

**ETUDE DES *PEGOMYA* (DIPTERA; ANTHOMYIIDAE) INFEODEES AUX
EUPHORBES EN EUROPE CENTRALE ET OCCIDENTALE ET
POSSIBILITES D'UTILISATION EN LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES
EUPHORBES NATURALISEES EN AMERIQUE DU NORD**

par

ANDRE GASSMANN

THESE

présentée à la Faculté des sciences
de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

Delémont, avril 1990

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude des Pegomya (Diptera; Anthomyiidae).....
inféodées aux Euphorbes en Europe centrale.....
et occidentale.....

de Monsieur André Gassmann.....

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

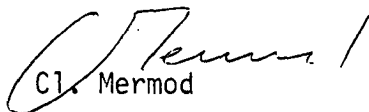
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs W. Matthey, W. Geiger,.....
P.-J. Charmillot (Changins), J.P. Aeschlimann
(Montpellier) et D. Schroeder (Delémont).....

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 8 mai 1990.....

Le doyen:


Cl. Mermod

**ETUDE DES *PEGOMYA* (DIPTERA; ANTHOMYIIDAE) INFEODEES AUX
EUPHORBES EN EUROPE CENTRALE ET OCCIDENTALE ET
POSSIBILITES D'UTILISATION EN LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES
EUPHORBES NATURALISEES EN AMERIQUE DU NORD**

par

ANDRE GASSMANN

THESE

présentée à la Faculté des sciences
de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

Delémont, avril 1990

TABLE DES MATIERES.....	2
INTRODUCTION.....	5
DEVELOPPEMENT DU PROJET ET BUT DU TRAVAIL.....	6
PRESENTATION DES MAUVAISES HERBES: <i>EUPHORBIA X PSEUDOVIRGATA</i> ET <i>E. CYPARISSIAS</i>	8

Première partie: TAXONOMIE, BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES ESPECES DU GENRE *PEGOMYA*
INFEODEES A *EUPHORBIA* EN EUROPE CENTRALE ET OCCIDENTALE.

1. METHODES GENERALES.....	15
1.1. Culture des plantes	15
1.2. Elevage des Insectes	15
1.3. Travail dans le terrain.....	17
1.4. Description des stations principales et climat	18
2. TAXONOMIE	22
2.1. Positon systématique des espèces associées à <i>Euphorbia</i> dans le genre <i>Pegomya</i>	22
2.2. Historique.....	23
2.3. Taxonomie.....	24
3. BIOLOGIE ET ECOLOGIE.....	29
3.1. Plantes-hôtes et distribution géographique.....	29
3.2. Abondance.....	32
3.3. Cycle de développement.....	33
3.4. Ecllosion des adultes et sex-ratio.....	34
3.5. Accouplement.....	34
3.6. Longévité des adultes.....	35
3.7. Ovogénèse.....	35
3.8. Ponte et fécondité.....	36
3.9. Développement embryonnaire.....	38
3.10. Développement larvaire.....	41
3.11. Taux de survie et taux intrinsèque d'accroissement naturel.....	43
3.12. Parasitisme.....	47
4. DIAPAUSE ET ECLOSION DES ADULTES.....	51
4.1. Méthodes.....	51
4.2. Résultats.....	52
4.2.1. Elimination de la diapause.....	52
4.2.2. Développement nymphal.....	56
4.2.3. Action des températures constantes.....	58
4.2.4. Ecllosion des adultes en conditions extérieures.....	58
4.3. Résumé.....	62

5. MORPHOLOGIE ET BIOMETRIE DES STADES DE DEVELOPPEMENT.....	63
5.1. Méthodes.....	63
5.2. Résultats.....	63
5.2.1. Les oeufs.....	63
5.2.2. Les larves.....	64
5.2.3. Les pupes.....	68
5.2.4. Influence de la plante-hôte sur la taille de l'armature buccale.....	70
5.2.5. Les adultes.....	72
6. CHOIX DE LA PLANTE-HOTE A L'OVIPOSITION ET TAUX DE SURVIE LARVAIRE.....	73
6.1. Introduction	73
6.2. Méthodes.....	74
6.3. Résultats.....	75
6.3.1. Choix de la plante à l'oviposition.....	75
6.3.2. Taux de pénétration larvaire.....	76
6.3.3. Taux de survie larvaire.....	77
6.4. Discussion.....	78
7. SPECIFICITE.....	83
7.1. Introduction.....	83
7.2. Méthodes.....	83
7.3. Résultats.....	87
7.4. Discussion.....	92

Deuxième partie: IMPACT DE *P. EUPHORBIAE* ET *P. CURTICORNIS*
SUR LES PLANTES-HOTES

1. INTRODUCTION GENERALE	96
2. DEGAT A LA STRUCTURE DE LA TIGE; INDUCTION ET STRUCTURE DE LA GALLE	99
2.1. Introduction	99
2.2. Méthodes.....	100
2.2.1. Echantillonnage.....	100
2.2.2. Fixation.....	101
2.2.3. Déshydratation, infiltration et inclusion.....	101
2.2.4. Coupe et coloration.....	101
2.3. Résultats	102
2.3.1. Structure de la tige de <i>E. x pseudovirgata</i> et de <i>E. cyparissias</i>	102
2.3.2. Dégât à la structure de la tige de <i>E. x pseudovirgata</i> et <i>E. cyparissias</i>	104
2.3.3. Induction et développement de la galle caulinaire sur <i>E. x pseudovirgata</i> et <i>E. cyparissias</i>	107
2.3.4. Cas de <i>E. virgata</i> et anatomie d'une galle sur la racine.....	111
2.3.5. Cas de <i>E. lucida</i>	112
2.4. Discussion.....	112

3. ELONGATION, FLORAISON ET MORTALITE DES TIGES INFESTEES	120
3.1. Evolution de l'élongation des tiges.....	120
3.2. Taille, floraison et mortalité des tiges.....	120
3.2.1. Infestation en laboratoire.....	120
3.2.2. Dans la nature.....	123
3.3. Discussion.....	127
4. PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE ET REACTIONS DE COMPENSATION.....	130
4.1. Introduction.....	130
4.2. Méthodes.....	132
4.2.1. Echantillonnage.....	132
4.2.2. Evolution de la phytomasse aérienne.....	133
4.2.3. Extraction et dosage des sucres solubles totaux	133
4.2.4. Extraction et dosage des chlorophylles a et b.....	134
4.2.5. Extraction et dosage de l'azote total.....	135
4.3. Résultats.....	136
4.3.1. Evolution de la phytomasse aérienne.....	136
4.3.2. Concentration des sucres solubles totaux des racines.....	142
4.3.3. Concentration des sucres solubles totaux des feuilles caulinaires.....	142
4.3.4. Concentration des chlorophylles a et b.....	144
4.3.5. Taux d'azote total des racines et des feuilles caulinaires.....	146
4.4. Discussion.....	148

Troisième partie: EVALUATION DU POTENTIEL DE *P. EUPHORBIAE* ET *P. CURTICORNIS*
 COMME AGENTS DE LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES EUPHORBES
 NATURALISEES EN AMERIQUE DU NORD.

1. INTRODUCTION.....	156
2. EVALUATION DU POTENTIEL DE <i>P. EUPHORBIAE</i> ET <i>P. CURTICORNIS</i> COMME AGENTS DE LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES EUPHORBES NATURALISEES EN AMERIQUE DU NORD.....	157
CONCLUSIONS GENERALES.....	163
RESUME.....	166
SUMMARY.....	169
ZUSAMMENFASSUNG.....	171
REMERCIEMENTS.....	174
BIBLIOGRAPHIE.....	176
ANNEXES	

INTRODUCTION

Ce travail a été effectué dans le cadre d'un projet de lutte biologique du C.A.B. International, Institute of Biological Control (anciennement Commonwealth Agricultural Bureaux, Commonwealth Institute of Biological Control), European Station, à Delémont. Il a été financé par le "Alberta Environmental Centre" à Vegreville, province de l'Alberta, Canada.

Le C.A.B. International est une organisation dont le siège est au Royaume-Uni et qui a pour but de fournir des services scientifiques d'information et de développement pour l'agriculture et les sciences apparentées dans le monde entier. L'Institut de Delémont s'occupe de la lutte biologique contre les mauvaises herbes et les ravageurs dans l'agriculture et les forêts. En raison de sa position géographique, le travail effectué à l'Institut concerne uniquement les pays de la zone tempérée.

La lutte biologique est l'utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les pertes et dommages causés par des organismes nuisibles. La lutte biologique contre les mauvaises herbes, comme celle contre les insectes nuisibles, a deux approches fondamentales (Schroeder, 1983; Harris, 1986; Aeschlimann & Carl, 1987):

1) la lutte biologique inondative consiste en lâchers massifs d'auxiliaires qu'il faut être capable de produire préalablement en nombre élevé. La lutte biologique par lâchers massifs est un moyen de lutte ponctuel dont on attend un résultat immédiat et non durable. Les interventions sont répétées en fonction de l'évolution ultérieure du ravageur. Contre les mauvaises herbes, cette forme de lutte biologique consiste dans l'emploi de microorganismes pathogènes appliqués sous la forme de bioherbicides et concerne les mauvaises herbes des cultures.

2) la lutte biologique classique ou inoculative procède par libérations inoculatives et d'ordinaire peu nombreuses, d'espèces bénéfiques, dont on attend un effet curatif permanent, mais à moyen ou long terme seulement. Elle s'applique principalement aux mauvaises herbes des terrains non cultivés (mais souvent perturbés par les activités humaines) et concerne surtout les mauvaises herbes d'origine étrangère, c'est-à-dire les plantes qui, après introductions accidentelles ou volontaires, sont devenues nuisibles dans des régions éloignées de leur aire de distribution d'origine. Le concept de base de la lutte biologique classique est de rechercher les ennemis naturels de l'espèce nuisible (ou d'espèces apparentées) dans l'aire de répartition géographique d'origine et de les introduire dans les régions nouvellement envahies. La lutte biologique classique a pour but a) d'arrêter la progression de la plante nuisible b) de diminuer son abondance à un niveau économiquement acceptable c) de rétablir la diversité biologique dans les régions infestées.

Suivant le continent considéré, les plantes d'origine étrangère constituent une proportion très variable de la flore des nuisibles. Faible en Europe centrale (Carl & al., 1976), elle est considérable en Amérique du Nord et en Australie. Par exemple: 84 des 110 plus importantes mauvaises herbes répertoriées au Canada sont des plantes naturalisées, 82 étant d'origine eurasiatique (Frankton & Mulligan, 1970). Sur un total de 76 plantes nuisibles répertoriées dans la Province canadienne de l'Alberta, environ 80 % sont des plantes naturalisées, introduites en très grande partie d'Europe (Stearmann, 1983). En Australie, dans l'état de Victoria, seules trois espèces sont d'origine australienne parmi les 87 mauvaises herbes répertoriées par Parsons (1976). Environ 60 % sont originaires d'Eurasie ou du bassin méditerranéen. Les autres espèces ont été introduites pour la plupart d'Afrique du Sud et quelques-unes proviennent d'Amérique du Sud.

DEVELOPPEMENT DU PROJET ET BUT DU TRAVAIL

Suivant une suggestion de G.C.D. Griffiths, de L'Université de l'Alberta, Edmonton, Canada, le diptère anthomyiide *Pegomya argyrocephala* Meigen (Dipt.; Anthomyiidae) est proposé en 1982 comme candidat pour la lutte biologique contre *Euphorbia x pseudovirgata* (Schur) Soò et *E. cyparissias* Linnaeus (Euphorbiaceae) en Amérique du Nord.

Les connaissances sur les espèces du genre *Pegomya* Robineau-Desvoidy mineuses des tiges de *Euphorbia* L. sont très limitées quand cette étude commence. Une seule espèce est décrite, *P. argyrocephala* (Meigen), dont les larves se développent dans les tiges de *E. cyparissias*, *E. amygdaloides* L. et éventuellement de *E. lathyrus* L. (Hennig, 1973). Le cycle de développement est pratiquement inconnu et la distribution géographique, en admettant que toutes les références connues se rapportent effectivement à l'espèce en question, est limitée à la France, l'Allemagne, l'Autriche, la Hongrie, la Pologne et la Tchécoslovaquie.

En 1982, un premier survol pour la recherche de *P. argyrocephala* sur *E. cyparissias* est effectué dans le Haut-Valais. Cette région présente des stations favorables pour les insectes vivant sur l'euphorbe, comme *Oberea erythrocephala* (Schrank) (Col.; Cerambycidae), *Aphthona cyparissiae* (Koch) (Col.; Chrysomelidae), *Bayeria capitigena* Bremi (Dipt.; Cecidomyiidae) ou *Chamaesphacia empifformis* (Esper) (Lep.; Sesiliidae), mais aucune trace de *P. argyrocephala* n'y est découverte. Aucune galle non plus n'est découverte en Hessen, Baden-Württemberg et Bayern (RFA) après l'examen de 3500 plantes de *E. cyparissias* provenant de plus de 50 localités. En

accord avec les indications de Buhr (*in* Hennig, 1973), un nombre limité de galles (40) est finalement découvert sur *E. cyparissias* dans deux localités situées dans la région d'Erfurt (province de Thüringen, RDA).

En 1983, les premières observations sur la biologie de l'espèce sont obtenues grâce aux quelques couples issus des collections de 1982. Une deuxième collection (environ 100 galles) est effectuée dans les localités découvertes l'année précédente. En 1983 également, plus de 400 galles sont récoltées sur *E. cyparissias* par D. Schroeder dans une localité unique située au centre de la Hongrie.

Cette collection nous a permis d'envisager dès lors avec optimisme les études sur *Pegomya* et a justifié la continuation du projet de lutte biologique avec cette espèce. Sous l'impulsion de D. Schroeder, nous avons élaboré un projet de thèse de doctorat sur le thème "Biologie de *Pegomya argyrocephala* et son impact sur la plante-hôte". Des contacts ont été pris avec l'Université de Neuchâtel au début de l'année 1984. M. le professeur W. Matthey a bien voulu accepter la fonction de directeur de thèse.

En 1984, les études de laboratoire commencent véritablement. La RDA comme terrain de collection est abandonnée au profit de la Hongrie. La saison 1984 est marquée par la découverte en Hongrie de quelques spécimens de *P. argyrocephala* (?) sur de nouvelles plantes-hôtes, *E. virgata* Waldstein-Wartemberg & Kitaibel et *E. lucida* Waldst. & Kit. Ce fait important va orienter les études dans une direction supplémentaire: la mise en évidence de nouvelles espèces ou de races biologiques chez *P. argyrocephala* et la recherche de la race ou espèce la plus appropriée pour la lutte biologique contre *E. x pseudovirgata*. En août 1984, quelques spécimens sont également découverts sur *E. cyparissias* dans la vallée du Rhin au nord de Bâle. Aucune galle n'est découverte sur *E. cyparissias* et sur *E. amygdaloides* dans la région de Delémont.

En 1985, les adultes obtenus à partir du matériel récolté en 1984 dans les tiges de *E. cyparissias* (vallée du Rhin, Hongrie) de *E. virgata* et *E. lucida* (Hongrie) sont identifiés comme une seule et même espèce (Michelsen, comm. pers.). Les études de biologie semblent indiquer toutefois l'existence de races biologiques. Afin de confirmer l'hypothèse de l'existence éventuelle d'une autre espèce de *Pegomya*, limitée à la partie occidentale de l'Europe, une excursion est effectuée en France, dans la localité mentionnée par Pierre (1905). Quelques spécimens y sont récoltés sur *E. amygdaloides* ainsi que sur une autre euphorbe des forêts *E. hyberna* L..

Pendant l'hiver 1985-86, nous effectuons les travaux d'histologie de la galle dans le laboratoire

de J.D. Shorthouse à l'Université de Sudbury, Ontario, Canada.

En 1986, nous avons l'opportunité d'entreprendre l'analyse chimique de plantes infestées au laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Neuchâtel. Le fait le plus marquant qui intervient à la fin des études effectuées dans le cadre de cette thèse et du projet de lutte biologique, est la révision de la taxonomie des espèces de *Pegomya* inféodées à *Euphorbia* par V. Michelsen qui définit un complexe de cinq espèces dont la terminologie est établie définitivement en 1987 (Michelsen, com. pers.). L'hypothèse de l'existence de races biologiques se trouve confirmée. Les races sont élevées au rang d'espèces. Cependant, la découverte de l'existence de deux espèces inféodées à *E. virgata* et à *E. lucida* vient compliquer singulièrement l'analyse des résultats.

L'essentiel de cette thèse est un travail sur les espèces du genre *Pegomya* associées à *Euphorbia* en Europe centrale et occidentale en vue de l'introduction d'une ou plusieurs espèces pour la lutte biologique contre les euphorbes naturalisées en Amérique du Nord. La première partie comprend une étude détaillée de la biologie et de l'écologie de *P. euphorbiae* ainsi qu'une étude comparative partielle de la biologie et de la biométrie des autres espèces. La taxonomie du groupe, révisée par V. Michelsen avec l'aide de notre matériel, a été incluse dans cette première partie. La deuxième partie du travail met en évidence quelques aspects de l'impact de la mouche sur sa plante-hôte. Dans la troisième partie nous traitons de l'efficacité potentielle des espèces de *Pegomya* comme candidats à la lutte biologique.

PRESENTATION DES MAUVAISES HERBES:

EUPHORBIA X PSEUDOVIRGATA* ET *E. CYPARISSIAS

Taxonomie

Les 1600 espèces du genre *Euphorbia* forment un groupe très diversifié de plantes annuelles, de plantes herbacées vivaces, d'arbres et de plantes succulentes. 112 espèces, dont 21 appartiennent à la section *Tithymalus* (classification selon Pax & Hoffmann, 1931), sont indigènes en Amérique du Nord (Harris, 1983; Pemberton, 1985). Les deux mauvaises herbes-cibles, *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*, qui appartiennent également à la section *Tithymalus*, sont d'origine eurasiennne et ont été introduites en Amérique du Nord en même temps qu'une dizaine d'autres espèces du genre *Euphorbia*.

Il règne une grande confusion quant à l'identité de *E. x pseudovirgata*. Cette plante est morphologiquement très variable et a été identifiée notamment à *E. esula* L. et *E. virgata* Waldstein-Wartemberg & Kitaibel, deux espèces européennes très proches et qui présentent en Europe même des formes intermédiaires qui rendent l'identification parfois difficile (Moore, 1958).

Certains auteurs ne reconnaissent dans l'euphorbe feuillue (= *E. x pseudovirgata*) qu'une seule espèce, morphologiquement très variable, alors que d'autres y décrivent un groupe de plusieurs espèces et hybrides (cf références chez Stahevitch & al., 1988). Ainsi, Moora (1958) rattache tous les spécimens des collections canadiennes à une seule espèce, *E. esula* sensu lato, tandis que Smith & Tutin (1968), dans Flora Europaea, réduisent *E. virgata* à une sous-espèce de *E. esula*. Radcliff-Smith (1985) propose une clé de détermination des espèces de la sous-section *Esulae*, introduites en Amérique du Nord, basée sur la morphologie des feuilles caulinaires des plantes en fleurs et reconnaît 20 taxa dont 10 espèces et 10 hybrides. En particulier, la forme la plus répandue et la plus agressive de *E. x pseudovirgata* en Amérique du Nord est identifiée à un hybride *E. esula* x *E. virgata*.

Le nombre chromosomique dans 14 populations canadiennes de *E. esula* en Ontario et au Saskatchewan est de $2n = 60$ (Moore, 1958). Pritchard (in Hess & al., 1977) trouve un nombre chromosomique identique dans une population de *E. esula* en Angleterre. Le nombre chromosomique de *E. esula* dans une population des Pays-bas est de $2n = 60$ ou de $2n = 64$ (Gadella & Kliphuis in Hess & al., 1977). Le nombre de chromosomes de *E. virgata* est variable, $2n = 20$ en Hongrie (Baksay in Hess & al., 1977), $2n = 60$ (Pritchard in Stahevitch & al., 1988), $2n = 56$ (Hurusawa & Shimoyama in Stahevitch & al., 1988).

Dans une étude cytogénétique récente, Stahevitch & al. (1988) concluent que tous les spécimens examinés, qu'ils soient européens ou nord-américains, de type *esula* ou de type *virgata* appartiennent à une espèce unique, quoique polymorphe. Le nombre chromosomique est de $2n = 6x = 60$.

L'examen des triterpénoïdes du latex par Harvey & al (1988), n'a pas permis de mettre en évidence l'existence de profils chimiques distincts entre des formes européennes et nord-américaines de *E. esula* et *E. virgata*. Ces auteurs concluent que tous les spécimens examinés appartiennent à un seul taxon, appelé *E. esula*.

Dans ce travail, les noms *E. esula* et *E. virgata* se rapportent aux populations européennes telles qu'elles sont décrites généralement dans les Flores Européennes. Le nom *E. x pseudovirgata* désigne le complexe d'un nombre indéterminé de taxa non encore déterminés,

d'origine européenne, généralement attribué à *E. esula* et/ou *E. virgata* et communément appelé en anglais "leafy spurge", en français, littéralement, l'euphorbe feuillue.

E. cyparissias pose moins de problèmes du point de vue taxonomique. Il en existe trois formes en Europe. Un diploïde fertile ($2n = 20$) qui n'existe pas en Amérique du Nord, un diploïde stérile ($2n = 20$) et un tétraploïde fertile ($2n = 40$) (Moore & Lindsay, 1953; Pritchard in Hess et al., 1977; Harris, 1983) qui est la forme la plus répandue en Europe de l'ouest. *E. cyparissias* est communément appelé en anglais "cypress spurge" et en français l'euphorbe taux-cyprès ou petit-cyprès.

E. x pseudovirgata et *E. cyparissias* sont des plantes herbacées vivaces. *E. x pseudovirgata* est une plante robuste qui mesure de 30 cm à 1 m. Elle se reproduit par graines et peut se propager également par fragments racinaires. La vitesse de propagation naturelle dans les habitats non perturbés est relativement lente (Watson, 1985). La dispersion rapide de *E. x pseudovirgata* doit donc être attribuée en grande partie à l'homme et à ses activités (Messersmith & al., 1985). La persistance de la plante est due à une importante reproduction végétative, grâce aux bourgeons qui se forment sur la partie souterraine de la tige et sur la racine.

Les feuilles caulinaires sont linéaires-lancéolées à oblongues-lancéolées, dilatées au milieu ou au-dessous du milieu, atténuées vers le sommet, parfois brièvement mucronées; ordinairement longues de 3 à 7 cm; leur largeur moyenne est de 4 à 5 mm selon Radcliff-Smith (1985). Les feuilles ombellaires sont largement ovales. L'inflorescence terminale est en forme d'ombelle dont le nombre de rayons est variable (5 à 14 rayons selon Raju, 1985). Chaque rayon se développe en une cyme bipare. A maturité, la tige principale produit des pousses axillaires dont certaines peuvent fleurir. Chaque branche de l'inflorescence produit un cyathium ("fleur") formé d'une fleur femelle réduite au pistil, entourée de 11 à 20 fleurs mâles réduites chacune à une étamine. Les fleurs mâles et la fleur femelle sont entourées d'un involucre formé de 5 bractées involucrales et de 4 glandes échancrées en croissant. Le fruit est une capsule à déhiscence tricoque. Le nombre de graines, qui dépend du développement de l'inflorescence, varie entre 200 et 250 par tige (Messersmith & al., 1985). Les nouvelles pousses de *E. x pseudovirgata* apparaissent fin mars/début avril dans les régions infestées et atteignent une taille de 15 cm dans la deuxième quinzaine du mois d'avril (Messersmith & al. 1985). L'élongation et le développement végétatif sont très rapides. Les plantes sont en fleur dès la fin du mois de mai. La fructification de l'inflorescence terminale se termine au début du mois d'août. Certaines pousses axillaires fleurissent et fructifient jusqu'à la fin du mois d'août (Raju, 1985).

E. cyparissias est une espèce très voisine qui diffère par sa taille (15 à 40 cm) et des feuilles caulinaires étroitement linéaires, ordinairement longues de 1.5 à 4 cm et larges de 2 à 3 mm. Les feuilles ombellaires sont généralement linéaires. La tige porte de nombreuses pousses axillaires stériles très feuillues.

Infestation et nuisibilité

L'euphorbe feuillue et l'euphorbe faux-cyprès ont le statut de plantes nuisibles dans de nombreuses régions d'Amérique du Nord. Elles contiennent un latex toxique qui les rend non comestibles pour le bétail, à l'exception des moutons qui peuvent se nourrir de petites plantes pendant une courte période. Le contact du latex, qui contient des substances cocarcinogènes, peut provoquer des cécités temporaires ainsi que des affections cutanées.

