p.
- AUBERT (B.). 1989.
Report on citriculture in Thailand. Feb. 16th-23rd 1989, 22 p.
- AUBERT (B.). 1990.
Integrated activities for the control of Huanglungbin - Greening and its vector *Diaphorina citri* Kuwayama in Asia.
in : «B. AUBERT, S. TONTYAPORN and D. BUANGSUWON (eds.). Proc. 4th Intern. Asia Pacific Conference on Citrus Rehabilitation. Chiang-Mai, Thailand, 4-10th Feb. 1990. FAO-UNDP RAS/86/022 Regional Project, 289 p.», 133-144.
- AUBERT (B.) and QUILICI (S.). 1988.
Monitoring adult psyllas on yellow traps in Reunion Island.
in : «L.W. TIMMER, S.M. GARNSEY and L. NAVARRO (eds.). Proc. 10th Conference of the IOCV, Publ. IOCV, Riverside, 428 p.», 249-254.
- AUBERT (B.) et QUILICI (S.). 1983.
Nouvel équilibre biologique observé à la Réunion sur les populations de psyllidés après l'introduction et l'établissement d'hyménoptères chalcidiens.
Fruits, 38 (11), 771-780.
- AUBERT (B.), BOVE (J.M.) et ETIENNE (J.). 1979.
La lutte contre le greening des agrumes à la Réunion.
Résultats et perspectives.
Fruits, 35 (10), 605-624.
- CATLING (H.D.). 1969.
The bionomics of the South African citrus psylla, *Trioxa erytraea* (Del Guercio) (Homoptera : Psyllidae).
2.- The influence of parasites and notes on the main species involved.
J. ent. Soc. Sth. Afr., 32, 209-223.
- CHING-CHIN CHIEN. 1988.
Methodology in the biological control of *Diaphorina citri* in Taiwan.
in : «B. AUBERT, KE CHUNG and C. GONZALES (eds.). Proc. 2nd FAO-UNDP Regional Workshop Lipa Philippines, Asian/Pacific Citrus Greening, Nov. 20-26th 1988, 97 p.», 16-17.
- CHING-CHIN CHIEN, SHIU-CHEN CHIU and SHIU-CHIN KU. 1989.
Biological control of *Diaphorina citri* in Taiwan.
Fruits, 44 (7-8), 401-407.
- CLAUSEN (C.P.). 1939.
The effect of host size upon the sex-ratio of hymenopterous parasites and its relation to methods of rearing and colonization.
J. N.Y. ent. Soc., 47, 1-9.
- ETIENNE (J.). 1978.
Contrôle biologique à la Réunion de *Trioxa erytraea* Homopt. Psyllidae au moyen de *Tetrastichus dryi* (Hym. Eulophidae).
Fruits, 33 (12), 877-882.
- ETIENNE (J.) and AUBERT (B.). 1980.
Biological control of psyllid vector of greening disease in Reunion Island.
in : «E.C. CALAVAN, S.M. GARNSEY and L.W. TIMMER (eds.). Proc. 8th Conference of IOCV, Publ. IOCV, Riverside», 118-121.
- FAUVERGUE (X.) et QUILICI (S.). 1991.
Etude de certains paramètres de la biologie de *Tamarixia radiata* (WATERSTON, 1922) (Hymenoptera : Eulophidae), ectoparasitoïde primaire de *Diaphorina citri* KUWAYAMA (Hemiptera : Psyllidae), vecteur asiatique du greening des agrumes.
Fruits, 46 (2), 179-185.
- GAVARRA (M.R.), MERCADO (B.G.) and GONZALES (C.I.). 1990.
Progress report : *D. citri* trapping, identification of parasite and possible field establishment of the imported parasite, *Tamarixia radiata* in the Philippines.
in : «B. AUBERT, S. TONTYAPORN and D. BUANGSUWON (eds.). Proc. 4th. Intern. Asia Pacific Conference on Citrus Rehabilitation. Chiang-Mai, Thailand, 4-10th Feb. 1990. FAO-UNDP, 289 p.», 246-251.
- HARVEY (I.), MARRIS (G.) and HUBBARD (S.). 1987.
Adaptative patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps.
in : «Parasitoid Insects - Ed. INRA - Les Colloques de l'INRA, n° 48», 137-142.