E. x pseudovirgata a été introduite en Amérique du Nord dans les stocks de semences importées par les premiers colons venus d'Europe centrale (Dunn, 1985). Elle a été signalée pour la première fois en 1827 dans l'est des Etats-Unis (Britton in Dunn, 1985). En 1933, l'euphorbe feuillue était présente à travers tout le territoire des Etats-Unis (Hanson & Rudd in Dunn, 1985). Actuellement, cette plante pose un problème très sérieux aux Etats-Unis, dans les prairies et herbages des Etats du nord-ouest et du centre-nord, ainsi que dans les provinces canadiennes adjacentes, où elle devient dominante et supprime la végétation herbacée naturelle. Elle est présente dans six provinces canadiennes, en particulier dans le Manitoba, le Saskatchewan et l'Alberta, où l'aire totale envahie est d'environ 60.000 hectares (Harris, 1983). Aux Etats-Unis l'euphorbe feuillue est signalée dans 26 Etats (Dunn, 1985) et l'infestation couvre 400.000 hectares. Les Etats des Grandes Plaines (Dakota du Nord, Montana, Nebraska et Minnesota) sont particulièrement touchés. La surface d'infestation dans l'Etat du Dakota du Nord a ainsi doublé entre 1973 et 1982 (Watson, 1985). Selon Noble & al. (1979) un million d'hectares est infesté par l'euphorbe feuillue en Amérique du Nord. Les pertes économiques (baisse du rendement fourrager et de la production de bétail, coût et application des herbicides) en 1982 pour le seul Etat du Dakota du Nord, s'élevaient à 13 millions de dollars (Messersmith & Lym, 1983). Les pertes pour 1987 aux Etats-Unis sont évaluées entre 20 et 30 millions de dollars (Anonyme, 1987).

E. cyparissias est une mauvaise herbe d'importance secondaire. Introduite comme plante ornementale au milieu du dix-neuvième siècle, l'euphorbe faux-cyprès est maintenant présente dans

presque toutes les provinces canadiennes et dans 25 Etats américains, mais elle est abondante surtout dans la partie sud de l'Ontario, au nord-est des Etats-Unis et dans le Minnesota. (Moore & Lindsay, 1953; Dunn, 1979). Quelques sites importants d'infestation existent également au Québec et en Nouvelle Ecosse. Si l'importance économique de l'euphorbe faux-cyprès est pour l'instant limitée à 20.000 ha environ (Harris, 1983), la plante est considérée comme potentiellement dangereuse, notamment dans les 360.000 ha de plaines calcaires de l'Ontario (Harris, 1983).

Les moyens conventionnels de lutte

L'euphorbe feuillue peut être contrôlée efficacement dans les cultures par la combinaison de pratiques culturales (labourage, fauchage et rotation des cultures les plus compétitives) et l'emploi d'herbicides, en particulier le 2,4 D (Alley & Messersmith, 1985).

Dans les terrains non cultivés (prairies, talus, bords des chemins et des cours d'eau), les méthodes culturales ne sont généralement pas praticables ni adaptables. La lutte mécanique seule est inefficace, en raison de la grande capacité de régénération des racines, ou elle doit être répétée très fréquemment (Derscheid & al., 1985). L'utilisation intensive et répétée d'herbicides, dont le picloram est le plus efficace, peut contrôler provisoirement la plante. Les taux d'application déterminent la longévité du contrôle qui est de 3 à 5 ans au maximum (Alley & Messersmith, 1985). Outre le fait que les herbicides ne sont pas efficaces à long terme (réinfestation, régénération des racines en profondeur), leur emploi à grande échelle est très coûteux et dangereux pour l'environnement. En 1987, le gouvernement canadien a limité l'emploi du picloram dans certaines régions en raison du danger de pollution des nappes phréatiques (Harris, 1987).

Les moyens conventionnels de lutte se révèlent inapplicables à grande échelle en raison de leur coût, de leur inefficacité à long terme et de leur danger pour l'environnement. Ces deux plantes, qui ne sont pas considérées comme des mauvaises herbes dans leur aire de distribution d'origine, sont, par conséquent, des objectifs appropriés pour la lutte biologique classique.

La lutte biologique contre *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*

Plus d'une centaine d'insectes phytophages indigènes ont été répertoriés au Canada sur l'euphorbe feuillue (Best & al., 1980). La majorité de ces insectes sont des pollinisateurs, à

l'exception de quelques hémiptères et lépidoptères polyphages infligeant peu de dégâts à la plante. Lors d'un inventaire des pathogènes sur l'euphorbe feuillue dans les provinces des prairies, Mortensen (1984) a constaté que, dans la plupart des sites visités, l'euphorbe feuillue était libre de toute maladie. Aucun des plus de 20 pathogènes répertoriés n'a montré de virulence particulière envers l'euphorbe feuillue dans le terrain et en laboratoire.

Par contraste, la faune entomologique et les champignons pathogènes des euphorbes sont beaucoup plus nombreux dans l'aire de distribution d'origine des plantes. Harris et al. (1985) ont répertorié, en Europe de l'Ouest principalement, 131 espèces d'insectes et près d'une centaine d'espèces de champignons pathogènes associées à *E. esula*, *E. virgata*, *E. cyparissias* et 4 autres espèces d'euphorbes apparentées. Il est certain, d'autre part, que d'autres espèces sont encore à découvrir en Europe orientale et surtout en Asie centrale. Parmi les insectes, 50 espèces environ sont monophages ou oligophages, dont une dizaine d'aphides et au moins autant de chrysomélides du genre *Aphthona*. Parmi ces 50 espèces, on peut considérer actuellement qu'une vingtaine d'espèces environ sont des agents potentiels de la lutte biologique contre les euphorbes en Amérique du Nord en raison de leur spécificité, disponibilité, habitat ou des dégâts constatés sur la plante-hôte.

La lutte biologique contre les euphorbes nuisibles en Amérique du Nord a commencé au début des années soixante et s'est notablement accélérée dès la fin des années septante. En 1987, 14 espèces d'insectes récoltées en Europe sur *E. cyparissias*, *E. virgata*, *E. esula* et *E. seguieriana* Necker avaient été recommandées et approuvées pour la lutte biologique contre *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*. Deux espèces, *Bayeria capitigana* Bremi (Dipt.; Cecidomyiidae) et *Lobesia euphorbiana* (Freyer) (Lep.; Tortricidae) ont été introduites très récemment mais il est encore trop tôt pour juger de leur capacité à s'établir. Trois parmi les quatre espèces du genre *Aphthona* (*A. cyparissiae* (Koch), *A. flava* Guillebeau, *A. czwalinae* Weise et *A. nigriscutis* Foundras (Col.; Chrysomelidae), introduites au Canada dès 1982, sont maintenant établies. Selon Harris (comm.pers.), *A. nigriscutis* a établi des colonies importantes dans les premiers sites de libération et une diminution de la biomasse aérienne de l'euphorbe feuillue est observée. Un gros papillon défoliateur, *Hyles euphorbiae* (L.) (Lep.; Sphingidae), introduit dans les années soixante, persiste uniquement dans quelques petites colonies en raison d'une prédation importante et de conditions climatiques non optimales. Deux papillons mineurs des racines, *Chamaesphacia empififormis* (Esper) et *C. tenthrediniformis* (Denis & Schiffermüller) (Lep.; Sesiiidae), ne se sont pas adaptés à l'euphorbe feuillue en raison de leur très grande spécificité à leur plante-hôte.

européenne (Naumann & Schroeder, 1980; Harris, 1984 a). Un coléoptère mineur des tiges, *Oberea erythrocephala* (Schrank) (Col.; Cerambycidae), introduit à plusieurs reprises entre 1979 et 1982, est maintenant bien établi dans l'état du Montana. Un cécidomyiide, *Dasyneura capsulae* Kieffer (Dipt.; Cecidomyiidae), un papillon *Minoa murinata* (Scopoli) (Lep.; Geometridae) ainsi que les anthomyiides *Pegomya euphorbiae* (Kieffer) et *P. curticornis* (Stein), qui font l'objet de cette étude, seront introduits au Canada pour la première fois en 1988 ou 1989.

Jusqu'à ce jour, la lutte biologique en Amérique du Nord contre les euphorbes naturalisées a été un échec. Cependant, la plupart des agents de lutte ont été introduits à partir du début des années 1980 seulement et il est encore trop tôt pour établir un diagnostic définitif sur leur établissement et leur impact.

Première partie: TAXONOMIE, BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES ESPECES DU
GENRE *PEGOMYA* INFECTEES A *EUPHORBIA* EN EUROPE
CENTRE CENTRALE ET OCCIDENTALE.

1. METHODES GENERALES

1.1. Culture des plantes

Les racines de *E. cyparissias* proviennent d'un pâturage proche de l'Institut, les racines de *E. virgata* et de *E. lucida* de Hongrie et d'Autriche, celles de *E. x pseudovirgata* de la province canadienne du Saskatchewan. Les racines sont repliquées, généralement 1 à 2 années avant leur emploi, dans des pots de terre cuite (diamètre 12 ou 16 cm) et dans un mélange égal de terreau commercial et de sable. Le repiquage de grosses racines est nécessaire pour obtenir la croissance de tiges assez robustes permettant le développement larvaire. Les pots sont gardés à l'extérieur et mis dans le sol pendant l'hiver.

1.2. Elevage des Insectes

La fécondité et la longévité des adultes chez certains anthomyiides dépendent directement de l'alimentation, comme par exemple chez la mouche du chou *Delia brassicae* (Bouché), la mouche de l'oignon *Delia antiqua* Meigen et la mouche de la betterave *Pegomyia betae* Curtis (Missonnier & Stengel, 1966). Missonnier & Stengel (1966) ont nourri les adultes de la mouche du chou avec du lait additionné de sucre, de pollen et de levure. Röttger (1979) offre du sucrose, du lait en poudre et de la gélatine hydrolysée à *P. betae* alors que Metzger & Trier (1973) offrent du miel, de la levure ainsi que de la farine de soja et du lait en poudre à la même espèce. Finch & Coaker (1969) obtiennent la fécondité la plus élevée chez *D. brassicae* avec du sucrose, de la levure et de la levure hydrolysée comme source d'acides aminés. Jones (1972) ajoute de l'exudat de pucerons à la nourriture des adultes de la mouche du blé *Delia coarctata* (Fallén).

Dans notre élevage, les adultes ont été nourris avec trois solutions s'inspirant des sources citées plus haut mais dont la valeur n'a pas été systématiquement testée, à savoir une solution a) de

15 % de miel, b) de lait additionné de 10 % de miel et 5 % de pollen et c) de 2 % de levure hydrolysée.

Les plantes infestées, récoltées dans la nature, sont mises en pots dès leur retour au laboratoire. Les pots sont mis en sol dans le jardin de l'Institut jusqu'au printemps suivant. Peu avant l'éclosion des adultes, les pots sont placés dans des cages d'émergence gardées dans un abri ouvert.

Après leur éclosion, les adultes sont transférés, pour l'accouplement, dans des cages en organdi (40x40x70 cm) placées pendant 4 à 5 jours dans une serre non chauffée. Chaque cage contient entre 10 et 15 couples. Les conditions requises pour l'accouplement sont le résultat des investigations décrites au chapitre 3.5. Le choix des plantes à l'oviposition est étudié dans des cages similaires placées dans les mêmes conditions. L'élevage sur plante individuelle est effectué dans des cylindres en plastique de 1.2 litre (diamètre = 10 cm; la partie supérieure est en organdi) posés sur une plante en pot. Chaque cylindre contient en général 1 à 2 femelles. Ces récipients d'élevage sont gardés en laboratoire afin d'éviter la condensation et des températures trop élevées. L'élevage est toujours effectué avec des plantes en pots. Les solutions nutritives sont offertes aux adultes dans des assiettes et sur des bandes de papiers suspendues et régulièrement humidifiées. Elles sont renouvelées régulièrement et de l'eau est pulvérisée dans les cages deux fois par jour.

La température dans la serre varie le jour entre 10 et 25 °C, la nuit entre 6 et 15 °C. L'humidité relative varie de 40 à 90 %. La lumière est naturelle.

Le contrôle de la fécondité nécessite la dissection des bourgeons végétatifs ou floraux, lieux de ponte des femelles. Cette opération est effectuée 4 à 5 jours après la ponte (c'est-à-dire juste après l'éclosion des larves) afin d'éviter tout dégât aux oeufs.

Les plantes sont gardées en laboratoire jusqu'au contrôle de la ponte puis transférées dans le jardin.

L'élevage de ces insectes est difficile en raison de la brièveté de la période d'éclosion des adultes et de ponte et surtout parce que l'infestation artificielle des plantes s'est avérée impossible à effectuer en raison de la très grande mortalité des oeufs et des larves manipulées. Les larves incorrectement déposées au sein du bourgeon terminal ne pénètrent pas dans la tige. D'autre part, l'écartement des feuilles ou des bractées, qui est nécessaire pour un placement correct de la larve, provoque fréquemment le suintement de gouttelettes de latex et l'engluement des larves, qui périssent. La méthode de l'infestation artificielle est aussi desservie par l'incapacité des femelles à

pondre sur des supports artificiels. La production de larves à transférer doit donc être faite par ponte sur des supports naturels, ce qui entraîne une importante mortalité lors de la dissection des bourgeons infestés. Par conséquent, les études de biologie larvaire et d'impact sur la plante-hôte ont été effectuées après infestation naturelle de plantes en pots. L'infestation naturelle se heurte elle-même à d'autres difficultés pratiques. Le fait qu'une larve seulement peut se développer dans une tige, oblige à ne mettre qu'une ou deux femelles au contact de chaque plante et à changer fréquemment les plantes offertes (1 à 2 fois par jour) pour éviter au maximum la surinfestation, les oeufs surnuméraires étant condamnés. L'élevage de ces diptères nécessite par conséquent l'emploi d'un nombre considérable de plantes, de récipients d'élevage et de très nombreuses manipulations. Il faut ajouter que tout le travail permettant d'obtenir un maximum de pontes et de plantes infestées se fait malheureusement aussi pendant plusieurs jours avec des femelles qui s'avèrent ensuite être stériles.

Les pousses attaquées sont disséquées à intervalles réguliers afin d'observer le développement larvaire et la formation de la galle.

1.3. Travail dans le terrain

La recherche des plantes-hôtes, connues et nouvelles, et les collections ont constitué l'essentiel du travail effectué dans le terrain. La localisation des plantes se fait en sillonnant le pays ou la région où la plante est connue ou supposée présente. La localisation des insectes s'effectue généralement par l'examen de 50 plantes dans les stations importantes. La recherche des plantes attaquées est rendue difficile par le fait que la galle est souterraine et que la partie aérienne de la tige infestée est souvent complètement détruite ou peu visible. Les plantes doivent par conséquent être déterrées pour vérifier la présence de l'insecte et effectuer la récolte. Les insectes sont récoltés, généralement in situ, à l'état de larves matures ou de pupes. Aucune étude prolongée et détaillée dans les sites de collection n'a pu être effectuée en raison de leur éloignement et par manque de temps.

1.4. Description des stations principales et climat

E. cyparissias

E. cyparissias est une espèce commune en Europe et localement abondante.

A) Erfurt, province de Thuringen, RDA. Bordure de prairie sèche semi-naturelle utilisée comme pacage à moutons sur pente orientée au sud. Végétation herbacée relativement basse, peu dense. De large bancs de sol ne sont pas colonisés. Population de *E. cyparissias* en flocs. Sol meuble, pauvre et de texture grossière, sec.

B) Régions de Kecskemet et de Szeged, Hongrie. Prairies arides semi-naturelles utilisées comme pacage à moutons et lisières de forêts. Végétation herbacée basse, dispersée, ouverte. Plantes nombreuses, groupées ou dispersées. Sol sableux, pauvre, aride.

C) Vallée du Rhin, entre Bâle et Freiburg, RFA. Talus et bords des sentiers longeant le fleuve. Sol terreux ou caillouteux, relativement sec, végétation peu dense.

E. virgata

Cette espèce, dont l'aire de répartition comprend le centre et l'est de l'Europe (Smith & Tutin, 1968), est locale et généralement peu abondante dans les régions que nous avons visitées.

A) Régions de Kecskemet, Szeged et Bacsalmás, Hongrie. Talus et fossés secs en bordure des routes ou des voies de chemins de fer. Sol durci, pauvre et de texture variable, sec. Populations clairsemées, plantes dispersées ou groupées au milieu d'une végétation assez haute, dispersée, localement plus dense. Ces stations peuvent être fauchées lors de l'entretien des voies de communication.

B) Région de Nyíregyháza, Hongrie. Bordure de route et de voie de chemin de fer. Sol terreux et moins sec. Végétation haute et assez dense. *E. virgata* dispersée.

E. lucida

Cette espèce est distribuée dans le centre et le sud-est de l'Europe (Smith & Tutin, 1968).

A) Région Kalocska, Békéscsaba, Hongrie. Fossés humides ou temporairement inondés le long de canaux et de routes. Stations parfois ombragées. Sol compact et assez riche, végétation généralement haute et dense. *E. lucida* en flocs parfois denses.

B) Région Baja, Hongrie. Entre prairie humide de fauche et forêt marécageuse. Sol terreux,

parfois inondé. Végétation haute et dense. Population importante de *E. lucida* groupée ou dispersée.

E. amygdaloides et *E. hybarna*

Moulins, France. *E. amygdaloides* en petits flocs, en bordure des chemins forestiers dans une forêt de chênes. *E. hybarna* dispersée, dans le sous-bois de la même forêt.

E. amygdaloides est une espèce sylvicole distribuée dans le centre, sud et nord-ouest de l'Europe. La distribution de *E. hybarna* est limitée à l'ouest et au sud de l'Europe (Smith & Tutin, 1968). Cette espèce pousse dans les endroits ombragés et humides.

L'altitude de toutes ces stations est comprise entre 100 m (Hongrie) et 300 m (vallée du Rhin).

Toutes les localités de Hongrie jouissent de conditions climatiques à peu près similaires (fig. 1). Le climat est de type continental, avec des températures à l'amplitude annuelle forte, très froides en hiver et très chaudes en été. Les précipitations, généralement faibles, ont deux maxima de printemps et d'automne, l'hiver est sec. D'une manière générale, les stations à *E. cyparissias* et *E. virgata* où nous avons fait nos collections pendant l'été ont un climat chaud et sec, voire aride pour *E. cyparissias*. Au niveau du sol, le microclimat des stations à *E. virgata* est légèrement plus tempéré, en raison d'une végétation environnante plus importante. Les stations à *E. lucida* ont un climat assez identique, mais le microclimat y est notablement plus humide et plus frais.

En RDA, la pluviosité et les températures hivernales sont semblables à celles rencontrées en Hongrie, mais la température estivale moyenne est inférieure.

Le climat semi-océanique de la région badoise est caractérisé par l'amplitude assez forte des températures annuelles et une pluviosité estivale importante. Le climat de la région de Nevers est plus tempéré. Les températures hivernales y sont moins froides et les précipitations plus uniformes.

La figure 2 montre les diagrammes ombrothermiques représentatifs de quelques régions canadiennes infestées par *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*. On remarque, dans les provinces des prairies, l'importance de l'amplitude thermique qui résulte surtout de températures très basses en hiver. La continentalité du climat est aussi marquée par la relative abondance des précipitations estivales et des hivers secs. L'amplitude thermique est un peu plus faible dans le sud de l'Ontario et surtout, les précipitations y sont plus abondantes et régulières.

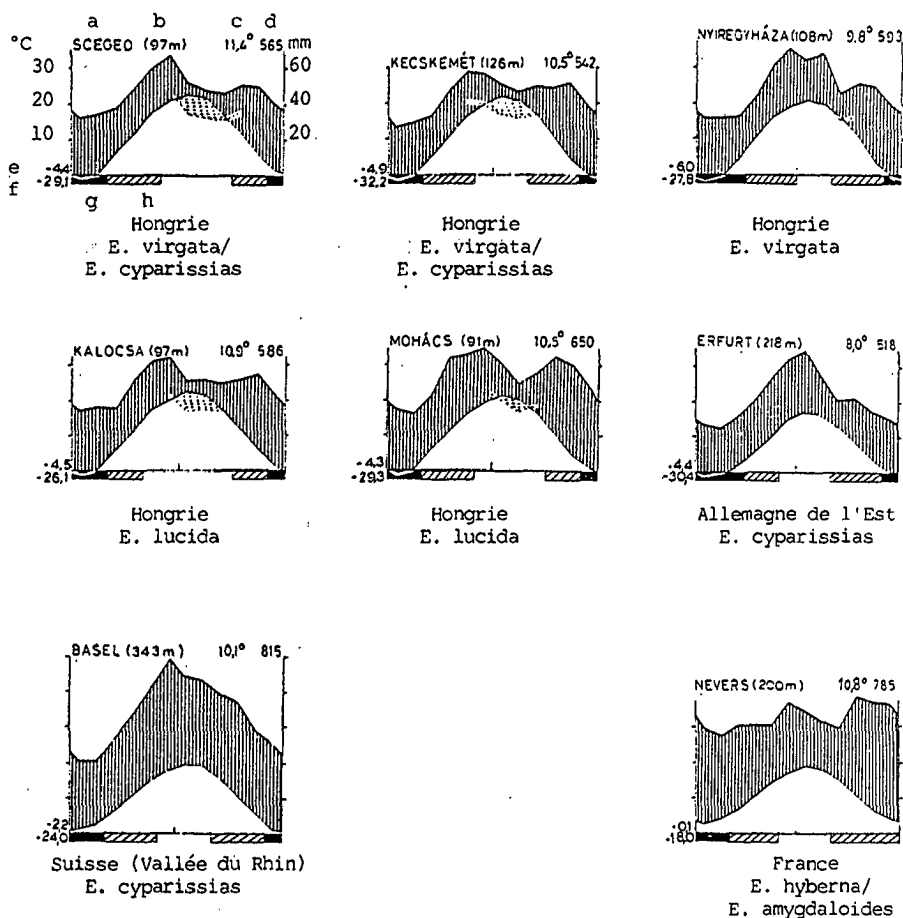


Fig. 1.: Diagrammes ombrothermiques représentatifs des régions étudiées en Europe

a, localité; b, altitude; c, température moyenne annuelle; d, total moyen annuel des précipitations; e, minimum journalier moyen du mois le plus froid; f, minimum absolu; g, mois avec moyenne des minimums inférieure à 0°C; h, mois avec minimum absolu inférieur à 0°C. Les moyennes mensuelles des températures et des précipitations sont représentées par des courbes: 10°C correspondent à 20 mm de pluie. La position relative des courbes indique les périodes humides (courbe des pluies nettement au-dessus de celle des températures; surface avec hachures verticales). Dans certains cas, une seconde courbe des précipitations, dessinée suivant la relation de 1°C pour 3 mm de pluies, permet de distinguer les périodes sèches (la seconde courbe des pluies passe en été au-dessous de celle des températures; ligne et surface pointillées).

(d'après Walter et Lieth, 1967)

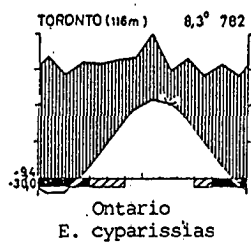
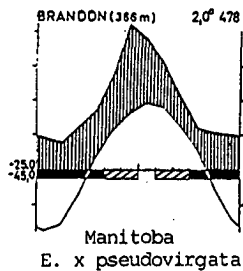
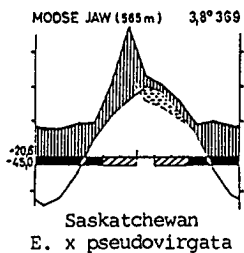
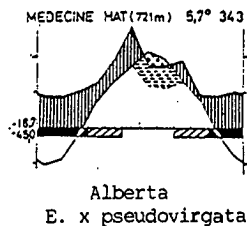
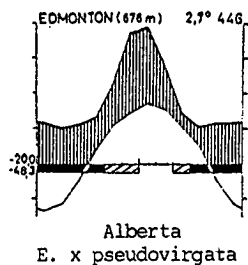


Fig. 2 : Diagrammes ombrothermiques représentatifs des régions infestées par E. x pseudovirgata et E. cyparissias au Canada (d'après Walter & Lieth, 1967)

2. TAXONOMIE

2.1. Position systématique des espèces inféodées à *Euphorbia* dans le genre *Pegomya*

Le genre *Pegomya* Robineau-Desvoidy (1830) appartient à la famille des anthomyiides. Selon Hennig (1973), il ne peut pas être défini morphologiquement d'une manière précise. Le genre *Pegomya* n'est pas un groupe monophylétique et l'appartenance de certaines espèces au genre ou à des genres très proches n'est pas définitive.

Hennig divise le genre *Pegomya* en deux groupes: a) le groupe '*geniculata*' (= *Phorea*) dont la plupart des espèces se nourrissent de champignons supérieurs; b) le groupe '*hyoscyami*' (= *Pegomya* sensu stricto), ne comprenant probablement que des espèces mineuses de feuilles. Cet auteur place provisoirement *P. argyrocephala* dans le groupe '*hyoscyami*' en raison de certains caractères des organes génitaux. Cette appartenance est contestée par Griffiths (1982) en raison du mode d'alimentation des larves, qui sont à la fois mineuses de tiges et cécidogènes et non des mineuses de feuilles, ainsi que du nombre de dents du crochet mandibulaire. Le crochet mandibulaire des larves mineuses de feuilles du groupe '*hyoscyami*' possède au moins trois dents, ce qui n'est pas le cas chez les larves du groupe '*geniculata*'. Nous n'avons effectivement trouvé qu'une seule dent chez les larves des espèces inféodées à *Euphorbia* (cf. chapitre 5.2.2.). En outre, Griffiths (1982) tient pour certaine la monophylie du group '*hyoscyami*' (*Pegomya* sensu stricto).

Le genre *Pegomya* de la région paléarctique comprend environ 70 espèces (Hennig, 1973), dont la moitié appartient au groupe '*hyoscyami*'. Toutes les espèces appartenant au groupe '*hyoscyami*' sont probablement mineuses de feuilles. Les plantes-hôtes, connues pour 27 espèces, appartiennent principalement aux familles des Chénopodiaceae, Caryophyllaceae ainsi qu'aux Polygonaceae, Solanaceae et Compositae. Les espèces mineuses de feuilles comprennent deux ravageurs majeurs: *P. hyoscyami* Panzer et *P. betae* Curtis qui attaquent en particulier les feuilles de la betterave (*Beta vulgaris* L.) et de l'épinard (*Spinacia oleracea* L.).

Le groupe '*geniculata*' comprend environ 35 espèces, dont 17 espèces se nourrissent de champignons supérieurs (Hackmann, 1976). Parmi les quelques autres espèces dont la biologie larvaire est connue, citons *P. meridiana* Villeneuve, dont la larve vit dans les têtes de fleurs de

Hypericum perforatum L. et deux espèces de la région paléarctique orientale (*P. kiangsuensis* Fan et *P. phyllostachys* Fan) qui minent les tiges de bambou. Enfin, *P. rubivora* Coquillett, qui inteste les tiges de *Rubus* sp. et de *Filipendula ulmaria* (L.) Maximowicz, est reconnue en Europe comme un ravageur occasionnel du framboisier (Bovey & al., 1963; Dusek & Rezac, 1967). Parmi toutes les espèces de *Pegomya* dont on connaît la biologie, seule cette espèce présente quelques similitudes avec les espèces de *Pegomya* Intéodées à *Euphorbia*. Les adultes de *P. rubivora* éclosent au mois d'avril, la nymphose a lieu aux mois de juin et juillet. Les larves minent les tiges de leurs plantes-hôtes et une galle aérienne est formée (Valset, 1968). Le mode d'alimentation et les plantes-hôtes de près de la moitié des espèces du groupe 'geniculata' ne sont pas connus.

Dans sa monographie des espèces néarctiques, Griffiths (1982) décrit une quarantaine d'espèces mineuses de feuilles appartenant au sous-genre *Pegomya* (= groupe '*hyoscyami*'), dont un tiers sont également des espèces paléarctiques. Le sous-genre *Phorea* (=groupe '*geniculata*') comprend 50 espèces, dont près de la moitié appartiennent également à la région paléarctique.

Michelsen (1988) divise le genre *Pegomya* en trois groupes selon le mode de vie larvaire, à savoir: a) les parasites de champignons, b) les mineuses de feuilles, c) les mineuses de tiges. Les espèces mineuses de tiges sont très pauvrement représentées et mal connues. L'ignorance de la biologie de nombreuses espèces de *Pegomya* empêche l'établissement d'un degré de parenté précis avec le groupe d'espèces associées à *Euphorbia*. Selon Michelsen (1988), la monophylie du groupe intéodé à *Euphorbia* est établie à travers les modifications de l'ovipositeur, qui est unique à l'intérieur du genre *Pegomya*.

Les cinq espèces intéodées à *Euphorbia* occupent donc une position isolée à l'intérieur du genre *Pegomya*, tant par le mode d'alimentation des larves que par leurs plantes-hôtes. Le degré de parenté de ce groupe avec les autres espèces du genre est difficile à établir.

2.2. Historique

Malpighi en 1679 (in Michelsen, 1988) a le premier décrit et illustré une grosse galle sur la tige de '*Tithymali cyparissae*' (= *Euphorbia cyparissias*) contenant un puparium de diptère. Cette observation fut confirmée seulement à la fin du dix-neuvième siècle lorsque Kieffer (1893) redécouvrit cette galle souterraine de la tige de *E. cyparissias* en Lorraine (France) puis par Geisenmeyer (1902) en Allemagne. Des galles similaires furent ensuite découvertes sur *E.*

amygdaloides (Pierre, 1905) en France et *E. lathyrus* (Baudys, 1954) en Tchécoslovaquie. L'espèce est également mentionnée en Angleterre sur *E. amygdaloides* (Ackland in Kloet & Hincks, 1976).

Ces galles furent attribuées à un agromyzide ou à un cécidomyiide jusqu'en 1964, date à laquelle Buhr (1964) réussit à élever cette mouche à partir de galles de *E. cyparissias* découvertes dans la province de Thuringen (RDA). Le diptère fut alors identifié par Hennig (in Hering, 1968) comme un anthomyiide, *Pegomya euphorbiae* (Kieffer). Dans sa monographie ultérieure des espèces paléarctiques du genre *Pegomya*, Hennig (1973) utilisa l'ancien nom de *P. argyrocephala* (Meigen).

Hennig (1973) admet les noms suivants comme synonymes de *P. argyrocephala*: *Agromyza euphorbiae* (Kieffer, 1909), *Pegomyia (Anthomyia) transversaloides* (Schnabl, 1911), *Chortophila curticornis* (Stein, 1916) et *Anthomyia brevicornis* Zetterstedt (Strobl, 1893) mais observe de légères différences dans les génitiaux mâles et n'exclut pas l'existence d'un groupe d'espèces étroitement apparentées.

On doit à Buhr (in Hennig, 1973) quelques observations sur la biologie de *P. argyrocephala*. Les larves de cette espèce se trouvent dans des galles de la partie souterraine de la tige de *E. cyparissias* et provoquent le dépérissement de la pousse infestée. Les éclosions d'adultes sont observées au mois de mars et la nymphose se termine au début du mois d'août. Pierre (1905) trouve les pupes de *P. argyrocephala* dans les galles de tiges de *E. amygdaloides* au mois de juillet.

2.3. Taxonomie

Entre 1983 et 1987, le matériel récolté sur plusieurs espèces d'euphorbes provenant de différentes localités a été examiné par V. Michelsen.

En 1983, Michelsen, après l'examen du matériel récolté sur *E. cyparissias* en RDA, suggère l'existence de deux espèces: 1) *P. argyrocephala* (Meigen 1826) qui est une espèce d'Europe occidentale (matériel examiné: un mâle d'Angleterre et le lectotype de *P. argyrocephala* (Meigen)); 2) *P. transversaloides* Schnabl qui est une espèce d'Europe centrale. Cette espèce est représentée par les adultes obtenus des galles de *E. cyparissias* en RDA (Buhr en 1964 et notre matériel) ainsi que par des spécimens provenant de Pologne.

En 1984, le nom de *P. transversaloides* est confirmé pour le matériel provenant de *E. cyparissias* en Hongrie et en RDA. Le nom de *P. argyrocephala* s'applique au matériel connu

d'Angleterre, de France et de la partie occidentale de l'Allemagne.

En 1985, le nom de *P. transversaloides* est confirmé pour le matériel obtenu de *E. cyparissias*, *E. virgata* et *E. lucida* en Hongrie alors que *P. argyrocephala* est probablement une espèce différente d'Europe occidentale.

En 1986, les spécimens récoltés dans le centre de la France sur *E. amygdaloides* et *E. hyberna* et dans la vallée du Rhin (RFA) sur *E. cyparissias*, ajoutés à du matériel additionnel provenant de *E. virgata* et *E. lucida* (Hongrie) conduisent à une révision complète du groupe et à la description de cinq espèces différentes, dont deux espèces nouvelles (Michelsen, 1988).

En 1987, suite à l'examen d'autres spécimens-types par Michelsen, la taxonomie des espèces de *Pegomya* introduites aux euphorbes est largement résolue et la terminologie définie (Michelsen, 1988).

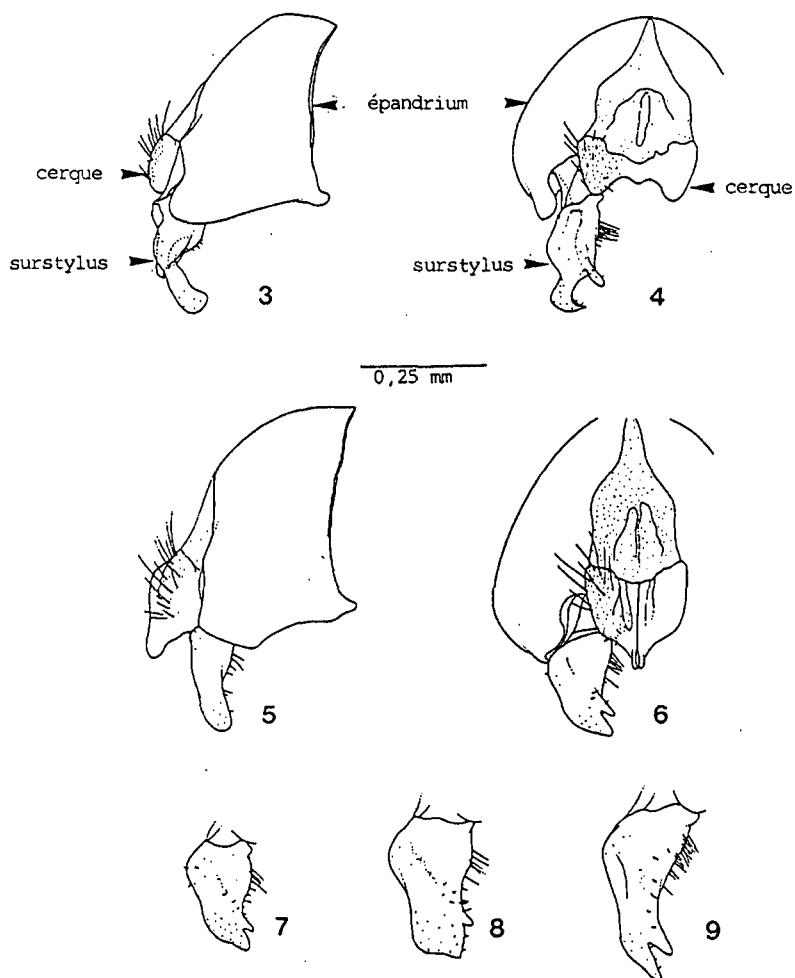
Cependant, l'identification de *P. argyrocephala* reste incertaine en raison de l'insuffisance du matériel connu et en particulier en raison de l'absence de mâles dans la collection effectuée sur *E. amygdaloides* en France.

La clé de détermination des espèces du genre *Pegomya* introduites à *Euphorbia* est la suivante (traduite d'après Michelsen, 1988):

1. Mâles.....2
 - Femelles.....6
2. Espèce petite, longueur de l'aile moins de 4 mm. Partie la plus étroite du front seulement 0.5x la distance entre les bords externes des ocelles postérieurs. Préalaire court. Pièces terminales (figs. 3,4) avec cerques, surstyli et gonostyli distincts.....*hybernae*
 - Espèce généralement plus grande. Front plus large, préalaire longue, pièces terminales différentes.....3
3. Espèce grande, longueur de l'aile jusqu'à 6.2 mm. Partie la plus étroite du front 1.3x la distance entre les bords externes des ocelles postérieurs. Notopleure avec 0-1 soie accessoire. Pièces terminales (fig. 9) avec surstyli distincts.....*lucidae*
 - Plus petite, longueur de l'aile jusqu'à 5.6 mm. Front généralement plus étroit et notopleure avec 2 ou plus de 2 soies accessoires.....4
4. Partie la plus étroite de la bande frontale aussi large que les orbites. Pièces terminales (fig. 8) avec surstyli distincts.....*curticornis*

- Bande frontale généralement plus étroite que les orbites.; surstyli différents.....5
- 5. Pruinosité du corps grise à gris-brunâtre. Partie médiane des parafaciaux presque aussi large que les flagellomères. Préalaire et soie notopleurale postérieure également forte.....*euphorbiae*
 - Pruinosité du corps gris-bleuâtre. Partie médiane des parafaciaux plus étroite que les flagellomères. Préalaire plus faible que la soie notopleurale postérieure.....*argyrocephala*
- 6. Espèce petite, longueur de l'aile moins de 4 mm. Notopleure nu. Préalaire courte. Pièces terminales (fig. 14) avec des cerques élancés, pointus à leur extrémité.....*hybernae*
 - Généralement plus grande, préalaire aussi longue que la soie notopleurale postérieure. Cerques différents.....7
- 7. Soles interfrontales développées. Cerques assez larges, arrondis à leur extrémité (fig. 10).....*argyrocephala*
 - Soles interfrontales réduites, fines. Cerques différents.....8
- 8. Cerques (fig. 13) pointus à leur extrémité et fermement attachés au dixième tergite.....*curticornis*
 - Cerques plus arrondis et lâchement attachés au dixième tergite.....9
- 9. Espèce grande, longueur de l'aile jusqu'à 6.2 mm. Partie médiane des parafaciaux nettement plus larges que les flagellomères. Notopleure avec 0-1 soie accessoire. 8ème tergite long et bord postérieur pointu*lucidae*
 - Plus petite, longueur de l'aile jusqu'à 5.6 mm. Partie médiane des parafaciaux presque aussi large que les flagellomères. Notopleure généralement avec 2 ou plus de 2 soies accessoires. 8ème tergite plus court et bord postérieur plus arrondi.....*euphorbiae*

Michelsen (1988) reconnaît des différences dans la morphologie externe des mâles de *P. euphorbiae* obtenus de *E. cyparissias*, *E. virgata* et *E. lucida*. Les mâles ex *E. virgata* ont le front plus large que les orbites alors qu'il est plus étroit chez les spécimens obtenus de *E. cyparissias* et de *E. lucida*; la soie notopleurale n'a pas de soie accessoire ou seulement une alors que le nombre de soies accessoires est généralement compris entre 2 et 10.



Figs. 3-9: *Pegomya* spp., pièces terminales des mâles.

3,4. *P. hybernae* Michelsen;

5,6,7. *P. euphorbiae* Kieffer;

8. *P. curticornis* Stein;

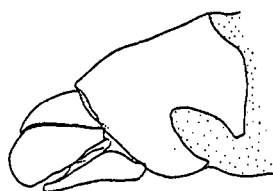
9. *P. lucidae* Michelsen;

3,5. épandrium, cerque et surstylus droit, vue latérale

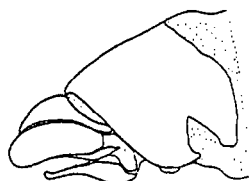
4,6. épandrium, cerque et surstylus droit, vue postérieure

7,8,9. surstylus gauche, vue postérieure

(d'après Michelsen, 1988)

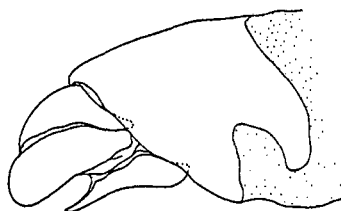


10

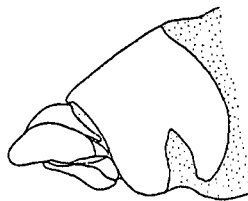


11

0,25 mm



12



13



14

Figs. 10-14: Pegomya spp., partie apicale de l'ovipositeur, vue latérale

10. P. argyrocephala Meigen;

11. P. euphorbiae Kieffer;

12. P. lucidae Michelsen;

13. P. curticornis Stein;

14. P. hybernae Michelsen

(d'après Michelsen, 1988)

3. BIOLOGIE ET ECOLOGIE

3.1. Plantes-hôtes et distribution géographique

Les plantes-hôtes et la distribution des cinq espèces de *Pegomya* inféodées à *Euphorbia* en Europe occidentale et centrale sont résumées dans le tableau 1. *P. argyrocephala* est une espèce exclusivement inféodée à *E. amygdaloides* et connue en France, en Angleterre (matériel examiné par Michelsen, 1988) et en RFA (lectotype désigné par Hennig, 1973). *P. hybernae* est une espèce nouvellement décrite, inféodée à *E. hyberna* et connue en France seulement. *P. lucidæ* est aussi une espèce nouvellement décrite et dont les adultes ont été obtenus de pousses de *E. lucida* récoltées en Hongrie. *P. curticornis* a été élevée exclusivement à partir de *E. virgata* en Hongrie. *P. euphorbiae* est l'espèce la plus commune. Elle est rapportée sur *E. cyparissias*, sa plante-hôte principale, en Allemagne, Hongrie, France, Pologne, Autriche et Italie. On peut la trouver également sur *E. virgata* et *E. lucida* en Hongrie ainsi que sur *E. segulariana* en Yougoslavie.

L'hôte de *E. lucida* rapporté par Baudys (1954) est probablement *P. lucidæ*. En effet, aucune ponte de *P. euphorbiae* ou de *P. curticornis* n'a été obtenue sur *E. lathyris* dans les tests de spécificité effectués avec ces deux espèces (cf chapitre 7.3.). En revanche, les mêmes tests ont montré que la ponte de *P. lucidæ* sur *E. lathyris* est relativement importante bien que le pourcentage de développement larvaire soit faible.

Les derniers résultats du travail taxonomique ont donc révélé l'existence de deux espèces de *Pegomya* associées à *E. virgata* et *E. lucida* en Hongrie. Ce fait complique évidemment l'analyse des données et rend impossible l'attribution à une seule espèce des paramètres biologiques obtenus en laboratoire pour les mouches élevées à partir de ces deux plantes.

1) Cas de *E. virgata* :

L'examen des critères d'identification a été effectué rétrospectivement sur les mâles élevés en 1985 et 1986 sans distinction des deux localités de collection, ainsi que pour trois localités distinctes, en 1987 (tab. 2). En 1985, pratiquement la moitié des mouches élevées à partir de *E. virgata* (à Szeged + Kecskemet) appartiennent à l'espèce *P. curticornis* et la moitié à *P. euphorbiae*. En 1986, les deux tiers des adultes obtenus de *E. virgata* appartiennent à l'espèce *P. euphorbiae* et le troisième tiers à *P. curticornis*. Pour l'ensemble des deux années, 60% des

Tableau 1: Plantes-hôtes et distribution géographique des espèces du genre *Pegomya* inféodées à *Euphorbia* en Europe centrale et occidentale.

espèce	données connues			données confirmées et nouvelles	
	plante-hôte	distribution	auteur	plante-hôte	distribution
<i>argyrocephala</i> (Meigen)	<i>E. amygdaloides</i>	France	Pierre 1905 b	<i>E. amygdaloides</i>	France
	<i>E. amygdaloides</i>	Angleterre	Ackland a		
	<i>E. cyparissias</i>	Italie	Malphigius 1679b		
	<i>E. cyparissias</i>	France	Kieffer 1893 b		
	?	RDA	Stein 1916 b		
	<i>E. cyparissias</i>	RDA	Geisenheyner 1902b		
	<i>E. cyparissias</i>	RDA	Buhr 1964 b		
	?	Autriche	Stein 1914 b		
	?	Autriche	Strobl 1893 b		
	?	Hongrie	Stein 1916 b		
	?	Pologne	Schnebl 1911 b		
<i>euphorbiae</i> (Kieffer)	?	Roumanie ?	Sustar 1944 b		
	<i>E. lathyrus</i>	Tchécoslovaquie	Baudys 1954 b		
				<i>E. cyparissias</i>	RFA
					RDA
					Hongrie
				<i>E. seguianana</i>	Yougoslavie c
				<i>E. virgata</i>	Hongrie
				<i>E. lucida</i>	Hongrie
<i>curticornis</i> (Stein)				<i>E. virgata</i>	Hongrie
					Autriche?
<i>lucidae</i> (Michelsen)				<i>E. lucida</i>	Hongrie
				<i>E. lathyrus</i>	laboratoire d
<i>hybarnae</i> (Michelsen)				<i>E. hybarna</i>	France

a in Kloet & Hincks, 1976; b in Hennig, 1973; c Tosevski, comm. pers.; d test de spécificité (cf chapitre 7.3)

adultes récoltés à Szeged et Kecskemét, localités confondues, appartiennent à l'espèce *P. euphorbiae* et 40% à *P. curticornis*. Si on considère l'identification des mâles de 1987, la population de Szeged semble être constituée exclusivement de *P. euphorbiae*. Quant à la population de Kecskemét, neuf des onze spécimens (6 mâles et 5 femelles) identifiés par Michelsen, c'est-à-dire environ 80%, appartiennent à l'espèce *P. curticornis*. Quant aux deux autres populations trouvées sur *E. virgata* en 1987, elles semblent être exclusivement constituées de *P. curticornis*. Dans ce travail on utilisera le nom de *Pegomya* sp. pour les individus élevés à partir de *E. virgata* quand la proportion de *P. curticornis* et *P. euphorbiae* n'est pas connue avec certitude.

Tableau 2: Composition en pour cent des populations de mâles de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* dans 4 stations à *E. virgata* en Hongrie.

Localité	1985		1986		1987	
	<i>P. euph.</i>	<i>P. curt.</i>	<i>P. euph.</i>	<i>P. curt.</i>	<i>P. euph.</i>	<i>P. curt.</i>
Kecskemét+Szeged	56.0 (14)	44.0 (11)	65.4 (17)	34.6 (9)	-	-
Szeged	-	-	-	-	100.0 (8)	0.0
Nyiregyhaza	-	-	-	-	0.0	100.0 (7)
Bacsalmas	-	-	-	-	0.0	100.0 (6)

Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de mâles identifiés.

2) Cas de *E. cyparissias*

L'examen des soies notopleurales et des pièces terminales (cf. chapitre 2.3.) de l'abdomen de 33 mâles montre que tous les individus élevés à partir de cette plante-hôte appartiennent à une seule et même espèce: *P. euphorbiae*.

3) Cas de *E. lucida*

Alors que la différence entre le surstylus de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* est tout à fait

évidente, le diagnostic est parfois difficile à établir entre *P. euphorbiae* et *P. lucidae*. L'examen des soies notopleurales et des pièces terminales de 49 mâles suggère que l'espèce *P. euphorbiae*, déjà inféodée à *E. cyparissias*, *E. seguieriana* et *E. virgata*, est présente, à raison de 2 à 4 % du matériel examiné, dans les tiges de *E. lucida*. La très grande majorité des individus élevés à partir des tiges de *E. lucida* appartient donc à l'espèce *P. lucidae*. Par conséquent, les résultats obtenus pour les mouches ex *E. lucida* sont attribués à *P. lucidae*.

3.2. Abondance

Le taux d'infestation des tiges a été établi à partir de plantes choisies au hasard dans quelques stations importantes. Basé sur un nombre de 200 à 300 tiges, le taux d'infestation de *E. cyparissias* par *P. euphorbiae* atteint 4.1 % à Erfurt (RDA) et 7.8 % à Kecskemet (Hongrie). *P. euphorbiae* est une espèce commune sur *E. cyparissias* en Hongrie. La densité des populations est généralement faible, mais peut être localement très élevée. Par exemple, un taux d'infestation de 60 % a été trouvé dans une petite population de *E. cyparissias* recouvrant quelques mètres carrés d'une dune de sable, le long d'une plantation de pins. Les populations élevées de *P. euphorbiae* apparaissent toujours dans des sites sablonneux et dénudés.

La population de *P. euphorbiae* sur *E. cyparissias* est très faible dans la vallée du Rhin, au nord de Bâle.

Selon Tosevski (comm. pers.), la présence de *P. euphorbiae* sur *E. seguieriana* est rare en Yougoslavie. En Hongrie, l'examen de 200 plantes dans deux populations de *E. seguieriana* coexistant avec *E. cyparissias* n'a pas révélé la présence de *P. euphorbiae* sur cette espèce.

Le taux d'infestation des pousses de *E. virgata* par *P. curticornis* et *P. euphorbiae* est généralement très faible. Il atteint toutefois 5.5 % par *P. curticornis* dans une petite population de *E. virgata*, près de Nyiregyhaza. *P. curticornis*, qui est uniquement inféodée à *E. virgata*, est une espèce assez rare en Hongrie et très locale. On peut supposer que *P. curticornis* est une espèce plus orientale en raison de la distribution de sa plante-hôte qui s'étend très à l'est en direction du Caucase, de la Mongolie et de la Chine. Les raisons des faibles taux d'infestation de *E. virgata* par *P. euphorbiae*, parfois abondant sur *E. cyparissias*, ne sont pas connues. Il est possible que les populations de *Pegomya* sur *E. virgata*, comme d'ailleurs les populations de tous les phytophages vivant sur cette espèce, soient faibles en raison de la dispersion et de la petite taille des populations de la plante-hôte. Les populations d'insectes inféodés à cette euphorbe sont aussi certainement

affectées par la lutte mécanique et parfois chimique pratiquée contre la végétation des bords de routes et des voies de chemin de fer, ainsi que par l'épandage d'insecticides sur les cultures avoisinantes.