- LAMA (T.K.), REGMI (C.) and AUBERT (B.). 1988.
Distribution of Citrus Greening Disease vector (*Diaphorina citri* Kuwayama) in Nepal, and attempts of establishing biological control against it.
in : «L.W. TIMMER, S.M. GARNSEY and L. NAVARRO (eds.). Proc. 10th Conference IOCV, Publ. IOCV, Riverside, 428 p.», 255-257.
- LLOYD. 1938.
A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the chalcid *Ooencyrtus kuwanai* How.
Phil. Tr. Roy. Soc. (B) London, 561, 269, 275-322.
- Mc DANIEL (J.R.). 1970.
The parasite complex of the citrus psylla, *Trioza erytreae* (Del Guercio) (Homoptera).
Thesis of Master of Science, Rhodes University, 92 p.
- MORAN (V.C.), BROTHERS (D.J.) and CASE (J.J.). 1969.
Observations on the biology of *Tetrastichus flavigaster* Brothers and Moran (Hymenoptera : Eulophidae); parasitic on psyllid nymphs (Homoptera).
Trans. R. ent. Soc. Lond., 121, 2, 41-58.
- NURHADI (F.). 1987.
Records of important parasites attacking *Diaphorina citri* in East Java, Indonesia.
in : «Proc. Reg. Workshop on Citrus Greening Disease, Huanglungbin, Fuzhou-China, Dec. 6-12th 1987, 95 p.», 76.
- ONILLON (J.C.). 1967.
Contribution à l'étude d'une association parasitaire *Trioza urticae* L. (Homoptera : Psyllidae) et son parasite *Tetrastichus upis* Walk. (Hymenoptera : Chalcidoidea : Tetrastichidae).
Thèse de Doctorat, Fac. Sciences, Univ. Toulouse, 78 p.
- QUILICI (S.). 1986.
Rapport de visite à Maurice du 2 au 7 juin 1986.
Doc. IRAT-Réunion, 27 p.
- QUILICI (S.). 1991 a.
Rapport de mission à Maurice, du 31 janvier au 8 février 1991. II. «Greening» des agrumes et psylles vecteurs.
Doc. CIRAD-IRFA-Réunion, 25 p.
- QUILICI (S.). 1991 b.
Report of a mission to Malaysia and Thailand (June 28-July 9, 1990) as a consultant for FAO Project RAS/86/022 on Citrus Greening Disease, 50 p.
- SHUI-CHEN CHIU et CHING-CHIN CHIEN. 1989.
Contrôle biologique de *Diaphorina citri* à Taiwan par introduction d'un entomophage exotique *Tetrastichus radiatus*.
Fruits, 44 (1), 29-31.
- TANG YU QING. 1988.
A preliminary survey on the parasite complex of *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera : Psyllidae) in Fujian.
in : «B. AUBERT, KE CHUNG and C. GONZALES (eds.). Proc. 2nd FAO-UNDP Regional Workshop Lipa Philippines, Asian/Pacific Citrus Greening, Nov. 20-26th 1988, 97 p.», 10-15.
- TANG YU QING. 1990.
On the parasite complex of *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera : Psyllidae) Asian-pacific and other areas.
in : «B. AUBERT, S. TONTYAPORN and D. BUANGSUWON (eds.). Proc. 4th Intern. Asian Pacific Conference on Citrus Rehabilitation. Chiang-Mai, Thailand, 4-10th Feb. 1990 - FAO-UNDP RAS/86/022 Regional Project, 289 p.», 240-245.
- ULLYET (G.C.). 1949.
Distribution of progeny by *Chelonus texanus*.
Canad. Ent., 81, (2), 25-44.
- WATERSTON (J.). 1922.
On the chalcid parasites of Psyllidae.
Bull. ent. Res., 13, 41-58.
- WIGGLESWORTH (V.B.). 1953.
The principles of insect physiology.
Methuen, London, 546 p.

ESTUDIO DE LA FECUNDIDAD DE *TAMARIXIA RADIATA* (WATERSTON) (HYMENOPTERA : EULOPHIDAE), ECTOPARASITOIDE PRIMARIA DEL PSYLLE ASIÁTICO DE LOS CITRICOS *DIAPHORINA CITRI* KUWAYAMA (HOMOPTERA , PSYLLIDAE), VECTOR DEL GREENING DE LOS CITRICOS.

S. QUILICI, H. JOULAIN y R. MANIKOM.

Fruits, Número spécial Agrumes 1992, p. 184-194.

RESUMEN - Una estimación de la fecundidad de *Tamarixia radiata* fue proseguida en una gama de temperaturas yendo de 20 a 35°C, utilizando dos métodos. La primera, consistiendo en notar puntualmente el número de huevos puestos tras examen de las larvas-hóspedes, ha dado resultados satisfactorios. Un segundo método, menos preciso, consiste en esperar la fase de la momificación y contar las momias. En las temperaturas más favorables, 25 y 30°C la fecundidad puede alcanzar 300 huevos durante toda la vida del adulto y el número de momias 230 por hembra de *T. radiata*, siendo el promedio de 115 momias. A 20°C y 35°C las fecundidades son más bajas: el número medio de momias cayendo a 30 por hembra solamente.

En el transcurso de nuestros estudios las siguientes informaciones han podido además ser colectadas : una notable preferencia para la última fase larval del hospedero, un sex-ratio próximo de 66 % de hembras en la descendencia y una partenogénesis arrhénotoque.

El superparasitismo queda bastante bajo y se manifiesta principalmente cuando el nivel de parasitismo es elevado.