P. lucidæ est une espèce commune et parfois abondante dans les tiges de *E. lucida* en Hongrie. Le taux d'infestation des tiges varie entre 13 et 40 % dans les 4 localités que nous avons étudiées (cf chapitre 3.2.2, deuxième partie).

Les populations de *P. argyrocephala* sur *E. amygdaloides* et de *P. hybernae* sur *E. hyberna* en France sont apparemment faibles.

3.3. Cycle de développement

La description générale du cycle de développement de *P. euphorbiae*, *P. curticornis*, *P. lucidæ* et *P. argyrocephala* est basée sur des observations effectuées dans les sites de collection et à Delémont en conditions extérieures et dans le laboratoire. Les insectes hibernent à l'état de pupes enfermées à l'intérieur de la dernière enveloppe larvaire, le puparium. Le puparium se trouve à l'intérieur d'une galle située en général à la base de la tige de la plante-hôte, mais toujours dans sa partie souterraine. Les adultes éclosent à la fin du mois de mars ou au début du mois d'avril. La période d'éclosion dure deux semaines environ. La période de vol et de ponte est de deux à trois semaines. Les oeufs sont déposés à l'intérieur du bourgeon terminal des pousses en développement. Les larves éclosent après quelques jours et migrent à l'intérieur de la tige en creusant un tunnel à travers le parenchyme médullaire. Les larves s'étant développées jusqu'au troisième et dernier stade atteignent, après 3 à 4 semaines, la base de la tige où l'activité de la larve engendre la formation d'une galle. Une seule larve peut se développer par tige, sauf chez *P. lucidæ*. Le développement larvaire dure de 60 à 80 jours. La nymphose et la formation du puparium ont lieu au mois de juin et juillet et les pupes entrent rapidement en diapause. Le développement nymphal reprend au début de l'année suivante. Il n'y a qu'une génération par an.

Le cycle biologique de *P. hybernae* dans les tiges de *E. hyberna* n'est pas connu. Il est cependant différent de celui des autres espèces, puisque la majorité des quelques spécimens que nous avons récoltés au début du mois de septembre se trouvaient encore à l'état larvaire.

3.4. Eclosion des adultes et sex-ratio

Sur l'ensemble de 1984, 1985 et 1986 l'éclosion des adultes de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae*, en conditions extérieures à l'Institut, commence pendant la dernière semaine de mars et se termine à la fin du mois d'avril. L'éclosion des adultes sera traitée en détail dans le chapitre 4. Les émergences sont caractérisées pour les trois espèces par une protandrie de 2 à 6 jours à la première éclosion et à 50% d'éclosion.

Le rapport numérique des sexes (mâles/femelles) a été déterminé pour les adultes émergeant en conditions extérieures. La sex-ratio de *P. euphorbiae* pendant les trois années observées varie entre 0.96 et 1.02 pour un nombre total d'observations de 740. La sex-ratio de *P. lucidae* en 1985 et 1986 est de 1.04 et 1.36 pour 47 et 212 observations respectivement. La sex-ratio des adultes obtenus de *E. virgata* en 1985 et 1986 est de 1.07 et 1.10 pour 62 et 66 observations. A Kecskemet, la sex-ratio des adultes ex *E. virgata*, dont la population est constituée en grande partie de *P. curticornis*, est de 1.0 et 0.81 pour un total de 50 individus examinés. La sex-ratio de *P. euphorbiae* ex *E. virgata* à Szeged est de 1.18 et 1.62 pour un total de 50 observations.

Il apparaît que la sex-ratio de *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* est proche de 1. La sex-ratio varie relativement beaucoup chez les adultes obtenus de *E. virgata* en raison peut-être du petit nombre d'observations. La variation de la sex-ratio est importante aussi chez *P. lucidae* où le nombre de mâles est nettement supérieur à celui des femelles en 1986.

Nous manquons de données pour définir une sex-ratio d'une manière précise. L'hypothèse d'une sex-ratio légèrement supérieure à 1, liée à la protandrie que nous avons observée, ne peut être exclue.

3.5. Accouplement

Le taux d'accouplement dans les élevages menés en laboratoire est de 12 à 18% pour un total de 50 femelles et 80 mâles dans 18 cages. Aucun accouplement n'a été obtenu chez huit couples gardés individuellement en laboratoire dans les cylindres d'élevage.

Dans la serre, le taux d'accouplement varie entre 20 et 30 % pour un total de 109 femelles et 112 mâles dans 32 cages. Les accouplements sont rares dans les cages contenant 2 à 4 couples. Le taux d'accouplement atteint environ 50 % dans les cages contenant au moins 10 couples.

En résumé, le meilleur taux d'accouplement a été obtenu chez les adultes élevés en nombres

relativement élevés (entre 10 à 15 couples) dans des cages assez grandes (40x40x70 cm) et dans les conditions semi-naturelles d'une serre non chauffée. La plante-hôte ne joue apparemment aucun rôle dans l'accouplement. La très courte période d'éclosion des adultes, observée en conditions extérieures, (cf chapitre 4.2.4.) renforce l'hypothèse de l'importance de l'effet de groupe pour l'accouplement de ces diptères.

L'accouplement n'a été que très rarement observé pendant la journée. Il a lieu au repos et dure quelques minutes. Les femelles ne s'accouplent probablement qu'une seule fois. L'accouplement des femelles a lieu 24 à 72 heures après l'éclosion. Aucun accouplement n'a été observé dans les heures suivant l'éclosion. Les mâles peuvent copuler plusieurs fois (deux observations). Les mâles s'accouplent 2 à 7 jours environ après l'éclosion.

3.6. Longévité des adultes

La longévité de 78 femelles de *P. euphorbiae* non fécondées s'échelonne entre 5 et 28 jours (moyenne = 15.3 jours) dans les conditions de laboratoire. La longévité moyenne de 12 femelles fécondées est de 17.5 jours (entre 12 et 26 jours) tandis que la longévité moyenne de 59 mâles de *P. euphorbiae* est de 14.5 jours (entre 4 et 27 jours). La durée de vie des femelles non fécondées et des mâles est par conséquent légèrement inférieure à celle des femelles fécondées. La longévité des adultes de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae* est identique.

La température a un effet important sur la durée de vie des adultes de *Pegomya* spp. A 5 °C, (photopériode de 12 heures) nous avons observé une longévité de plus de 40 jours chez quelques individus mâles et femelles.

3.7. Ovogénèse

Les organes génitaux des femelles de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae* ressemblent à ceux décrits pour d'autres anthomyiides (Jones, 1971; Missonnier & Stengel, 1966). Chacun des deux ovaires est composé d'un nombre d'ovarioles compris entre 10 et 20. Chaque ovaire se prolonge en un oviducte latéral court qui, réuni à celui provenant de l'autre ovaire, donne un oviducte commun également court. L'oviducte commun débouche dans le vagin à l'extrémité duquel parviennent également les deux glandes accessoires et les trois canaux des réceptacles séminaux. Les réceptacles séminaux sont constitués par trois petites capsules sclérifiées, noires et

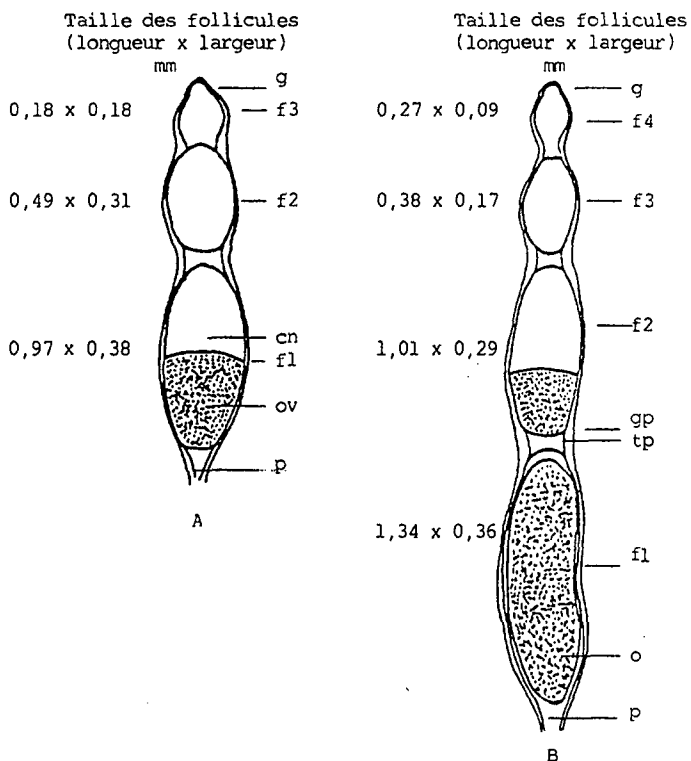


Fig. 15: Représentation schématique des étapes de la croissance des follicules d'un ovariole de P. euphorbiae

A, 12 à 24 heures après l'éclosion; B, 3 à 4 jours après l'éclosion.

cn, cellules nourricières; f, follicule; g, germanium;
gp, gaine péritonéale; o, œuf; ov, ovocyte; p, pédicelle
tp, tunica propria.

sphériques.

Les ovarioles sont du type mérioïstique polytrophique. Moins de 24 heures après l'éclosion, il y a deux follicules bien différenciés par ovariole et un troisième déjà décelable (fig.15). L'ovocyte du premier follicule (c'est-à-dire du follicule le plus avancé) se distingue nettement et occupe un $1/3$ à $1/2$ du volume folliculaire, le reste du follicule étant occupé par les cellules nourricières. Trois à quatre jours après l'éclosion, les ovarioles ont trois follicules bien différenciés (fig.15). Le premier follicule des ovarioles les plus avancés consiste en un œuf (presque) mature prêt à être déposé; les cellules nourricières sont complètement résorbées. Le follicule de deuxième rang est à un stade de développement plus ou moins avancé. Le développement des follicules de même rang ne commence pas de manière simultanée dans tous les ovarioles; les ovarioles les plus internes évoluent les premiers. 6 jours après l'éclosion, certains ovarioles présentent 4 follicules bien différenciés dont les deux premiers sont à un stade avancé de développement.

Chez le mâle, les organes génitaux consistent en deux testicules qui s'abouchent par les canaux déférents sur un canal éjaculateur impair dont la partie supérieure est légèrement renflée (bulbe éjaculateur). Deux glandes accessoires tubulaires débouchent au même niveau que les canaux déférents dans le bulbe éjaculateur.

3.8. Ponte et fécondité

Les femelles prêtes pour la ponte étirent leur ovipositeur et l'insèrent entre les feuilles en développement du bourgeon végétatif ou les bractées encore fermées du bourgeon floral. La ponte est signalée par des mouvements contractiles de l'abdomen.

La ponte commence 1 à 2 jours après la copulation. La première ponte a lieu, chez les femelles fécondées ou non, au plus tôt 3 à 4 jours après l'éclosion. Une dernière ponte peut se produire le jour précédant la mort de la femelle. La ponte n'est pas continue mais aucun cycle régulier n'a été décelé, probablement en raison du développement asynchrone des ovarioles. La ponte est toutefois plus importante dans les 10 premiers jours d'activité et très faible dans les derniers jours chez les femelles âgées. La ponte correspondant au premier cycle de croissance ovocytaire s'échelonne vraisemblablement entre le quatrième et huitième ou dixième jour qui suit l'éclosion. Les ovocytes mûrs peuvent rester dans les ovarioles pendant que s'effectue la maturation de ceux qui appartiennent au rang suivant. En laboratoire, l'émission des œufs de *P. euphorbiae* et *P. cuticornis* se fait par paquets de 1 à 4 si un nombre suffisant de plantes est offert, tandis que la ponte de *P. lucidae* se fait en paquets plus importants (jusqu'à 15 œufs).

Le nombre d'oeufs déposés par bourgeon est adapté à la capacité des différentes espèces d'euphorbe à supporter le développement larvaire. En effet, une seule larve peut se développer dans les tiges de *E. cyparissias* et *E. virgata* alors que nous avons trouvé jusqu'à 11 larves ou pupes dans les tiges de *E. lucida* récoltées en Hongrie.

Une estimation globale du nombre d'oeufs pondus par 80 femelles non fécondées donne une moyenne de 23 oeufs par femelle (entre 0 et 56 oeufs). La ponte moyenne de 12 femelles fécondées est de 41 oeufs (entre 11 et 56 oeufs). Après dissection de 30 femelles (durée de vie moyenne = 17 jours), la fécondité potentielle moyenne est estimée à 62 oeufs (entre 50 et 81 oeufs). La fécondité potentielle moyenne en laboratoire correspond donc en gros à deux cycles de maturation des ovarioles. Il n'y a pas de différence significative dans la fécondité des trois espèces étudiées.

3.9. Développement embryonnaire

La durée du développement embryonnaire a été étudiée pour *P. euphorbiae* et *P. lucidae* à 5, 10, 15, 20 et 25 °C (tab. 3). A 20 °C, la durée du développement embryonnaire est de 3 jours environ, alors qu'elle est de 10 à 12 jours à une température de 5 °C. Le contrôle bijournalier des oeufs s'est avéré insuffisant pour comparer d'une manière précise la durée du développement embryonnaire de ces deux espèces. Elle semble toutefois similaire.

La température-seuil théorique (à ≥50 % d'éclosion) est d'environ 3 °C et la somme des températures effectives varie entre 34 et 38 degrés-jours (fig. 16). Entre 55 et 80% des oeufs sont éclos, indépendamment de la température d'incubation.

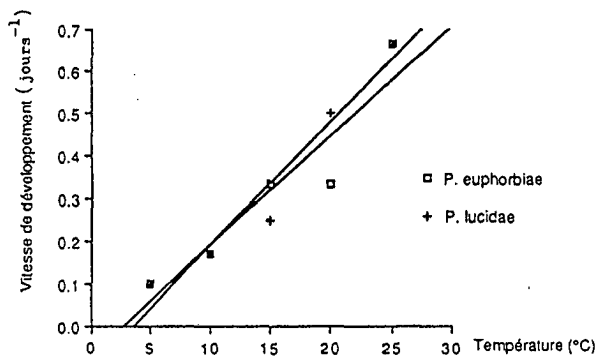


Fig. 16: Vitesse de développement embryonnaire de *P. euphorbiae* et *P. lucidae* à $\geq 50\%$ d'éclosion.

$$P. euphorbiae \quad y = -0.07 + 0.026x ; R^2 = 0.88 ; P = 0.0188$$

température-seuil = 2.7 °C

Nr degrés-jours = 38

$$P. lucidae \quad y = -0.10 + 0.029x ; R^2 = 0.94 ; P = 0.0058$$

température-seuil = 3.5 °C

Nr degrés-jours = 34

Tableau 3: Durée du développement embryonnaire de *P. euphorbiae* et *P. lucidae* et pourcentage cumulatif d'éclosion.

T (°C)	<i>Pegomya euphorbiae</i>		<i>Pegomya lucidae</i>	
	Nr jours	% cum. d'éclosion	Nr jours	% cum. d'éclosion
25	1.5	62.1	1.5	100.0
	2	96.6		
	3	100.0		
20	2	37.7	2	81.0
	3	98.1	3	100.0
	4	100.0		
15	2	25.0		
	3	52.1	3	38.9
	4	93.8	4	100.0
	5	100.0		
10			4	34.0
			5	48.9
	6	90.5	6	63.8
			7	74.5
	8	100.0	8	100.0
5			7	3.4
			8	20.7
	9	16.7	9	37.9
	10	77.8	10	82.8
	11	100.0		
			12	86.2
			13	100.0

3.10. Développement larvaire

Il y a trois stades larvaires. En laboratoire, le premier et le deuxième stade durent chacun de 3 à 3,5 jours. A 20 °C, les larves atteignent par conséquent le troisième stade 9 à 11 jours après la ponte. Quand les plantes infestées sont gardées à l'extérieur, le troisième stade larvaire est atteint dans les trois semaines qui suivent la ponte. Le développement larvaire est achevé en 60 à 80 jours. En Hongrie, la nymphose de *P. euphorbiae* a lieu dans la première moitié du mois de juin, celle de *P. curticornis* dans la deuxième moitié de juin et celle de *P. lucidae* au début du mois de juillet. Entre le 1er et le 4 juin 1984, nous avons récolté 35% de *P. euphorbiae* à l'état de pupes; entre le 10 et le 12 juin 1985: 83 % et entre le 18 et le 20 juin 1986: 100%. En 1985, à la mi-juin, environ 30 à 35 % des larves se développant dans les tiges de *E. virgata* s'étaient nymphosées. *P. lucidae* n'a été que très rarement trouvée à l'état de pupes dans les trois premières semaines du mois de juin. La figure 17 résume les périodes d'éclosion des adultes et de nymphose des trois espèces étudiées.

La larve a deux modes de vie très distincts; elle est d'abord mineuse et mobile avant de devenir cécidogène et sédentaire. Immédiatement après l'éclosion, la larve de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* migre en direction de la base de la pousse en creusant un tunnel dans le parenchyme médullaire (cf deuxième partie). La larve, alors au stade L3, atteint la base de la tige dans les 25 à 30 jours qui suivent l'éclosion. L'induction de la galle se produit lorsque la larve s'attaque aux faisceaux vasculaires de la tige. Les premiers signes extérieurs de renflement sont visibles 30 à 40 jours après l'éclosion des larves. A Ertut (RDA), le 10 mai 1983, 75% des larves de *P. euphorbiae* avaient atteint la base de la tige de *E. cyparissias* et 40% des tiges infestées montraient des signes de renflement à leur base. Dans la galle, la partie antérieure de la larve est toujours dirigée vers le haut. La formation de la galle a lieu dans la partie souterraine de la tige, en général à sa base, 2 à 5 cm sous la surface du sol. La galle formée par *P. euphorbiae* et *P. curticornis* sur les tiges de *E. cyparissias*, *E. virgata* et *E. pseudovirgata* a une longueur de 10 à 15 mm, une épaisseur de 4 à 7 mm et est de forme assez régulière. Le diamètre des pousses non infestées est de 3 à 5 mm.

Chez *P. euphorbiae* et *P. curticornis*, une larve seulement par tige arrive à maturité. Nous n'avons jamais observé deux galles superposées sur la même pousse et les galles sur *E. cyparissias*, *E. virgata* ou *E. x pseudovirgata* contiennent toujours une seule pupa. En outre, dans les élevages, nous n'avons jamais trouvé deux larves de troisième stade vivantes dans la même tige. Les cas de tiges contenant une L3 vivante et une L3 morte étaient très rares. En cas de ponte multiple sur une même pousse, la compétition entre les larves de stade L1 ou L2 est donc très forte.

Les raisons d'une telle compétition, à un moment où le développement larvaire ne semble pas limité par la nourriture ou l'espace, ne sont pas connues.

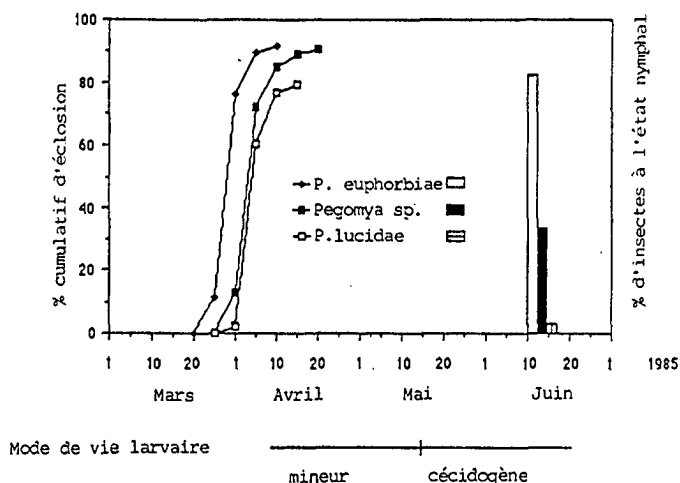


Fig. 17: Période d'éclosion des adultes et de nymphose de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae*.

L'emplacement de la galle sur *E. lucida* est moins régulier, mais toujours situé dans la partie souterraine de la tige. La galle consiste en un renflement latéral plus ou moins prononcé. Contrairement aux autres espèces, la tige de *E. lucida* permet le développement de plusieurs larves. Nous avons trouvé une moyenne de 2.6 pupes par tige chez cette espèce (nombre de tiges examinées = 174; diamètre moyen = 0.85 cm). Plus de 75% des tiges infestées contenait 1 à 3 larves matures ou pupes. Quelques rares tiges renfermaient jusqu'à 11 individus.

Le développement larvaire de *P. argyrocephala* dans les pousses de *E. amygdaloides* n'a pas été étudié. Six pupes de cette espèce ont été récoltées au début du mois de septembre dans

des galles semblables à celles formées par *P. euphorbiae* sur *E. cyparissias*. Selon Pierre (1905) les pupes peuvent être trouvées en juillet déjà. Le cycle biologique de *P. argyrocephala* est probablement très proche de celui des espèces se développant sur *E. cyparissias*, *E. virgata* et *E. lucida*.

En revanche, le cycle de développement de *P. hybernae* dans les tiges de *E. hyberna* est différent. Au début du mois de septembre 1985, nous avons récolté en France 3 pupes et 9 larves. La nymphose a donc lieu en septembre, dans la partie inférieure de la tige, mais apparemment aucune galle n'est formée.

3.11. Taux de survie et taux intrinsèque d'accroissement naturel

Méthodes

Le pourcentage d'éclosion des oeufs de *P. euphorbiae* et *P. lucidae* a été observé à 5, 10, 15, 20 et 25° C.

Le pourcentage de survie larvaire a été évalué sur des plantes infestées et maintenues en laboratoire pendant quelques jours puis transférées à l'extérieur.

L'observation in situ du développement des deux premiers stades larvaires est malaisée car le dépérissement de la tige et du bourgeon terminal en particulier rend le décompte des larves L1 et L2 mortes très aléatoire. Nous avons donc décidé de ne calculer que le pourcentage de survie des larves L3, larves que nous avons divisées en deux catégories d'âge. Comme il ne nous a pas toujours été possible d'observer la ponte avec précision, nous avons rapporté le nombre de larves L3 au nombre de pousses infestées. Pratiquement, le pourcentage de survie des larves L3 a été calculé sur le nombre total de tiges présentant un début d'attaque larvaire (c'est-à-dire en partie minée). De même, le taux de pénétration des larves L1 dans la tige a été calculé non pas sur le nombre de larves écloses, mais sur le nombre total de tiges portant des oeufs éclos. Il est évident que les probabilités de pénétration et de développement larvaires dépendent du nombre d'oeufs déposés sur une tige. Pour éviter une ponte sumuméraire trop importante, les plantes offertes aux femelles comprennent généralement 2 à 5 pousses et sont changées tous les jours.

Le pourcentage de survie des pupes a été observé sur des pupes récoltées dans la nature et hivernant dans le jardin de l'Institut.

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel chez *P. euphorbiae* a été calculé à partir de la

fécondité et de la survie de 12 femelles en laboratoire. Les femelles sont maintenues dans les cages d'accouplement jusqu'au 4ème jour puis transférées dans les cylindres de ponte. La ponte et la survie sont observées quotidiennement à partir du 5ème jour. Toutes les femelles sont fécondées.

L'étude a donc été réalisée en partie dans les conditions constantes et artificielles du laboratoire (notamment la survie des femelles et la ponte) et en partie dans les conditions variables et naturelles du jardin de l'Institut (survie des larves L3 et des pupes, éclosion des adultes).

Résultats

Le pourcentage d'éclosion des oeufs de *P. euphorbiae* varie d'une façon non linéaire entre 55.8 et 61.8 % pour des températures s'échelonnant entre 5 et 20 °C, alors qu'il est de 82.9 % à 25 °C. Chez *P. lucidae*, les taux de survie varient également de façon non linéaire, entre 58.0 à 81.8 % pour les mêmes températures. Ces essais ne nous ont pas permis de mettre en évidence une température optimale pour le développement embryonnaire. Le taux global de survie des oeufs est de 60.6 % (Ntot=279) pour *P. euphorbiae* et de 65.9 % (Ntot=246) pour *P. lucidae*.

On peut supposer que la mortalité des oeufs dans le terrain est comparable à celle observée sur les plantes en laboratoire, les oeufs étant protégés à l'intérieur du bourgeon terminal. Bien que nous n'ayons pas étudié la résistance des oeufs au gel, on peut noter également que l'adaptation au froid est remarquable, puisque les oeufs sont capables de se développer en 10 jours à 5 °C (cf chapitre 3.9.).

Le taux d'établissement des larves néonates dans les tiges, autrement dit la capacité de pénétration des larves dans les tiges, est de 91.0 % (Ntot=332) pour *P. euphorbiae* (dans les tiges de *E. cyparissias*).

Le pourcentage de survie des larves L3 âgées de 35 à 55 jours est de 88.9 % (Ntot=90). Celui des larves âgées de plus de 55 jours, en majorité des larves matures et des pupes, est de 77.3 % (Ntot=119). La mortalité des larves au moment de la nymphose est très faible. Dans toutes nos dissections, nous n'avons trouvé que très peu de larves âgées mortes juste avant ou pendant la nymphose. En outre, bien que souvent récoltés à l'état de larves lors de nos excursions, un nombre infime d'individus ne se sont pas nymphosés et sont morts.

Le taux d'éclosion des imagos au printemps suivant a toujours varié pour toutes les espèces entre 80 et 90 %. La survie des pupes aux conditions hivernales à Delémont est donc élevée.

Dans le tableau 4, nous avons résumé pour *P. euphorbiae* ex *E. cypris* les pourcentages de survie en laboratoire des différents stades de développement et la probabilité de survie d'un individu initialement présent au temps zéro (l_x).

Tableau 4: Pourcentage de survie des stades immatures de
P. euphorbiae ex *E. cypris*.

stade	% de survie	l_x
oeufs (taux d'éclosion)	60.6	0.61
L1 (taux de pénétration)	91.0	0.55
L3 (35j<âges<55j)	88.9	0.49
L3 (>55j)/pupes	77.3	0.38
adultes (taux d'éclosion)	87.2	0.33

Le taux net de reproduction R_0 et le taux intrinsèque d'accroissement naturel r ont été calculés à partir des données numériques présentées dans le tableau 5. Le taux net de reproduction R_0 est le nombre de femelles produit par une femelle de la génération précédente. R_0 est égale à la somme des termes $l_x m_x$, où:

- l_x est la probabilité de survie des adultes calculée à partir de la courbe de survie observée chez 12 femelles. La probabilité initiale est de 0.33, qui est la probabilité de survie d'un individu depuis le stade oeuf jusqu'au stade adulte (tab.4).

- m_x est le nombre d'oeufs "femelles" pondus par femelle et par jour (nombre d'oeufs divisé par deux, puisque la sex-ratio de *P. euphorbiae* est très proche de 1).

Le taux net de reproduction R_0 de *P. euphorbiae* a une valeur de 6.04 (tab. 5). Autrement dit, la population de *P. euphorbiae* se trouve multipliée par 6.04 à chaque génération. Les trois premiers jours de ponte contribuent pour plus de 50% au taux net de reproduction. Après 6 jours de ponte (ou 10 jours de vie imaginale) le taux net de reproduction atteint 80 % de son total.

La durée moyenne d'une génération est définie comme la période s'écoulant entre la naissance

des parents et celle des descendants, ou le temps nécessaire pour que l'effectif de la population soit multiplié par R_0 (Andrewartha & Birch, 1954). La durée d'une génération chez *P. euphorbiae* est d'une année. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel r peut être défini comme (Birch, 1948): $r = \ln R_0/T$ où T est la durée d'une génération. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel r (par année) de *P. euphorbiae* est donc de 1.798.

Notre étude n'a pas été réalisée, au contraire de celles de la plupart des auteurs, dans des conditions constantes de laboratoire, mais, pour certaines étapes du développement (développement larvaire et nymphal), dans les conditions fluctuantes d'un environnement naturel. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel calculé pour *P. euphorbiae* intègre donc en partie l'influence complexe de certains facteurs variables de l'environnement.

Le rôle que jouent dans la nature les facteurs climatiques et la prédation dans la survie des adultes nous paraît être prépondérant dans la limitation des populations de ces insectes et dans l'estimation d'un taux réel de reproduction. L'éclosion groupée des adultes (permettant un bon taux d'accouplement) et l'activité générale des adultes dépendent d'une période prolongée de températures relativement élevées. D'autre part, l'effet perturbateur des chutes de pluie, voire de neige, sur l'activité des adultes, ne peut être négligé à cette époque de l'année. Il est probable qu'une période de mauvais temps de 1 à 2 semaines, intervenant au moment du pic d'émergence, ait un effet désastreux sur la reproduction de ces espèces. Enfin, la distribution des oeufs sur la plante-hôte (nombre d'oeufs par tige) conditionne d'une manière déterminante le pouvoir reproducteur de cette espèce. Elle doit être optimale et tenir compte de la perte des oeufs surnuméraires et également de la probabilité d'infestation, plus importante en cas de ponte légèrement surnuméraire. Toutefois, une distribution optimale des oeufs ne signifie pas forcément un taux optimal de reproduction. La stratégie de ponte doit prendre en compte également le temps et l'investissement énergétique dépensés dans les déplacements, la recherche de l'hôte et la ponte, ainsi que les comportements les moins susceptibles à la prédation.

Le taux d'accroissement intrinsèque naturel est un paramètre intéressant, car il intègre la durée du développement, la mortalité et la fécondité qui conditionnent le pouvoir reproducteur d'une espèce. Ce paramètre pourrait à l'avenir se révéler important pour la comparaison des espèces utilisées dans la lutte biologique et contribuer à expliquer certains succès ou échecs et éventuellement prédire la valeur potentielle des candidats (cf troisième partie).

Tableau 5 : Table de mortalité des adultes de *P. euphorbiae* et fécondité journalière moyenne.

Age (jours) x	lx	mx	lxmx
0	0.33		
1	0.33		
2	0.33	Période de pré-oviposition	
3	0.33		
4	0.33		
5	0.33		
5	0.33	2.29	0.76
6	0.33	3.96	1.31
7	0.33	3.54	1.17
8	0.30	1.92	0.58
9	0.28	1.71	0.48
10	0.28	2.00	0.56
11	0.28	0.83	0.23
12	0.25	1.08	0.27
13	0.25	1.63	0.41
14	0.22	0.38	0.08
15	0.19	0.13	0.02
16	0.19	0.63	0.12
17	0.17	0.13	0.02
18	0.08	0.13	0.01
19	0.08	0.08	0.01
20	0.06	0.08	0.005
21	0.06	0.00	0.00
22	0.06	0.08	0.005
23	0.06	0.00	0.00

$$R_0 = \sum lxmx = 6.04$$

3.12. Parasitisme

Dans les terrains de collection, les seuls facteurs de mortalité que nous ayons pu évaluer sont le parasitisme larvaire du stade L3 et nymphal. Deux espèces d'eulophides, un braconide et un

Ichneumonide, ont été obtenus à partir des larves L3 et des pupes de *Pegomya* spp. récoltées entre 1982 et 1985 en RDA et en Hongrie (tab.6).

-- *Tetrastichus* sp. nr *platycephalae* Kostjukos (Hymenoptera, Eulophidae), l'espèce la plus commune, est un parasitoïde grégaire des pupes de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae*.

-- *Aprostocetus* sp. du groupe 'lycidar' (Hymenoptera, Eulophidae) est aussi un parasitoïde grégaire qui se développe surtout au dépend des pupes de *P. lucidae*. *Aprostocetus* a été trouvé une seule fois chez *P. euphorbiae*.

-- *Phygadeuon* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) s'attaque aux pupes de *P. lucidae*;

-- *Bracon* sp. (Hymenoptera, Braconidae) aux larves L3 de *P. euphorbiae*.

Les taux de parasitisme sont très variables selon les années et les localités. Chez *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias*, le taux de parasitisme de *Tetrastichus* sp. varie entre 0.8 (Kecskemet, Hongrie) et 48.9% (Erfurt, RDA), dans les collections effectuées aux mois de juillet et août. Dans les localités hongroises, le taux de parasitisme de *Tetrastichus* sp. ne dépasse pas 11 %. Le taux de parasitisme de *Bracon* sp. est compris entre 1.8 et 7.1 %, toutes collections confondues.

Le parasitisme de *Tetrastichus* sp. chez *P. euphorbiae* ex *E. virgata* à Szeged varie énormément entre 1984 (5.6 %) et 1985 (42.3 %).

Chez *P. lucidae*, on observe des taux de parasitisme parfois élevé au mois de septembre. Le taux de parasitisme de *Tetrastichus* sp. est compris entre 6.1 et 27.3 %, celui de *Aprostocetus* entre 8.2 et 45.5 % et celui de *Phygadeuon*, que l'on trouve uniquement chez *P. lucidae*, entre 2.6 et 6.6 %.

Le taux de parasitisme des parasitoïdes nymphaux dépend bien évidemment de la période de collection. Chez *P. lucidae*, dont la nymphose commence généralement à la fin du mois de juin, le parasitisme nymphal est presque toujours nul lors des collections de juin, mais parfois très élevé dans les collections de septembre. Chez *P. euphorbiae* ex *E. virgata*, le parasitisme de *Tetrastichus* sp. est toujours nul au début du mois de juin, époque à laquelle les larves commencent leur nymphose, alors que ce parasitoïde est déjà présent chez *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* où la nymphose est plus avancée.

Tous les parasitoïdes, maintenus dans un abri ouvert, éclosent l'année suivant la récolte de l'hôte. *Bracon* sp. éclôt au mois de mai tandis que les adultes de *Phygadeuon* sp. apparaissent fin juin-début juillet. *Tetrastichus* sp. éclôt au mois de juillet. *Aprostocetus* apparaît dès la fin du mois

de juin.

Une pupa parasitée par *Tetrastichus* sp. contient entre 22 et 101 individus (moyenne 55). Celle attaquée par *Aprostocetus* sp., qui est plus gros que *Tetrastichus*, contient entre 13 et 79 individus (moyenne 31).

Tableau 6: Parasitoïdes et taux de parasitisme des populations de *Pegomya* spp. dans les principales localités d'Allemagne de l'Est et de Hongrie entre 1982 et 1985.

hôte	plante-hôte	localité	date de collection	taux et espèce
P. euphorbiae	E. cyparissias	Erfurt A	21/08/1982	23.1% <i>Tetrastichus</i> sp. 3.8% <i>Bracon</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Erfurt A	22/08/1983	48.9% <i>Tetrastichus</i> sp. 2.2% <i>Bracon</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Erfurt B	24/08/1983	46.4% <i>Tetrastichus</i> sp. 7.1% <i>Bracon</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet A	23/07/1983	0.8% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet A	7/09/1984	3.2% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet B	12/09/1984	0.0%
P. euphorbiae	E. cyparissias	Szeged	9/09/1984	7.3% <i>Tetrastichus</i> sp. 1.8% <i>Bracon</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet A	10/06/1985	0.0%
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet B	11/06/1985	3.4% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet C	11/06/1985	10.9% <i>Tetrastichus</i> sp. 2.0% <i>Bracon</i> sp. 1.0% <i>Aprostocetus</i> sp.
P. euphorbiae	E. cyparissias	Kecskemet C	28/09/1985	05.9% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. euphorbiae	E. virgata	Szeged	10/09/1984	5.6% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. euphorbiae	E. virgata	Szeged	8/06/1985	0.0%
P. euphorbiae	E. virgata	Szeged	26/09/1985	42.3% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. curticornis +				
P. euphorbiae	E. virgata	Kecskemet	7/09/1984	9.8% <i>Tetrastichus</i> sp.
P. curticornis +				
P. euphorbiae	E. virgata	Kecskemet	12/06/1985	0.0%
P. curticornis	E. virgata	Nyíregyháza	6/06/1985	0.0%
P. lucidae	E. lucida	Baja A	3/06/1984	0.0%

P. lucidae	E. lucida	Baja B	8/09/1984	10.5% Tetrastichus sp. 13.5% Aprostocetus sp. 2.6% Phygadeuon sp.
P. lucidae	E. lucida	Baja A	15/06/1985	0.0%
P. lucidae	E. lucida	Baja C	15/06/1985	0.0%
P. lucidae	E. lucida	Kalocska	14/06/0985	4.1% Tetrastichus sp.
P. lucidae	E. lucida	Békéscsaba	7/06/1985	0.0%
P. lucidae	E. lucida	Baja C	27/09/1985	6.1% Tetrastichus sp. 8.2% Aprostocetus sp. 4.1% Phygadeuon sp.
P. lucidae	E. lucida	Kalocska	26/09/1985	27.3% Tetrastichus sp. 3.3% Aprostocetus sp. 6.6% Phygadeuon sp.
P. lucidae	E. lucida	Békéscsaba	25/09/1985	27.3% Tetrastichus sp. 45.5% Aprostocetus sp.

4. DIAPAUSE ET ECLOSION DES ADULTES

4.1. Méthodes

Pour des raisons de disponibilité de matériel, les études sur la diapause ont été effectuées avec un échantillon restreint de pupes de *P. euphorbiae* provenant de *E. cyprissias* et de *P. lucidae*. Les pupes et larves L3 sont récoltées en Hongrie au mois de juin ou de septembre et sont placées à Delémont, dans un abri ouvert, dans un mélange de terreau et de sable. La mise en condition d'hivernation se fait au milieu du mois d'octobre. Des lots de 10, 15 ou 20 pupes sont formés.

L'élimination de la diapause de *P. euphorbiae* a été étudiée par des séjours à 0 ± 1 °C de 21, 42, 63, 85 et 105 jours, ainsi que par des séjours à 5 ± 1 °C de 42, 63 et 85 jours. Deux séjours à 10 ± 1 °C de 63 et 105 jours ont également été effectués. L'élimination de la diapause de *P. lucidae* a été étudiée par des séjours à 0 ± 1 °C et à 5 ± 1 °C de 42, 63 et 85 jours. La photopériode est de 10 heures. Après le séjour au froid, tous les lots de pupes sont incubés à une température de 20 °C et une photopériode de 10 heures, pendant une durée de 4 à 5 mois. L'élimination de la diapause a également été étudiée en conditions extérieures: un lot de pupes hivernant dans un abri ouvert a été placé à 20 °C au début du mois de janvier 1988.

Afin d'étudier le seuil inférieur de température pour le développement nymphal de *P. euphorbiae*, les pupes sont maintenues à 0 ± 1 °C pendant 85 jours, puis incubées à des températures de 5, 10, 15 et 20 °C pendant plus de deux mois. La photopériode est de 10 heures.

L'action des températures constantes sur l'élimination de la diapause et le développement nymphal de *P. euphorbiae* a été étudiée aux températures constantes de 0, 5, 10, 15 et 20 °C. Les pupes sont maintenues à ces températures depuis le mois d'octobre jusqu'au mois de mai, c'est-à-dire pendant une période de plus de 7 mois. Les pupes de *Pegomya* sp. (récoltées sur *E. virgata*) et de *P. lucidae* ont été exposées à une température constante de 5 °C. La photopériode est toujours de 10 heures.

Pour l'éclosion des adultes en conditions extérieures, les plantes infestées sont repiquées dans des pots et ceux-ci sont enterrés dans une couche du jardin de l'Institut. Au début du mois de mars de l'année suivante, les pots sont placés dans des cages d'émergence gardées à l'extérieur.

A défaut de pouvoir mesurer la température du sol au niveau de la galle, nous avons enregistré les températures de l'air à la station météorologique de l'institut et calculé la somme (en degrés-jours) des températures supérieures à la température-seuil théorique de développement nymphal de 1.8 °C (To), du 1^{er} janvier jusqu'à la fin de la période d'éclosion, pour les années 1984-86. Lorsque la température journalière est supérieure à la température-seuil théorique de développement nymphal (To), la somme journalière (Dj) des températures est égale à :

$$Dj = T_{moy} - T_o$$

Lorsque la température journalière maximale est supérieure à la température-seuil et la température minimale inférieure, l'accumulation thermique journalière (Dj) est calculée selon les formules utilisées par Baker & Miller (1978) ou Collier & Finch (1985):

- 1) la température journalière minimale (Tmin) est plus proche de la température-seuil (To) que la température maximale (Tmax):

$$Dj = \frac{T_{max} - T_o}{2} + \frac{T_o - T_{min}}{4}$$

- 2) la température journalière minimale (Tmin) est plus éloignée de la température-seuil (To) que la température maximale (Tmax):

$$Dj = \frac{T_{max} - T_o}{4}$$

4.2. Résultats

4.2.1. Élimination de la diapause

Quand la période de froid est courte (21 et 42 jours à 0 °C notamment), les sorties d'adultes sont observées en faible nombre et après des temps plus longs (figs.18,19). L'intensité du froid joue également un rôle dans la levée de la diapause. Comme chez *Della radicum* (L.) (Missonnier, 1963; Collier & Finch, 1983), l'élimination de la diapause est d'autant plus rapide que la température est plus basse (surtout pour les durées d'exposition les plus courtes, 63 et 42 jours), ce qui se traduit par un taux d'éclosion légèrement plus élevé et par un développement nymphal plus rapide.

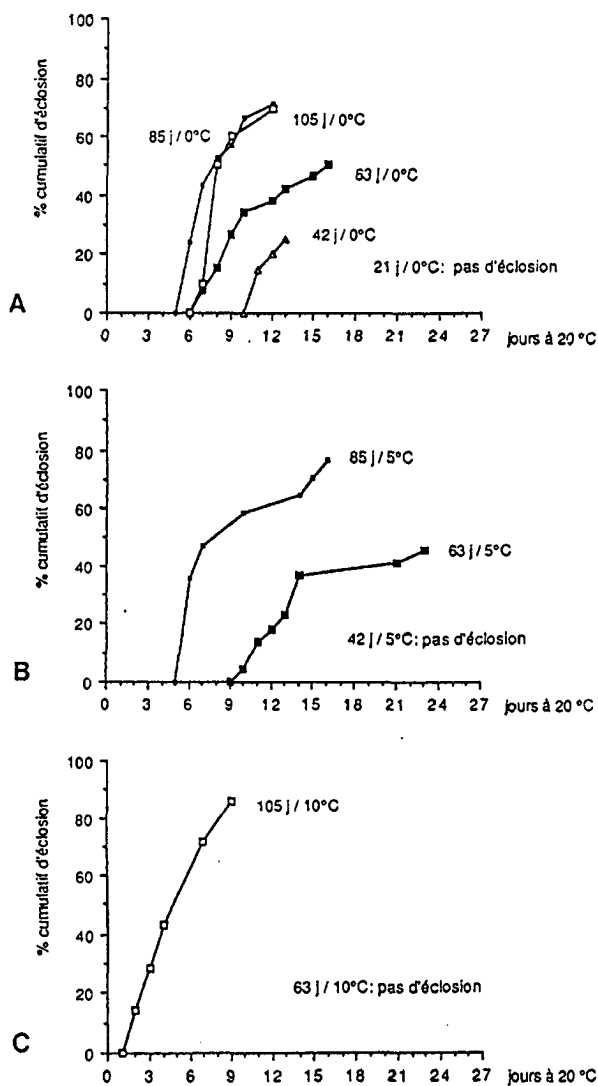


Fig. 18: Pourcentage cumulatif d'éclosion à 20°C des adultes de *P. euphorbiae* après séjour des pupes à des températures de valeur et de durée différentes;

A, séjour à 0°C

B, séjour à 5°C

C, séjour à 10°C

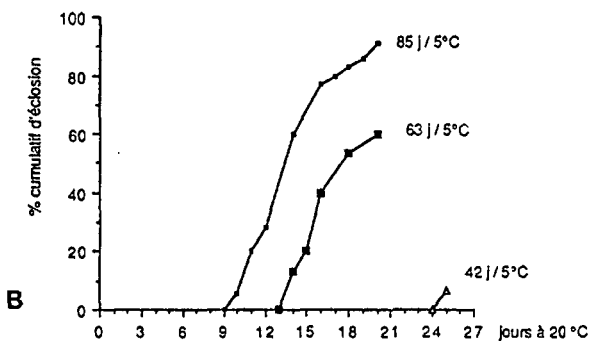
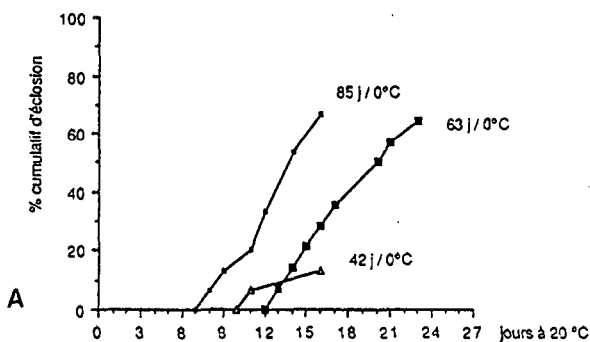


Fig. 19 : Pourcentage cumulatif d'éclosion à 20°C des adultes de *P. lucidae* après séjour des pupes à des températures de valeur et de durée différentes.

A, séjour à 0°C

B, séjour à 5°C

Les sorties d'adultes après un traitement de 105 jours à 10 °C sont plus rapides, car cette température est largement au-dessus du seuil inférieur de température pour le développement nymphal (cf chapitre 4.2.2.). Nous verrons dans le chapitre 4.2.3. qu'une température de 15 °C ne permet pas l'élimination de la diapause dans la période de temps observée.

Les conditions de la levée de la diapause de *P. euphorbiae* et *P. lucidae* sont similaires. Par contre, le temps nécessaire au développement nymphal de *P. lucidae* semble légèrement plus long que celui de *P. euphorbiae*.

En résumé, la levée de la diapause est progressive et son élimination complète requiert une période de froid (comprise entre 0 °C et 5 °C) d'environ trois mois (fig.20). Le pourcentage d'éclosion augmente et les délais diminuent jusqu'à une période minimale qui correspond au temps nécessaire au développement nymphal.

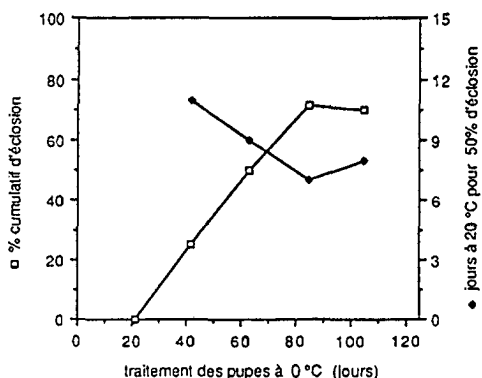


Fig. 20: Influence de la durée du traitement à 0 °C sur l'élimination de la diapause des pupes de *P. euphorbiae*. □ Pourcentage cumulé d'éclosion des adultes à 20°C. • Nombre de jours à 20 °C pour atteindre 50 % d'éclosion.

La levée de la diapause des pupes de *P. lucidae* placées en conditions extérieures à Delémont se termine à la fin de l'année en cours. Comme l'indique la figure 21, le développement nymphal peut alors reprendre si les conditions de température sont favorables. La courbe d'éclosion

des adultes ressemble beaucoup à celle obtenue après un traitement de 85 jours à 5 °C (fig.19).

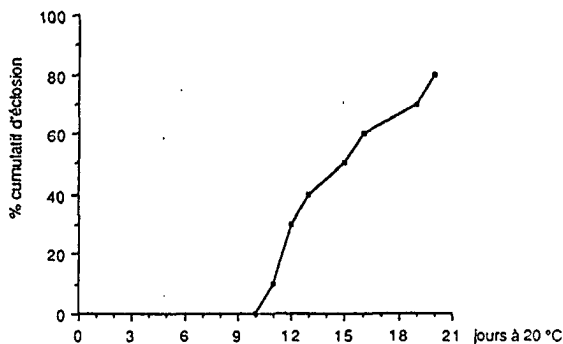


Fig. 21: Pourcentage cumulé d'éclosion à 20 °C des adultes de *P. lucidae* après hibernation des pupes en conditions extérieures. Début du traitement à 20 °C: 6 janvier 1986.

4.2.2. Développement nymphal

La relation entre la température et la vitesse de développement est généralement sigmoïde (Davidson, 1944). Toutefois, à l'intérieur de certaines limites de température, cette relation est souvent représentée par une droite de régression et la température-seuil théorique de développement est extrapolée par l'interception de la droite avec l'abscisse des températures (par ex. Morris & Fulton, 1970; Eckenrode & Chapman, 1971; Jonhson & al., 1979; Danks, 1987). Si il y a relation linéaire entre la température et la vitesse de développement, la constante thermique du développement, ou somme des températures effectives, exprimée en degrés-jours, est l'inverse de la pente de la droite de régression (Syme, 1972; Campbell & al., 1974).

La température-seuil théorique du développement nymphal de *P. euphorbiae* est de 1.8 °C (fig. 22). La somme des températures effectives est de 164 degrés-jours. Les pourcentages élevés et constants d'éclosion (tab. 7) montrent que la levée de la diapause, obtenue avec le traitement à basse température, est normale et qu'aucun choc thermique important n'est nécessaire pour réactiver le développement nymphal.

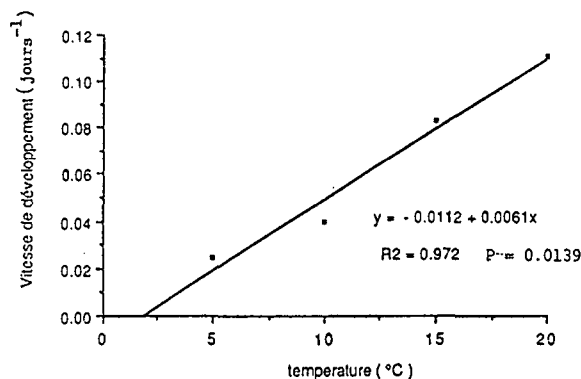


Fig. 22: Vitesse de développement nymphal de *P. euphorbiae* à 50 % d'éclosion après élimination de la diapause à 0°C pendant 85 jours.

- température-seuil théorique: 1.8 °C
- somme des températures effectives: 164 degrés-jours

Tableau 7: Taux d'éclosion des adultes de *P. euphorbiae* à différentes températures après élimination de la diapause à 0°C pendant 85 jours.

température (°C)	% d'éclosion
5	95.0
10	88.9
15	94.1
20	85.0

Selon les courbes d'éclosion de *P. lucidae* obtenues après différents traitements de froid pour lever la diapause (cf chapitre 4.2.1.), il est probable que la température-seuil théorique du développement nymphal de *P. lucidae* soit légèrement supérieure à celle de *P. euphorbiae*.

4.2.3. Action des températures constantes

Aucune éclosion n'a eu lieu à 0, 15 et 20 °C. La courbe des éclosions de *P. euphorbiae* à 5 et 10 °C est assez similaire (fig. 23). La vitesse de développement nymphal, qui est plus élevée à 10 °C, est probablement compensée par une élimination plus lente de la diapause à cette température.

La limite supérieure de température pour la levée de la diapause se situe entre 10 et 15 °C, ce qui est commun chez beaucoup d'insectes des régions tempérées (Danks, 1987). La température-seuil du développement nymphal se trouve confirmée entre 0 °C et 5 °C. Une zone de température d'environ 10 °C située entre >0 et <15 °C permet donc simultanément la levée de la diapause et la reprise de la morphogénèse.

Le pourcentage d'éclosion et surtout la vitesse de développement nymphal de *Pegomya* sp. (récolté sur *E. virgata*) et de *P. lucidae* sont plus faibles que ceux de *P. euphorbiae*. La dissemblance des courbes d'éclosion de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* à une température constante de 5 °C (fig. 23) démontre que les seuils de température du développement nymphal sont différents entre ces espèces. L'effet sur le développement nymphal de différences, même minimales, des seuils de température est d'autant plus grand que la température de développement (ici 5 °C) est basse. La dissemblance des courbes d'éclosion peut aussi traduire la nécessité de chocs thermiques qui permettent d'obtenir, chez certaines espèces, une réactivation plus rapide de la morphogénèse.

Un essai préalable sur l'action des températures constantes (5 °C, précédée d'une température de transition de deux mois à 10 °C), avait déjà mis en évidence une différence importante dans le développement nymphal de ces trois espèces à basse température (fig. 24).

4.2.4. Eclosion des adultes en conditions extérieures

L'éclosion des adultes de *P. euphorbiae* commence dans les dix derniers jours du mois de mars et se termine au début du mois d'avril en 1984 et 1985 (fig. 25). La période d'éclosion est plus tardive et plus longue en 1986 en raison de températures hivernales et printanières plus basses (fig. 26).

Les pupes de *Pegomya* se trouvant à une faible profondeur dans le sol (1 à 3 cm environ), il y a une bonne corrélation entre les périodes d'éclosion, l'accumulation thermique de l'air et la somme des températures effectives du développement nymphal en laboratoire. En effet, si on admet que le

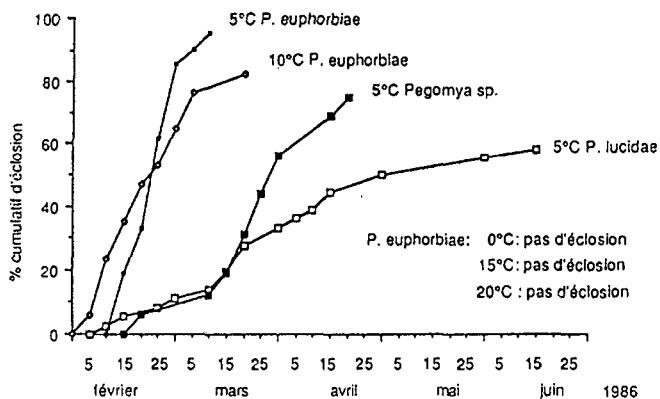


Fig. 23: Influence des températures constantes sur l'élimination de la diapause, le développement nymphal et l'éclosion des adultes de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae*. Début du traitement à température constante: 18 octobre 1985.

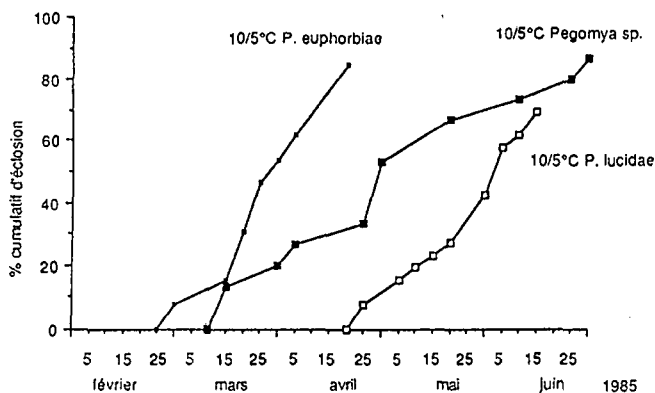


Fig. 24: Influence d'une température constante de 5°C sur l'élimination de la diapause, le développement nymphal et l'éclosion des adultes de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae*. Prétraitement à 10°C pendant 60 jours. Début de l'exposition à 5°C: 4 décembre 1984.

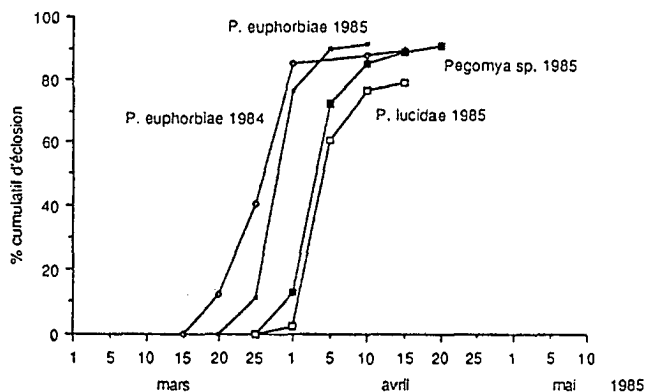


Fig. 25: Eclosion des adultes de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* en conditions extérieures à Delémont en 1984 et 1985.

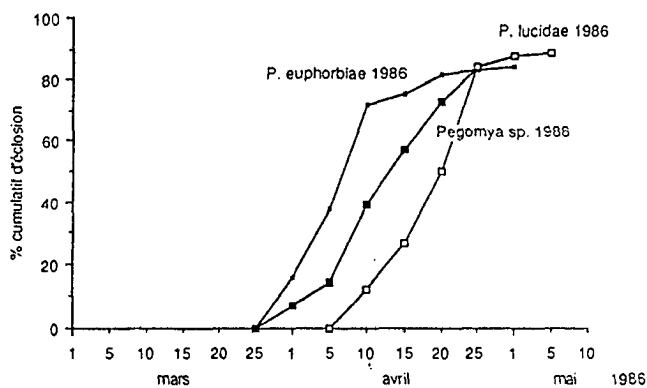


Fig. 26: Eclosion des adultes de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* en conditions extérieures à Delémont en 1986.

développement nymphal reprend au cours du mois de janvier lorsque les conditions de température sont favorables (voir chapitre 4.2.1. et fig. 21), le développement de *P. euphorbiae* ($\geq 50\%$ d'éclosion, moyenne de 1984-86) nécessite une somme de 160.9 ± 9.8 degrés-jours, basée sur la température de l'air (fig. 27). Cette valeur est très proche de la valeur théorique de 164 degrés-jours obtenue en laboratoire à des températures constantes (voir chapitre 4.2.2., fig. 22). On peut donc affirmer que, dans les conditions extérieures dans lesquelles nous avons travaillé, la mesure de la température de l'air permet de prédire de manière relativement précise l'éclosion de *P. euphorbiae*.

L'éclosion de *P. euphorbiae* est toujours plus précoce que celle de *P. lucidae* et celles des adultes récoltés sur *E. virgata* (*Pegomya* sp.). Les adultes de *P. lucidae* sont toujours les plus attardés. Le développement nymphal de *P. lucidae* requiert une somme de 216 ± 13.1 degrés-jours basée sur la température de l'air et celui de *Pegomya* sp. une somme de 203 ± 31.5 degrés-jours.

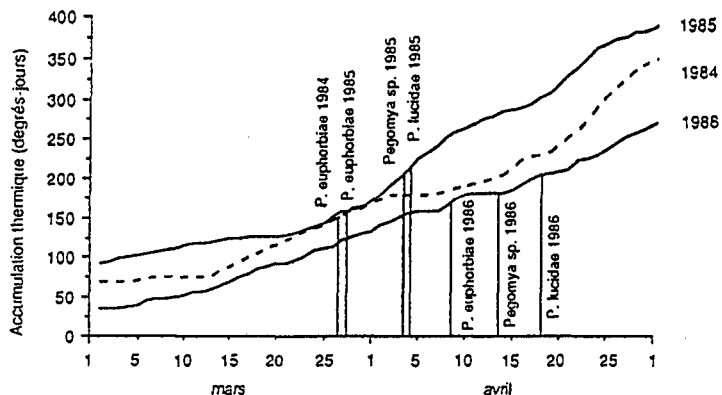


Fig. 27: Accumulation en degrés-jours des températures de l'air supérieures à 1.8 °C depuis le 1er janvier jusqu'au 30 avril pour les années 1984-86 (station météorologique de l'Institut à Delémont).
Les traits verticaux indiquent les dates d'éclosion ($\geq 50\%$) de *P. euphorbiae* (1984-86), *Pegomya* sp. et *P. lucidae* (1985-86).

4.3. Résumé

Les pupes entrent en diapause dès leur formation au mois de juin ou de juillet. Les agents de l'induction, ainsi que les stades sensibles aux facteurs de l'induction, ne sont pas connus. Il est vraisemblable que l'induction de la diapause résulte, comme chez *Dalia radicum*, de l'effet conjugué de la photopériode et de la température (Soni, 1976). La photopériode pourrait toutefois n'avoir qu'un rôle secondaire, toute la vie larvaire se déroulant à l'intérieur de la plante-hôte, tant dans la partie aérienne que dans la partie souterraine. La diapause est maintenue pendant l'été. Le signal de la levée de la diapause est donné au début de l'automne, lorsque la température avoisine 10 °C. La levée de la diapause s'accélère lorsque la température s'abaisse et dure environ trois mois. L'élimination de la diapause se termine à la fin de l'année en cours ou au début de l'année suivante. Le développement nymphal reprend en fonction des conditions de réchauffement du sol pour permettre à l'adulte d'éclore dès le début du printemps. La somme des températures effectives nécessaires au développement nymphal varie légèrement selon les espèces. De même, les courbes d'émergence à 5 °C et 20 °C en laboratoire, ainsi que les sorties à l'extérieure (conditions de réchauffement identiques pour toutes les espèces) laissent entrevoir une température-seuil de développement nymphal différente pour les trois espèces étudiées. Les populations d'espèces jumelles vivant dans une même aire géographique mais dans des microhabitats différents répondent donc d'une manière différente aux basses températures. L'espèce vivant dans l'habitat le plus ouvert et le plus exposé, *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias*, a des exigences de température pour le développement nymphal (température-seuil, somme des températures) moins élevées que les espèces vivant dans un habitat fermé au microclimat plus tempéré (en particulier *P. lucidae*).

5. MORPHOLOGIE ET BIOMETRIE DES STADES DE DEVELOPPEMENT

5.1. Méthodes

L'armature buccale des larves est nettoyée dans une solution d'hydroxyde de potassium à 10% chauffée à 60 °C pendant une durée de 10 à 20 min., rincée deux fois à l'eau distillée, passée dans une solution d'éthoxyéthanol et montée sur lame microscopique dans une goutte d'euparal (Sauter, comm. pers.).

L'extrémité de l'abdomen des adultes est sectionnée et placée à 95 °C pendant 20 min dans une solution à parts égales d'alcool éthylique absolu et d'hydroxyde de potassium à 10%. L'abdomen est ensuite passé dans de l'acide acétique absolu pendant quelques minutes à température ambiante. Finalement, l'abdomen est placé sur lame dans une goutte de solution de Faure où il est disséqué et conservé (White, comm. pers.).

5.2. Résultats

Quand l'origine n'est pas précisée, le nom de *P. euphorbiae* est attribué aux adultes obtenus des galles de *E. cyparissias*.

5.2.1. Les oeufs

Les oeufs de *Pegomya* spp. sont blanchâtres et de forme ovale. Le chorion est apparemment lisse. La longueur des oeufs de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* est significativement différente ($P < 0.05$) (tab. 8). Les oeufs de *P. euphorbiae* sont moins larges que ceux de *Pegomya* sp. et *P. lucidae* ($P < 0.05$). Les oeufs de *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* sont les plus petits, ceux de *P. lucidae* les plus grands. Les oeufs déposés par les femelles ex *E. virgata* ont une taille intermédiaire.

Tableau 8: Taille des oeufs de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp.* et *P. lucidae*.

		Longueur (mm)	Largeur (mm)
<i>Pegomya euphorbiae</i>	(200)	1.01 ± 0.09	0.31 ± 0.02
<i>Pegomya</i> sp.	(100)	1.13 ± 0.06	0.33 ± 0.02 a
<i>Pegomya lucidae</i>	(124)	1.26 ± 0.07	0.33 ± 0.02 a

* Les femelles appartiennent à une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* ex *E. virgata*.

Les moyennes (± écart-type) suivies de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différentes ($P > 0.05$, test GT2, Sokal & Rohlf, 1981). Le nombre d'oeufs mesurés est donné entre parenthèses.

5.2.2. Les larves

La larve de *Pegomya* est apode et blanchâtre. Elle est composée d'une tête très petite sur laquelle on distingue les antennes et les palpes maxillaires, de trois segments thoraciques et de huit segments abdominaux. Le huitième segment abdominal se termine par la plaque postérieure. Les deux stigmates postérieurs se trouvent sur la plaque postérieure, dans une zone légèrement creusée, au-dessus de son centre.

De l'armature buccale, qui se trouve à l'intérieur des premiers segments du corps larvaire, seules les deux mandibules sont visibles extérieurement. Les deux mandibules de l'armature buccale du troisième stade larvaire sont séparées. Les mandibules ont une seule dent, ce qui distingue ces espèces des espèces de *Pegomya* mineuses de feuilles possédant plusieurs dents (fig. 28). Les mandibules s'articulent sur la partie centrale (sclérite hypostomal) qui apparaît en forme de H en vue dorsale. La partie basale du sclérite hypostomal s'articule sur le sclérite pharyngien. Deux barres parastomales, parfois difficilement visibles, sont présentes au-dessus des deux bras du sclérite hypostomal et confirment le caractère primitif des espèces de *Pegomya* vivant sur l'euphorbe (Roback, 1951).

Les deux stigmates du dernier segment abdominal sont composés d'un sclérite annulaire (péritrème) fermé, à l'intérieur duquel se trouvent les trois ouvertures stigmatiques en forme de fente droite et une cicatrice, le bouton, située vers le bord interne du stigmate (fig. 28).

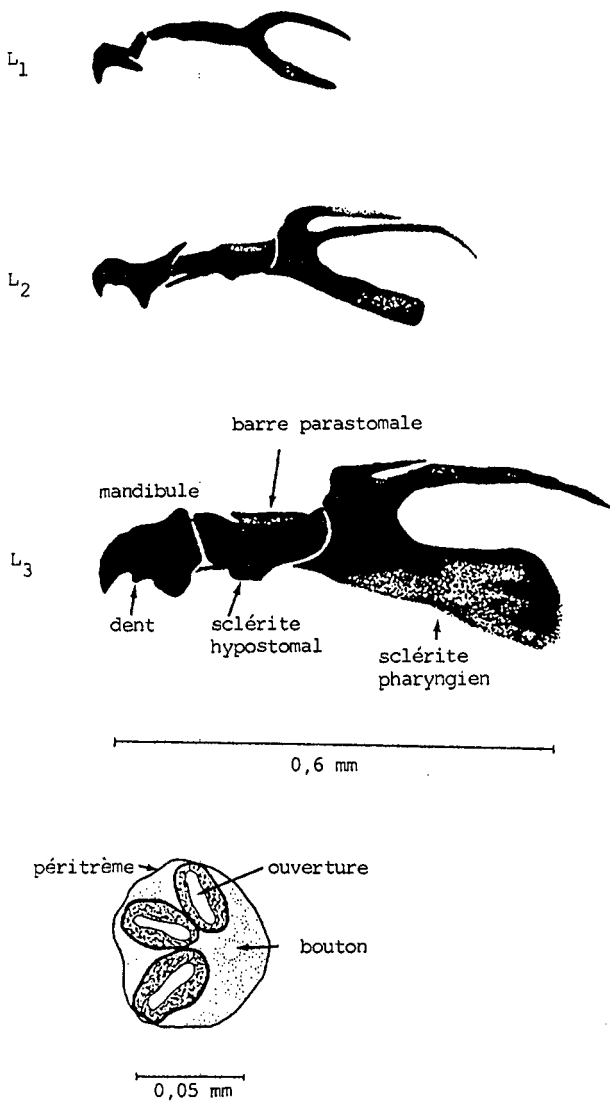


Fig. 28: Armature buccale des trois stades larvaires de *P. euphorbiae* et stigmate postérieur gauche du troisième stade larvaire.

Les deux stigmates prothoraciques ont plus de 20 lobes.

La morphologie des larves et de l'armature buccale de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae* est similaire. A ce stade, les trois espèces ne sont séparables que par des caractères biométriques.

La taille de l'armature buccale du premier stade larvaire de *P. euphorbiae* est plus petite ($P < 0.05$) que celle de *Pegomya* sp. et *P. lucidae*. (tab. 9). La taille de l'armature buccale du deuxième stade larvaire est significativement différente pour les trois espèces étudiées.

Tableau 9: Taille de l'armature buccale des premiers et deuxièmes stades larvaires de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp.* et *P. lucida* en condition d'élevage.

	armature buccale (mm)	
	L1	L2
<i>Pegomya euphorbiae</i>	0.27 ± 0.02 (63)	0.41 ± 0.03 (38)
<i>Pegomya</i> sp.*	0.30 ± 0.02 a (32)	0.46 ± 0.03 (13)
<i>Pegomya lucidae</i>	0.29 ± 0.03 a (44)	0.52 ± 0.03 (18)

* Elevage effectué avec des femelles appartenant à une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* ex *E. virgata*.

Les moyennes (± écart-type) suivies de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différentes ($P > 0.05$, test GT2). Le nombre de mesures effectuées est donné entre parenthèses.

La taille de l'armature buccale et des mandibules du troisième stade larvaire de *P. euphorbiae* (récolté et élevé sur *E. cyparissias*) des populations d'élevage et naturelles est plus petite ($P < 0.05$) que celle de *P. curticornis* et *P. lucidae* (tab. 10).

La taille de l'armature buccale et des mandibules du troisième stade larvaire des populations naturelles de *P. euphorbiae* récoltées sur *E. cyparissias* est également plus petite ($P < 0.05$) que celle des larves des populations naturelles de *P. euphorbiae* récoltées sur *E. virgata* (tab. 10).

Tableau 10: Taille de l'armature buccale et des mandibules du troisième stade larvaire de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*), *P. euphorbiae* (ex *E. virgata*), *P. curticornis* et *P. lucidae* dans les populations d'élevage et naturelles.

	Populations d'élevage *		Populations naturelles	
	L3		L3	
	armature bucc. mm	mandibule mm	armature bucc. mm	mandibule mm
<i>Pegomya euphorbiae</i> (ex <i>E. cyparissias</i>)	0.59 ± 0.07 (44)	0.13 ± 0.01 (45)	0.68 ± 0.11 (83)	0.15 ± 0.02 (95)
<i>Pegomya euphorbiae</i> (ex <i>E. virgata</i>)	0.74 ± 0.08 a (24)	0.15 ± 0.02 b (25)	0.77 ± 0.07 c (30)	0.16 ± 0.01 d (31)
<i>Pegomya curticornis</i> (ex <i>E. virgata</i>)			0.82 ± 0.10 c (42)	0.17 ± 0.02 (47)
<i>Pegomya lucidae</i> (ex <i>E. lucida</i>)	0.78 ± 0.08 a (14)	0.16 ± 0.01 b (14)	0.80 ± 0.06 c (65)	0.16 ± 0.02 d (68)

* Elevage de *P. euphorbiae* (récoltée sur *E. cyparissias*) et *P. lucidae* sur leurs plantes-hôtes respectives; l'élevage des femelles ex *E. virgata*, appartenant à une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis*, a été effectué sur *E. virgata* et *E. x pseudovirgata*. Les moyennes (± écart-type) suivies de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différentes ($P > 0.05$, test GT2). Le nombre de mesures effectuées est donné entre parenthèses.

La taille de l'armature buccale des populations naturelles de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* (les deux populations ex *E. virgata*) et de *P. lucidae* n'est pas significativement différente ($P > 0.05$).

En revanche, les mandibules de *P. curticornis* sont significativement plus grandes que celles de *P. euphorbiae* (ex *E. virgata*) et *P. lucidae*.

Les mandibules et l'armature buccale des larves d'élevage de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) sont plus petites que celles des larves des populations naturelles (tab. 10).

Les mêmes paramètres mesurés chez les larves de *P. lucidae* ne sont pas significativement différents dans les deux populations.

Les larves matures du troisième stade mesurent entre 5 et 7 mm pour toutes les espèces.

5.2.3. Les pupes

La pupa se trouve à l'intérieur du puparium qui est constitué de la dernière mue larvaire et qui a la forme d'un tonnelet plus ou moins cylindrique de couleur brune. Les paramètres mesurés des pupes sont donc en réalité ceux des puparia, mais il nous a semblé plus opportun de parler de la taille des pupes en tant que dernier stade immature.

Tableau 11: Paramètres des pupes des populations naturelles de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*), *P. euphorbiae* (ex *E. virgata*), *P. curticornis* et *P. lucidae*.

	Pupes		
	longueur mm	largeur mm	poids mg
<i>Pegomya euphorbiae</i> (ex <i>E. cyparissias</i>)	5.36 ± 0.48 (84)	2.00 ± 0.16 (84)	10.72 ± 2.70 h (84)
<i>Pegomya euphorbiae</i> (ex <i>E. virgata</i>)	6.02 ± 0.07 a c (77)	2.15 ± 0.27 bd (77)	11.97 ± 4.75 hg (51)
<i>Pegomya curticornis</i> (ex <i>E. virgata</i>)	6.23 ± 0.72 ae (44)	2.22 ± 0.27 b f (44)	
<i>Pegomya lucidae</i> (ex <i>E. lucida</i>)	6.10 ± 0.82 ec (109)	2.22 ± 0.30 df (109)	13.61 ± 5.98 g (51)

Les moyennes (± écart-type) suivies de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différentes ($P > 0.05$, test GT2). Le nombre de mesures effectuées est donné entre parenthèses.

Les pupes des populations naturelles de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) sont plus petites ($P < 0.05$) que celles de *P. euphorbiae* (ex *E. virgata*), *P. curticornis* et *P. lucidae* alors que la taille des pupes de ces trois dernières espèces n'est pas significativement différente (tab. 11). En ce qui concerne le poids des pupes, seuls ceux des pupes de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) et de *P. lucidae* sont significativement différents ($P < 0.05$).

Contrairement aux pupes des populations naturelles, les tailles des pupes d'élevage de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) et de *Pegomya* sp. (ex *E. virgata*) ne sont pas différentes (tab. 12). Les pupes d'élevage de *P. euphorbiae* et *Pegomya* sp. sont plus petites et plus légères ($P < 0.05$) que celles des populations naturelles.

Tableau 12: Paramètres des pupes des populations d'élevage* de *P. euphorbiae* et *Pegomya* sp.

	Pupes		
	longueur mm	largeur mm	poids mg
<i>Pegomya euphorbiae</i>	4.57 ± 0.74 a (21)	1.75 ± 0.29 b (21)	7.39 ± 3.56 c (21)
<i>Pegomya</i> sp.	4.73 ± 0.88 a (13)	1.73 ± 0.39 b (13)	5.99 ± 3.18 c (13)

* *P. euphorbiae* (récoltée sur *E. cyparissias*) a été élevée sur *E. cyparissias*: l'élevage de *Pegomya* sp. a été effectué sur *E. virgata* et *E. x pseudovirgata* avec des femelles récoltées sur *E. virgata* et appartenant à une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticomis*. Les moyennes ($\pm$ écart-type) suivies de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différentes ($P > 0.05$, test t). Le nombre de mesures effectuées est donné entre parenthèses.

L'élevage de *P. euphorbiae* produit des larves et des pupes plus petites que celles récoltées dans la nature, alors que ce n'est pas le cas chez les larves de *P. lucidae*. Les valeurs biométriques observées chez *P. euphorbiae* en élevage sont probablement dues en partie à la valeur nutritive des plantes de culture. En effet, le mélange de terreau et de sable utilisé pour les plantes de *E. cyparissias* en pots est différent des sols sableux des localités de collection. Wolfson (1982) observe par exemple des changements significatifs dans le poids des larves et des pupes de *Pieris rapae* (L.) (Lep.: Pieridae) et *Spodoptera eridiana* (Cramer) (Lep.: Noctuidae) élevées sur *Brassica nigra* (Koch) cultivé avec des solutions nutritives différentes.

La température peut également influencer la taille des stades immatures. L'effet des régimes de température a été démontré par exemple sur la longueur des pupes de *Hylemya antiqua* Meigen (Dipt.: Anthomyiidae) (Robinson & Zurlini, 1979), le poids des larves et la taille de la capsule

céphalique de *Orgyia pseudotsugata* (McDunnough) (Lep.: Lymantridae) (Beckwith, 1982) ou encore la taille de la capsule céphalique de *Platynota stultana* (Walsingham) (Lep.: Tortricidae) (Zenner-Polania & Helgesen, 1973). Les variations biométriques des stades immatures observées entre les populations naturelles et d'élevage de *P. euphorbiae* pourraient donc relever en partie aussi de différences climatiques entre les lieux de collection et d'élevage. La situation est différente avec *P. lucidae*. Il y a en effet une similitude plus grande entre le climat delémontain et le microclimat à température relativement modérée des biotopes très humides et souvent ombragés de *E. lucida* en Hongrie. La même similitude de microclimat ne peut être envisagée dans le cas de *P. euphorbiae* et de sa plante-hôte *E. cyparissias* qui pousse dans des habitats ouverts, chauds et très secs.

5.2.4. Influence de la plante-hôte sur la taille de l'armature buccale

Quelques résultats suggèrent également que la plante-hôte considérée en tant qu'espèce a une influence sur la taille des organes buccaux larvaires. Les lailles de l'armature buccale et des mandibules des larves de *P. euphorbiae* élevées sur leur plante-hôte, *E. cyparissias*, sont plus petites ($P < 0.05$) que celles des larves élevées sur *E. x pseudovirgata* (tab. 13). De même, tous les paramètres biométriques des stades de développement de *P. euphorbiae* prélevés dans la nature sur *E. cyparissias* sont plus petits (à l'exception du poids des pupes) que ceux de *P. euphorbiae* récoltés dans le terrain sur *E. virgata* (tabs. 10 et 11).

Les mandibules des larves de *P. lucidae* élevées sur *E. x pseudovirgata* sont plus petites ($P < 0.05$) que celles des larves élevées sur la plante-hôte naturelle *E. lucida* (tab. 13). Par contre, les mesures effectuées chez les larves de *Pegomya* sp. élevées sur *E. virgata* et *E. x pseudovirgata*, deux plantes taxonomiquement très proches, sont similaires.

Ces résultats tendent à démontrer que, dans les mêmes conditions d'élevage, la valeur spécifique intrinsèque de la plante-hôte agit non seulement sur la mortalité larvaire (cf chapitre 6.3.3), mais également sur certains paramètres biométriques. L'importance de la plante-hôte sur le développement larvaire et certains paramètres biométriques, comme la taille des mandibules ou le poids des pupes, a déjà été observée par exemple chez *Heliothis* spp. (Lep.; Noctuidae) (Laster et al., 1982) ou *Loxagrotis albicosta* (Smith) (Lep.; Noctuidae) (Blickenstaff & Jolley, 1982).

Tableau 13: Influence de la plante-hôte sur la taille de l'armature buccale et des mandibules des larves L3 de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp.* et *P. lucidae*.

Plante-hôte	<i>Pegomya euphorbiae</i>		<i>Pegomya</i> sp.*		<i>Pegomya lucidae</i>	
	armature bucc. mm	mandibule mm	armature bucc. mm	mandibule mm	armature bucc. mm	mandibule mm
<i>E. cyparissias</i>	0.59 ± 0.07 (44)	0.13 ± 0.01 (45)				
<i>E. x pseudovirgata</i>	0.64 ± 0.07 (19)	0.14 ± 0.01 (20)	0.73 ± 0.08 a (19)	0.15 ± 0.02 b (20)	0.74 ± 0.09 c (15)	0.15 ± 0.02 (17)
<i>E. virgata</i>			0.80 ± 0.05 a (5)	0.17 ± 0.01 b (5)		
<i>E. lucida</i>					0.76 ± 0.08 c (14)	0.16 ± 0.01 (14)

* L'élevage de *Pegomya* sp. a été effectué avec des femelles récoltées sur *E. virgata* et appartenant à une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis*.

Les moyennes (± écart-type) suivies de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différentes ($P > 0.05$, test t).
Le nombre de mesures effectuées est donné entre parenthèses.

5.2.5. Les adultes

Taille du surstylus

La taille du dixième tergite (surstylus) des mâles de *P. euphorbiae* récoltés sur *E. cyparissias* est significativement plus petite ($P < 0.05$) que celle du surstylus de *P. euphorbiae* récoltée sur *E. virgata*, ce qui tend également à démontrer l'importance que joue la plante-hôte sur la taille de l'insecte. Le surstylus de *P. lucidae*, dont la forme est assez similaire à celui de *P. euphorbiae*, est significativement plus grand ($P < 0.05$) (tab. 14).

Tableau 14: Taille (mm) du dixième tergite (surstylus) des mâles.

<i>P. euphorbiae</i>	(ex <i>E. cyparissias</i>)	0.22 ± 0.01	(33)
<i>P. euphorbiae</i>	(ex <i>E. virgata</i>)	0.25 ± 0.02	(34)
<i>P. curticornis</i>	(ex <i>E. virgata</i>)	0.27 ± 0.01	(27)
<i>P. lucidae</i>	(ex <i>E. lucida</i>)	0.32 ± 0.02	(49)

Les moyennes ($\pm$ écart-type) sont significativement différentes ($P < 0.05$, test GT2). Le nombre de mesures effectuées est donné entre parenthèses.

6. CHOIX DE LA PLANTE-HÔTE A L'OVIPOSITION ET TAUX DE SURVIE LARVAIRE

6.1. Introduction

Tous les insectes phytophages ont un éventail de plantes-hôtes. Cet éventail est pour chaque insecte (depuis les insectes polyphages se nourrissant de plantes appartenant à plusieurs familles jusqu'aux insectes monophages inféodés à une seule espèce) le résultat évolutif d'une série d'interactions complexes de plusieurs facteurs. Parmi les facteurs impliqués dans l'association entre insectes et plantes-hôtes, mentionnons l'habitat, la disponibilité et prédictabilité des plantes ("apparence" selon la terminologie anglo-saxonne) dans le temps et l'espace, la valeur nutritive des tissus végétaux aux différents stades phénologiques, les systèmes de défense mécaniques et chimiques de la plante, la pression des parasitoïdes et prédateurs et enfin, la compétition interspécifique. (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Scriber & Feeny, 1979; Cates, 1980; Rausher, 1979 a,b; 1981; 1983). Le choix de la plante-hôte est déterminé génétiquement, mais il peut être influencé par un conditionnement des larves ou des adultes (Tabashnik & al., 1981; Hough-Goldstein, 1985).

La sélection de la plante-hôte se fait en plusieurs étapes (Rausher, 1983). Un habitat, qui peut être différent selon les fonctions à accomplir par l'insecte, est sélectionné pour l'accouplement, le repos, l'alimentation ou la ponte. L'habitat peut être choisi en fonction de l'abondance de la plante-hôte ou de facteurs abiotiques qui permettront, par exemple, un développement larvaire optimal ou une bonne synchronisation entre le cycle biologique de l'insecte et la phénologie de la plante. (Gilbert & Singer, 1975; Rausher, 1979 a; Holdren & Ehrlich, 1982).

L'insecte est attiré vers la plante-hôte par des signaux olfactifs et/ou visuels (phase de recherche, d'attraction et de rencontre). La sélection préférentielle finale (phase de reconnaissance et d'acceptation de l'hôte) est déterminée par l'insecte sur la plante même grâce à des signaux tactiles (texture, pubescence) ou olfactifs, mais surtout par des stimuli chimiques de contact qui révèlent la présence de substances attractives, l'absence de substances répulsives ou la présence de substances nutritives à des concentrations acceptables (Thorsteinson, 1960; Schoonhoven, 1968). L'insecte continue de s'alimenter ou commence à pondre si des conditions favorables sont rencontrées.

Le choix de la plante à l'oviposition est particulièrement important chez les insectes dont les larves ne peuvent se mouvoir d'une plante à l'autre et a fortiori chez les insectes gallicoles. La mortalité des oeufs et surtout la performance larvaire qui traduit la valeur trophique de la plante-hôte ("host suitability" dans la terminologie anglo-saxonne), sont par conséquent indissolublement liées au choix de l'hôte à l'oviposition. Le taux de survie larvaire, la vitesse de développement larvaire, la fertilité et la fécondité des descendants, la digestibilité et assimilation du végétal ingéré, sont les critères principaux permettant d'évaluer la performance larvaire et la valeur trophique de la plante-hôte.

Le but de ces essais est de déterminer quelle espèce de *Pegomya* est potentiellement la mieux adaptée à *E. x pseudovirgata*.

6.2. Méthodes

La sélection de la plante à la ponte chez *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* a été étudiée par des tests à choix multiple simultané comprenant les trois plantes-hôtes naturelles, *E. cyparissias*, *E. virgata*, *E. lucida* et la mauvaise herbe-cible, *E. x pseudovirgata*. Les tests ont été conduits dans des cages en organdi de 40x40x70 cm, placées dans une serre non chauffée. Chaque cage contient quatre plantes en pots et deux femelles. Dans les cages, il a été tenu compte de l'orientation des plantes et du volume occupé par celles-ci, ainsi que du nombre de sites d'oviposition disponibles. Huit tests ont été effectués avec *P. euphorbiae*, quatre avec *Pegomya* sp. et neuf avec *P. lucidae*. La ponte a été contrôlée journellement ou tous les deux jours, jusqu'à la mort des femelles. La ponte de chaque espèce sur sa plante-hôte naturelle est comparée à la ponte sur les autres espèces d'euphorbes (test U de Mann et Whitney).

Nous avons comparé, à l'aide du test du chi-carré, la capacité de pénétration des larves dans les tiges et le développement des larves de chaque espèce dans leurs plantes-hôtes respectives et *E. x pseudovirgata*. Le pourcentage de pénétration larvaire dans les tiges est calculé sur le nombre de tiges portant des oeufs éclos (voir chapitre 3.11.).

L'adéquation des plantes pour le développement larvaire (host suitability) a été évaluée par le pourcentage de survie larvaire et comparé à l'aide du test du chi-carré. Seules les larves âgées d'au moins 55 jours et les pupes ont été prises en compte. Le pourcentage de survie larvaire est basé sur le nombre de tiges infestées et il n'est pas tenu compte de la mortalité résultant de la compétition

intraspécifique (voir chapitre 3.11.).

6.3. Résultats

6.3.1. Choix de la plante à l'oviposition

Aucune observation n'a été faite sur la phase de recherche et d'attraction vers la plante-hôte. L'adulte, une fois sur la plante, se promène sur la tige et l'inflorescence où, fréquemment, il semble "goûter" la plante. La reconnaissance et l'acceptation de la plante paraît se faire grâce à des stimuli chimiques de contact reçus, pour certains au moins, au niveau du labium. Le lieu de ponte est probablement reconnu à travers des stimuli tactiles, perçus par l'ovipositeur en constants mouvements d'étirement et de contraction.

66.4 % des oeufs de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*), sur un nombre total de 348, sont pondus sur *E. cyparissias* alors que 20.1 % seulement sont déposés sur *E. x pseudovirgata* (tab. 15). 83.5 % des oeufs de *P. lucidae* (sur un nombre total de 382) sont pondus sur *E. lucida* et seulement 5.5 % sur la mauvaise herbe. *P. euphorbiae* et *P. lucidae* préfèrent d'une manière significative leur plante-hôte naturelle à toutes les autres espèces d'euphorbes et notamment à *E. x pseudovirgata* (tab. 15). En revanche, la ponte des femelles ex *E. virgata* (*Pegomya* sp.) n'est pas significativement différente ($P > 0.05$) sur *E. virgata* et *E. x pseudovirgata*. 41 % des oeufs (sur un total de 193) sont pondus sur *E. virgata* et 32.1 % sont déposés sur *E. x pseudovirgata*. Il faut noter en outre que la ponte sur *E. cyparissias* est relativement faible (15 %) malgré la présence très probable de plusieurs femelles appartenant à l'espèce *P. euphorbiae* dans le lot de femelles ex *E. virgata* utilisées dans les tests (les essais ayant été effectués en 1986, les deux tiers environ des femelles ex *E. virgata* appartiennent à l'espèce *P. euphorbiae*, cf chapitre 3.1.).

Tableau 15: Préférence pour l'hôte chez *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp.* et *P. lucidae* lors de tests d'oviposition à choix multiple simultané

	Ponte sur les pousses de			
	<i>E. cyparissias</i>	<i>E. virgata</i>	<i>E. lucida</i>	<i>E. x pseudovirgata</i>
<i>P. euphorbiae</i>				
% des oeufs pondus sur	66.4	9.2	4.3	20.1
Nombre d'oeufs par test	28.9	4.0	1.9	8.8
<i>Pegomya</i> sp.				
% des oeufs pondus sur	15.0	41.0	11.9	32.1
Nombre d'oeufs par test	7.3	19.8 A	5.8	15.5 A
<i>P. lucidae</i>				
% des oeufs pondus sur	0.0	11.0	83.5	5.5
Nombre d'oeufs par test	0.0	4.7	35.4	2.3

Les chiffres gras indiquent le pourcentage et la ponte moyenne de chaque espèce sur sa plante-hôte naturelle.

Les nombres suivis de la lettre A ne sont pas significativement différents ($P > 0.05$, test U de Marin et Whitney).

* Les essais sont effectués avec une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* récoltée sur *E. virgata*.

6.3.2. Taux de pénétration larvaire

Le taux de pénétration des larves L1 dans les tiges est une évaluation de la capacité des larves néonates de franchir la barrière qui sépare le lieu de ponte du lieu d'alimentation.

Tableau 16: Taux de pénétration des larves L1 de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. * et *P. lucidae* dans les pousses de leurs plantes-hôtes naturelles et celles de *E. x pseudovirgata*.

	Taux de pénétration larvaire dans les pousses de				
	<i>E. cyparissias</i>	<i>E. virgata</i>	<i>E. lucida</i>	<i>E. x pseudovirgata</i>	
<i>P. euphorbiae</i>	91.0 (332)	-	-	83.5 (103)	n.s.
<i>Pegomya</i> sp.	-	88.5 (26)	-	95.5 (145)	n.s.
<i>P. lucidae</i>	-	-	92.6 (27)	82.3 (79)	n.s.

n s = les résultats ne sont pas significativement différents ($P > 0.05$, test du chi-carré).

Le nombre total de pousses est donné entre parenthèses.

*Elevage effectué avec une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* récoltée sur *E. virgata*.

Le taux de pénétration des jeunes larves de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* dans les pousses de leurs plantes-hôtes naturelles respectives n'est pas significativement différent de celui observé dans les tiges de *E. x pseudovirgata* (tab. 16).

6.3.3. Taux de survie larvaire

77.3 % des larves de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) se développent dans les tiges de *E. cyparissias* et 70.0 % des larves de *P. lucidae* arrivent à maturité dans les tiges de *E. lucida*. Le taux de survie larvaire de *P. euphorbiae* et *P. lucidae* dans les tiges de leurs plantes-hôtes naturelles respectives est significativement plus élevé que dans les tiges de *E. x pseudovirgata* ($P < 0.001$) (tab. 17). Il faut remarquer cependant que le pourcentage de survie larvaire de *P. euphorbiae* sur *E. x pseudovirgata* est relativement élevé (35.7 %) et n'est pas significativement

différent de celui atteint par les larves de *Pegomya* sp. sur la même plante (55.6 %).

Le taux de survie des larves de *Pegomya* sp. (ex *E. virgata*) dans les tiges de *E. virgata* et *E. x pseudovirgata* est similaire (58.3 et 55.6 % respectivement).

Tableau 17: Pourcentage de survie des larves de troisième stade matures de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. * et *P. lucidae* sur leurs plante-hôtes naturelles et sur *E. x pseudovirgata*.

	Pourcentage de survie larvaire dans les pousses de			
	<i>E. cyparissias</i>	<i>E. virgata</i>	<i>E. lucida</i>	<i>E. x pseudovirgata</i>
<i>P. euphorbiae</i>	77.3 (119)	-	-	35.7 (42)
<i>Pegomya</i> sp.	-	58.3 A (12)	-	55.6 A (54)
<i>P. lucidae</i>	-	-	70.0 (10)	7.3 (41)

Les nombres suivis de la lettre A ne sont pas significativement différents ($P > 0.05$, test du chi-carré). Le nombre total de pousses infestées est donné entre parenthèses.

* Elevage effectué avec une population mixte de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* récoltée sur *E. virgata*.

6.4. Discussion

Les tests d'oviposition et les taux de survie larvaire démontrent que les espèces de *Pegomya* que nous avons étudiées préfèrent leur plantes-hôtes naturelles aux plantes-hôtes des espèces apparentées.

Les espèces récoltées sur *E. virgata* apparaissent comme les mieux adaptées à la lutte biologique contre *E. x pseudovirgata*. Les tests effectués avec *P. euphorbiae* confirment le caractère accidentel de la présence de *P. euphorbiae* sur *E. lucida*. Au vu de sa répartition et de son abondance en Hongrie, *P. euphorbiae* semble en premier lieu intéressé à *E. cyparissias* mais,

sous la pression de certains facteurs écologiques, peut se développer sur des espèces taxonomiquement proches, en particulier *E. virgata*. Il est possible que *P. euphorbiae* ex *E. virgata* soit mieux adaptée à *E. x pseudovirgata* que *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* mais cette hypothèse reste à démontrer. De même qu'il reste à démontrer l'existence d'une race biologique de *P. euphorbiae* inféodée à *E. virgata* et dont la biologie pourrait être plus proche de celle de *P. curticornis*, espèce vivant sur *E. virgata*, que de celle de *P. euphorbiae* vivant sur *E. cyparissias*. La faible oviposition de *Pegomya* sp. (ex *E. virgata*) sur *E. cyparissias* ainsi que celle, encore plus faible, de *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) sur *E. virgata* vont dans le sens de ces hypothèses. L'adaptation et l'établissement de *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* sur *E. x pseudovirgata* semblent possibles dans les stations à *E. x pseudovirgata* où *E. cyparissias* est absent.

Les résultats des tests d'oviposition des femelles ex *E. virgata* démontrent que, du point de vue du choix de l'insecte à la ponte, *E. virgata* et *E. x pseudovirgata* sont deux plantes étroitement apparentées.

Le degré de spécialisation à l'oviposition est variable et semble être le résultat d'une adaptation écologique de l'insecte, en particulier à l'abondance de la plante-hôte, à la présence d'hôtes potentiels, à l'habitat ou l'aire géographique. Nous avons remarqué que la ponte des différentes espèces de *Pegomya* sur des hôtes occasionnels est plus fréquente dans des tests d'oviposition à choix unique que dans les tests à choix multiple. En outre, nous n'avons jamais noté la présence de *P. euphorbiae* sur *E. seguieriana* dans deux stations importantes de cette espèce en Hongrie, stations où les populations de *E. seguieriana* et de la plante-hôte naturelle *E. cyparissias* sont mixtes. En revanche, Tosevski (comm. pers.) rapporte la présence de *P. euphorbiae* sur *E. seguieriana* dans le sud de la Yougoslavie dans des populations mixtes de *E. seguieriana* et *E. cyparissias*. La présence de *P. euphorbiae* est toutefois très rare sur *E. seguieriana* bien que la plante soit dominante. D'autre part, selon nos observations, les plantes de *E. cyparissias* sont extrêmement peu nombreuses, voire absentes, dans les stations où *P. euphorbiae* se développe sur *E. virgata* et *E. lucida*. Il apparaît donc que la spécialisation de *Pegomya* à l'oviposition n'est pas stricte mais a un caractère local ou écologique, selon la terminologie de Fox & Morrow (1981). Les espèces de *Pegomya* sont oligophages à caractère restreint (inféodées à quelques espèces de plantes taxonomiquement proches à l'intérieur d'un genre), mais peuvent être localement monospécifiques, selon l'habitat ou l'aire géographique.

Le choix de la "bonne" plante à l'oviposition chez ces espèces est vital, en raison du mode de

développement larvaire et de la faible fécondité des femelles. Le taux de survie différentiel des larves de *Pegomya* ne dépend pas de la capacité des larves à s'installer dans les tiges, mais de leur adaptation à des mécanismes de défense et à des régimes alimentaires différents. Chez *Pegomya*, contrairement aux observations faites, par exemple, chez certains papillons (Wiklund, 1975;

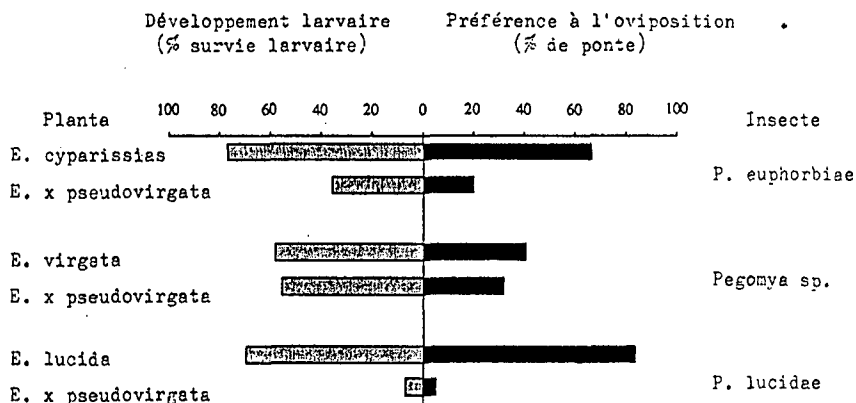


Fig. 29: Corrélation entre la préférence à l'oviposition et le développement larvaire chez *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae*. Le pourcentage des oeufs pondus et le taux de survie larvaire sont évalués sur la plante-hôte naturelle de chaque espèce et sur *E. x pseudovirgata*.

Rausher, 1979 a) ou chez *Hylemya* sp. (Diptera: Anthomyiidae) (Zimmerman & al., 1984), la préférence à l'oviposition est corrélée à l'adéquation de la plante pour le développement larvaire (host suitability) (fig. 29). Il y a donc une adaptation physiologique de *Pegomya* à sa plante-hôte. Des facteurs écologiques (abondance relative des plantes-hôtes naturelles et présence de plantes-hôtes potentielles, phénologie des plantes, habitat) et physiologiques (mécanismes de détoxification, adéquation du régime alimentaire) gouvernent le choix de l'hôte à l'oviposition (Futuyama & Wasserman, 1981; Futuyama & al., 1984), mais il est impossible de dire si l'adaptation physiologique a précédé l'adaptation écologique et le comportement à la ponte ou si elle en est résultée.

La performance larvale de *P. euphorbiae* sur *E. x pseudovirgata* est contradictoire, si on considère que le choix de la plante à l'oviposition peut affecter le succès des descendants de deux manières (Rauscher, 1979a). Il peut affecter la probabilité qu'un œuf atteigne le stade adulte; il peut aussi affecter la taille des descendants et donc éventuellement leur fécondité. La mortalité des larves de *P. euphorbiae* dans les pousses de *E. x pseudovirgata* est plus importante que dans les pousses de *E. cyparissias* (tab. 17) mais selon les paramètres mesurés de l'armature buccale (cf chapitre 5.2.4., tab. 13), la taille des larves est plus importante. La valeur nutritive de *E. x pseudovirgata* semble donc intrinsèquement meilleure que celle de la plante-hôte naturelle *E. cyparissias* pour les larves de *P. euphorbiae* qui ont réussi à en surmonter les mécanismes de défense. En ce qui concerne les paramètres biométriques et leur signification écologique, il faut observer cependant que, dans cette étude, la grandeur de l'armature buccale n'a pas été rapportée à la taille des œufs déposés ou des femelles pondueuses. D'autre part, les conditions de culture des plantes et les facteurs mêmes mineurs de l'environnement peuvent influencer la valeur de ces paramètres. Enfin, la fertilité, la fécondité et la préférence à l'oviposition des descendants ne sont pas connues. Il est par conséquent prématuré d'affirmer que la valeur nutritive de *E. x pseudovirgata* est plus élevée que celle de *E. cyparissias*.

Un autre facteur à considérer à propos de la valeur nutritive spécifique des plantes est celui de l'importance relative des deux modes de vie larvale chez *Pegomya* (mineuse et cécidogène). Il est possible que la valeur du régime alimentaire varie également en fonction de la taille de la plante-hôte, de la durée respective des deux modes de vie larvale, du moment de formation de la galle et de sa valeur nutritive.

La taxonomie des espèces de *Pegomya* se développant dans les tiges d'euphorbes est basée sur des critères morphologiques (Michelsen, 1988). Dans le cycle biologique, seules des variations faibles de la température-seuil liée au développement nymphal, semblent différencier les espèces étudiées (à l'exception de *P. hybernae*). Certains critères biométriques, comme la taille des œufs ou des stades larvaires, permettent également la différenciation des espèces. Cependant, tous ces paramètres sont étroitement liés à la valeur trophique des végétaux et aux facteurs de l'environnement, en particulier la température. A l'exclusion de certains caractères morphologiques des adultes, parfois peu marqués, seules des différences prononcées dans le choix à l'oviposition et dans le taux de survie larvale permettent donc de distinguer les différentes espèces.

L'étude détaillée en laboratoire et dans le terrain des lieux d'accouplement, du choix de l'hôte à

la ponte et de la performance larvale des espèces du groupe *Pegomya* Inféodé à *Euphorbia* et de leurs descendants devrait permettre de contribuer à la connaissance des mécanismes de formation des races biologiques et de spéciation sympatrisque qui concernent parfois seulement, selon Bush (1974,1975), la modification de quelques gènes impliqués dans la sélection de l'hôte et la survie.

7. SPECIFICITE

7.1. Introduction

L'étude de la spécificité d'un agent candidat pour la lutte biologique contre une mauvaise herbe et de son éventail d'hôtes potentiels constitue le thème central et le point crucial de tout programme de lutte biologique. En effet, il est impératif de s'assurer que l'insecte (ou tout autre organisme) que l'on envisage d'introduire dans une région où il n'existe pas, s'attaque uniquement à la mauvaise herbe-cible et en aucun cas à une plante de valeur économique (cultures, plantes d'ornement d'intérieur et de jardin).

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que les femelles de *P. euphorbiae*, *Pegomya* sp. et *P. lucidae* pondent de préférence sur leur propre plante-hôte plutôt que sur les plantes-hôtes des autres espèces. Le développement larvaire est également meilleur sur la plante-hôte naturelle de chaque espèce. Mais qu'en est-il avec les autres plantes?

Dans la pratique, il est évidemment impossible de tester toutes les plantes de culture et d'ornement. Deux méthodes sont proposées pour sélectionner les plantes qui doivent être incluses dans un programme de tests de spécificité (ce que les anglo-saxons appellent les "screening tests"). La première méthode, appelée méthode phylogénétique centrifuge a été proposée par Wapshere (1974). Une série de plantes taxonomiquement très proches de la plante-hôte et de la mauvaise herbe-cible (sous-espèces, races biologiques) puis de plus en plus éloignées (autres espèces dans le genre, la sous-famille, la famille) est offerte séquentiellement à l'organisme phytophage. Le degré de spécificité est établi au niveau phylogénétique précédant celui dans lequel les plantes sont attaquées.

L'autre mode de sélection des plantes nécessaires pour déterminer le degré de spécificité et de "sûreté" d'un insecte phytophage est dû à Harris & Zwölfer (1968). Il est complémentaire à la méthode séquentielle et propose de choisir les plantes à tester selon 4 critères:

- 1) les plantes taxonomiquement proches de la plante-hôte ainsi que toutes les autres plantes-hôtes attribuées à l'insecte, notamment dans la littérature (plantes-hôtes même occasionnelles et quelque douteuses que puissent être certaines données).
- 2) les plantes-hôtes des espèces taxonomiquement proches de l'insecte candidat.
- 3) les plantes non apparentées mais ayant des caractères morphologiques et biochimiques

communs avec la plante-hôte (surtout parmi les plantes cultivées).

- 4) les plantes cultivées qui n'ont jamais été exposées à l'insecte candidat; les plantes cultivées dans le pays d'introduction et apparentées à la plante-hôte de l'insecte candidat ou à la mauvaise herbe-cible; les plantes indigènes rares ou protégées dans le pays d'introduction et apparentées à la plante-hôte de l'insecte candidat ou à la mauvaise herbe-cible.

Il est évident qu'un insecte est proposé comme candidat à la lutte biologique s'il est déjà présumé spécifique grâce: 1) aux informations données dans la littérature 2) aux observations effectuées dans la nature 3) s'il appartient à un groupe taxonomique inféodé à un petit groupe de plantes étroitement apparentées.

Le nombre de plantes à tester pour déterminer le degré de spécificité d'un insecte candidat dépend principalement:

- 1) du degré de l'isolation taxonomique de l'insecte et du groupe auquel il appartient.
- 2) du nombre et de l'importance des insectes nuisibles appartenant au même genre ou famille que l'insecte candidat.
- 3) du degré de l'isolation taxonomique de la mauvaise herbe-cible et de la famille à laquelle elle appartient.
- 4) du nombre et de l'importance des plantes cultivées appartenant à la même famille que la mauvaise herbe.
- 5) de l'isolation géographique et écologique des régions infestées par la mauvaise herbe et où l'introduction de l'insecte candidat est envisagée.
- 6) de la biologie et de l'écologie de l'insecte candidat.

Le nombre d'espèces incluses dans les études de spécificité est généralement compris entre 50 et 80.

Les insectes utilisés dans la lutte biologique sont très rarement monospécifiques. L'oligophagie est même en général une nécessité permettant leur adaptation sur des populations de plantes souvent très variables, en particulier entre l'aire d'origine et l'aire d'introduction. C'est le cas notamment de l'euphorbe feuillue en Amérique du Nord.

Lorsque nous avons mentionné les catégories de plantes qui doivent être garanties "refusées et incompatibles" pour le développement d'un insecte candidat à la lutte biologique, nous avons omis volontairement de parler des espèces indigènes apparentées à la mauvaise herbe dans les régions d'introduction et en particulier des plantes rares ou protégées. Une controverse a surgi ces

dernières années à propos des dégâts que pourraient occasionner sur ces espèces les insectes utilisés dans la lutte biologique. En effet, 7 des 33 espèces d'insectes introduits au Etats-Unis pour la lutte biologique contre des plantes nuisibles ont été retrouvés également sur des plantes indigènes apparentées aux mauvaises herbes (Turner, 1985). Au Canada, les trois insectes les plus efficaces dans la lutte biologique (*Rhinocyllus conicus* Froel., Col., Curculionidae; *Chrysolina quadrigemina* (Sulfr.), Col., Chrysomelidae; *Tyria jacobaeae* (L.), Lep., Arctidae) se sont adaptés aussi à certaines plantes indigènes apparentées (Harris, 1986). Un risque faible existe donc de dissémination sans pour autant que les plantes indigènes attaquées soient menacées de disparition. L'analyse des situations connues montre qu'aucun agent de lutte biologique n'a jamais exterminé une mauvaise herbe ou quelque plante apparentée (Harris, 1988). En fait, le danger, pour les plantes indigènes et les plantes rares, provient surtout de l'utilisation intensive d'herbicides. La flore indigène est aussi directement menacée par l'extension et la compétitivité des mauvaises herbes d'origine étrangère. En Australie, plus de 50 espèces indigènes sont menacées à cause d'une très forte compétition exercée par les mauvaises herbes introduites (Bell, 1983). Nous pensons que le cas des plantes indigènes rares ne doit pas occulter le problème général de la "sûreté" d'un insecte candidat vis-à-vis des plantes cultivées et mettre en péril la lutte biologique là où elle peut être appliquée. La lutte biologique a commencé il y a plus de 75 ans. Jusqu'à ce jour, plus de 220 organismes ont été importés dans une vingtaine de pays pour lutter contre près de 90 espèces de mauvaises herbes (Julien, 1987) sans qu'aucun accident ne se soit jamais produit.

Des tests de spécificité de deux catégories sont effectués. On évalue d'abord la préférence ou l'acceptation d'une plante par l'insecte, soit pour l'alimentation de l'adulte (ou éventuellement des larves dans le cas de larves migratrices) ou pour la ponte (host plant acceptance). Cette évaluation se fait dans des tests de non-choix, des tests à choix multiple séquentiel ou des tests à choix multiple simultané incluant ou non la plante-hôte. Le fait qu'un insecte préfère (choix multiple) ou accepte (test de non choix) une espèce donnée, ne permet pas de prédire l'avenir des adultes ou des larves qui se nourriront de cette espèce. C'est le rôle de la deuxième catégorie de tests que d'évaluer la valeur nutritive des plantes (host suitability). Chez les adultes, on mesurera, par exemple, le taux de survie et la longévité, l'oogénèse et la fécondité. Chez les larves, on étudiera la mortalité et la vitesse de développement, la taille puis la fécondité des descendants.

L'étude du développement larvaire n'est souvent possible que grâce à l'infestation artificielle des plantes-hôtes expérimentales. L'infestation artificielle est généralement effectuée sur les plantes refusées à l'oviposition, afin de s'assurer de leur incompatibilité en cas de ponte accidentelle. Le degré de spécificité est donné par le stade de développement ayant l'éventail d'hôtes le plus

petit, par exemple l'oviposition chez certains diptères ou le développement larvaire chez beaucoup de lépidoptères.

La larve de *Pegomya* ne migre pas d'une tige à l'autre, mais se développe uniquement dans la pousse sur laquelle l'oeuf a été déposé. Par conséquent, le critère biologique qui détermine l'éventail d'hôtes potentiels chez ces espèces est celui du choix de la plante à l'oviposition. Considéré sous l'angle de la sécurité la plus grande que l'on exige d'un insecte candidat, le spectre d'hôtes potentiels est celui défini par les larves et leur alimentation, car il est évident que le développement larvaire peut, à priori, se produire sur une plante où aucune ponte n'a jamais été observée, de même que toute ponte ne sera pas suivie forcément d'un développement larvaire normal.

7.2. Méthodes

L'infestation artificielle des plantes-hôtes expérimentales étant irréalisable (la manipulation des stades juvéniles provoque une très grande mortalité, cf chapitre 3.11.), la spécificité des espèces concernées de *Pegomya* a été déterminée au moyen des tests d'oviposition. Pour pallier en partie au manque d'information sur le développement larvaire après infestation artificielle, il fallait tenter de "forcer" la ponte sur un maximum de plantes-hôtes expérimentales afin d'en suivre le développement larvaire subséquent (tests de non choix). Les tests de non choix ont l'avantage aussi de permettre d'observer dans quelle mesure une femelle accepte une plante-test à la ponte, en l'absence prolongée de sa plante-hôte naturelle. Il s'est avéré difficile d'établir une comparaison entre la ponte observée sur une plante-hôte expérimentale et celle sur la plante-hôte naturelle par des femelles différentes, en raison de la fécondité très variable des femelles et du petit nombre de femelles utilisées pour chaque essai (4 femelles). Nous avons donc comparé la ponte d'une même femelle mise alternativement en présence d'une plante-hôte expérimentale et de la plante-hôte naturelle (tests à choix multiple séquentiel).

Les essais ont été réalisés en laboratoire dans des cylindres en plastique de 1.2 litre, posés sur les plantes en pots (cf chapitre 1.2.). L'utilisation de ces cylindres permet un contact "forcé" entre la femelle et la plante. Deux séries de tests sont effectués dans lesquels la plante-hôte et une plante-test sont offertes alternativement, par périodes de trois jours en moyenne, à deux femelles (tests à choix multiple séquentiel). Dans une première série d'essais, on commence par donner la plante-hôte aux deux femelles tandis que dans la deuxième série, la plante-test est offerte en premier à

deux femelles vierges de tout contact avec la plante-hôte naturelle. Cette double série de tests a plusieurs avantages. Elle permet d'observer si la ponte peut commencer sur la plante-test (deuxième série) ou continuer sur la plante-test après avoir commencé sur la plante-hôte (première série). En cas de résultat négatif sur la plante-hôte expérimentale, elle permet d'éliminer en partie de ce résultat les effets trompeurs d'un apprentissage possible de la ponte sur la plante-hôte naturelle et ceux d'un éventuel cycle d'oviposition (ou ceux résultant d'une ponte très souvent plus importante dans les premiers jours de la vie des femelles). Les essais commencent 3 à 4 jours après l'éclosion des femelles et durent jusqu'à leur mort. La longévité des femelles n'étant pas identique, le nombre d'oeufs déposés sur chaque plante est rapporté au nombre total de jours d'exposition (nombre de femelles x nombre de jours). Le décompte des oeufs est effectué après l'éclosion des larves (afin de suivre le développement larvaire) et peut être, pour cette raison, parfois imprécis. Donc, dans certains cas, le nombre d'oeufs déposés est légèrement plus élevé que celui figurant dans les tableaux 18-23.

Les plantes-hôtes expérimentales sur lesquelles ont été déposés des oeufs dans les tests à choix multiple séquentiel sont offertes à de nouvelles femelles dans une série de tests à choix multiple simultané. Ces essais sont réalisés en serre dans des cages en organdi de 40x40x70 cm. Dans chaque test, 4 plantes-tests et la plante-hôte naturelle sont offertes simultanément à 4 femelles. Il est tenu compte de la position relative de chaque plante-test et de la plante-hôte naturelle, de leur volume et du nombre de sites d'oviposition. Chaque test se prolonge jusqu'à la mort des 4 femelles. La ponte est contrôlée tous les trois jours en moyenne.

Les plantes infestées sont disséquées 3 à 8 semaines après la ponte.

Les tests de spécificité ont été exécutés principalement avec *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* alors que la compatibilité de quelques plantes seulement a été étudiée pour *Pegomya* sp ex *E. virgata* et *P. lucidae* ex *E. lucida*.

7.3. Résultats

Les résultats des tests à choix multiple séquentiel avec *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* sont résumés dans le tableau 18. La plante-hôte naturelle (plante-témoin) est *E. cyparissias*. La ponte a eu lieu sur 10 espèces de la famille des Euphorbiaceae dont 9 appartiennent à la section *Tithymalus* (classification selon Pax & Hoffmann, 1931; = sous-genre *Esula*). La seule ponte observée sur une espèce n'appartenant pas à la section *Tithymalus* (*E. milii*) était alypique, les oeufs étant déposés sur les bractées florales ou les liges. Parmi les espèces infestées appartenant à la section

Tableau 18: Préférence pour l'hôte chez P. euphorbiae dans les tests d'oviposition à choix multiple séquentiel

Espèce	Origine et statut ^{a)}	E. cyparissias		Plante-hôte expérimentale			Développement larvaire
		Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de pousses infestées (oeufs éclos)	
<u>Euphorbiaceae</u>							
<u>Euphorbia</u>							
Sect. Anisophyllum							
Subsect. Ctenoscyne							
<u>E. maculata</u> L.	A-N, mauvaise herbe	10	35	9	0		
<u>E. serpyllifolia</u> Pers.	A-N, mauvaise herbe	34	76	23	0		
Sect. Adenopetalum							
Subsect. Petaloma							
<u>E. marginata</u> Pursh.	A-N, mauvaise herbe	27	45	21	0		
Subsect. Tithymalopsis							
<u>E. corollata</u> L.	A-N, mauvaise herbe	7	19	7	0		
Subsect. Trichostema							
<u>E. antisiphilitica</u> Zucc.	Mexique, économique	25	36	14	0		
Sect. Poinsettia							
<u>E. pulcherrima</u> Willd.	tropicale, ornementale	30	92	37	0		
<u>E. heterophylla</u> L.	A-N, mauvaise herbe	23	114	24	0		
Sect. Euphorbia							
Subsect. Tirucalli							
<u>E. tirucalli</u> L.	Inde, ornementale	19	70	12	0		
Subsect. Dicanthium							
<u>E. milii</u> Ch. des Molins	Madagascar, ornementale	53	138	38	24	8 ("fleurs")	-
<u>E. trigona</u> Hw.	Inde, ornementale	16	95	12	0		
<u>E. grandilata</u> Dyer	ornementale	15	47	13	0		
Subsect. Malesophoria							
<u>E. meloformis</u> Ait.	Afrique du Sud ornementale	22	60	18	0		
Sect. Tithymalus							
Subsect. Dacussatae							
<u>E. lathyris</u> L.	Europe, économique?	31	103	26	0		
Subsect. Calarrheae							
<u>E. hyberna</u> L.	Europe	46	153	29	5	3	2 2 pousses minées (4/9cm) 1 L ₃ morte
<u>E. polychroma</u> Kern	Europe ornementale	18	94	18	6	5	-
Subsect. Esulae							
<u>E. amygdaloides</u> L.	Europe	50	261	50	50	15	7 pas de pousse minée
<u>E. cernua</u> L.	Europe	17	100	24	0		
<u>E. ulferii</u> Hoop	Europe	11	44	10	0		
<u>E. purpurea</u> (Raf.) Fern	A-N, espèce menacée	43	101	26	1	1	1 1 pousse minée (10cm), 1 L ₃ morte
<u>E. segueriana</u> Neck	Europe	40	103	26	35	6	5 2 pousses minées (8/6cm) 2 L ₃ mortes
<u>E. oblongata</u> Griseb.	Europe, ornementale	57	194	36	25	11	8 4 pousses minées (x=9cm) 3 L ₃ mortes
<u>E. peplus</u> L.	Europe, mauvaise herbe	40	143	41	46	11	6 6 pousses minées (x=13cm) 4 L ₃ mortes
<u>E. segetalis</u> L.	Europe	42	65	22	46	6	2 2 pousses minées (15/5cm) 1 L ₃ vivante
Subsect. Myrsinitae							
<u>E. myrsinites</u> L.	Europe, ornementale	88	231	62	31	9	6 3 pousses minées (9/5/2cm) 1 L ₂ , 1 L ₃ mortes 1 L ₃ vivante
<u>Pedilanthus macrocarpus</u>							
Benth.	A, tropicale économique	27	140	20	0		
<u>P. tithymaloides</u>	A, tropicale ornementale	12	24	9	0		
(L.) Poit.							
<u>Mandorla esculenta</u> Crantz.	tropicale, économique	16	48	14	0		
<u>Acalypha hispida</u> Burm.f.	tropicale, ornementale	18	47	30	0		
<u>Aleurites fordii</u> Hemsl.	Asie, économique	47	204	46	0		
<u>Croton variegatum</u> Blume	tropicale, ornementale	12	35	14	0		
<u>Mercurialis perennis</u> L.	Europe	17	32	21	0		
<u>Ricinus communis</u> L.	tropicale, ornementale	25	53	20	4	1	4 4 L ₁ mortes, pas de marques de broutage

Oenoprtiacene									
<u>Veta vulgaris</u> L.	économique	29	69	27	0				
Umbelliferae									
<u>Daucus carota</u> L.	économique	14	61	18	0				
Solanaeae									
<u>Lycopersicon esculentum</u> Mill.	économique	31	102	25	0				
Cruciferae									
<u>Raphanus sativus</u> L.	économique	21	56	18	0				
Polygonaceae									
<u>Rheum rhinodicum</u> L.	économique	23	49	26	0				
Graminae									
<u>Zea mays</u> L.	économique	19	48	23	0				
Cucurbitaceae									
<u>Cucumis sativus</u> L.	économique	25	108	29	0				
Lauraceae									
<u>Persea americana</u> Mill.	économique	37	107	30	3	1	1	1	1 L ₁ morte pas de marques de broutage
Leguminosae									
<u>Pisum sativum</u> L.	économique	29	135	33	0				
Geraniaceae									
<u>Pelargonium</u> sp.	ornementale	-	-	-	-c)				
Linaceae									
<u>Linum catenatum</u> L.	économique	72	207	57	47	10	7		6 pousses mûres (>8cm) 5 L ₃ mortes
<u>Linum flavum</u>	Europe	11	54	4	1	1	-		
Lythraceae									
<u>Lythrum salicaria</u> L.	Europe mauvaise herbe	21	29	24	0				
Cistaceae									
<u>Helianthemum nummularium</u> Mill.	Europe	18	24	21	1	1	-		
Rosaceae									
<u>Rosa</u> sp.	ornementale	32	67	35	2	2	-		
<u>Rubus</u> sp.	Europe	27	133	31	0				
Crassulaceae									
<u>Sempervivum tectorum</u> L.	Europe ornementale	11	34	12	0				
Liliaceae									
<u>Monarda</u> sp.	Europe ornementale	20	45	26	0				
Iridaceae									
<u>Iris sibirica</u> L.	Europe, ornementale	26	53	25	0				
Scrophulariaceae									
<u>Linaria vulgaris</u> L.	Europe, mauvaise herbe	36	111	20	4	3	1		1 L ₁ morte, pas de marques de broutage
Apocynaceae									
<u>Vincetoxicum</u> L.	Europe	25	82	25	0				
Asclepiadaceae									
<u>Asclepias syriaca</u> L.	A-N, mauvaise herbe	33	58	21	0				
Compositae									
<u>Cichorium intybus</u> L.	économique	21	57	16	0				
<u>Lactuca sativa</u> L.	économique	13	45	18	0				
<u>Sonchus oleraceus</u> L.	Europe, mauvaise herbe	13	41	9	0				
<u>Pyrethrum argentatum</u> Gray	Mexique, économique?	16	110	19	0				
Papaveraceae									
<u>Papaver nudicaule</u> L.	Sibérie, ornementale	37	69	22	0				
Convolvulaceae									
<u>Calonyction aculeatum</u> House	tropicale, ornementale	10	47	12	0				

a) Sources: Bailey, 1968

Harris, 1963

Pax & Hoffmann, 1931

b) plantes disséquées 3 semaines après la ponte

c) femelles tuées en moins de 24h par l'odeur de la plante

La longueur des galeries larvaires est donnée entre parenthèses

A, Amérique; A-N, Amérique du Nord

Tithymalus, 6 sont membres de la sous-section Esulae à laquelle appartiennent également la mauve herbacée *E. x pseudovirgata* ainsi que les plantes-hôtes des autres espèces de *Pegomya*, *E. virgata*, *E. lucida* et *E. amygdaloides*. En revanche, *E. hyberna*, plante-hôte de *P. hybernae*, appartient à la sous-section Galarrhaei voisine. La ponte sur *E. polychroma* est également atypique.

En dehors du genre *Euphorbia*, seuls 4 oeufs ont été observés, sur *Ricinus communis*, parmi les 8 espèces testées appartenant à 7 genres différents de la famille des Euphorbiaceae.

En dehors de la famille des Euphorbiaceae, la ponte a été assez importante et régulière sur *Linum usitatissimum*, une espèce dont le bourgeon végétatif est morphologiquement assez semblable à celui de *E. cyparissias*. Quelques oeufs ont encore été observés sur 5 autres espèces (*Persea americana*, *Linum flavum*, *Helianthemum nummularium*, *Rosa* sp. et *Linaria vulgaris*). Ces pontes accidentelles ont toujours été observées pendant les premiers jours des essais, lorsque les plantes-tests étaient offertes à des femelles vierges de tout contact avec la plante-hôte naturelle et sont la conséquence vraisemblablement d'un état de stress physiologique des femelles, alors que le premier rang folliculaire arrive à maturité. Aucune ponte n'a été observée sur *Rubus* sp. (plante-hôte de *P. rubivora* qui est la seule autre espèce de *Pegomya* mineuse de tige en Europe) et sur *Beta vulgaris* (plante-hôte principale de *P. betae* et *P. hyoscyami* qui sont les deux seules espèces de *Pegomya* considérées comme des nuisibles importants).

La ponte est significativement différente entre *E. cyparissias* et toutes les autres espèces (test du chi-carré, $P < 0.001$), sauf avec *E. segetalis*, une espèce appartenant également à la sous-section Esulae et morphologiquement semblable à *E. virgata*. *P. euphorbiae* préfère également *E. cyparissias* à *E. seguieriana* ce que confirment les observations faites en Hongrie et en Yougoslavie, montrant que *P. euphorbiae* ne se rencontre pas ou très rarement sur *E. seguieriana* dans les stations où coexistent *E. cyparissias* et *E. seguieriana*.

Le gradient d'hôtes potentiels est plus restreint dans les tests à choix multiple simultané (tab. 19). Il n'y a pas plus de ponte sur *E. amygdaloides*, *E. millii*, *R. communis* ou *Rosa* sp. et le nombre d'oeufs pondus sur les autres plantes-hôtes expérimentales est en moyenne 10 x plus petit que dans les tests à choix multiple séquentiel.

L'établissement des larves dans les tiges des plantes-hôtes expérimentales infestées pendant les tests d'oviposition a été observé chez *L. usitatissimum* ainsi que chez toutes les espèces d'euphorbes sauf, curieusement, chez *E. amygdaloides*, où la plupart des larves L1 ont été

Tableau 19: Préférence pour l'hôte chez E. euphorbiae dans les tests d'oviposition à choix multiple simultané

Espèce	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de pousses infestées	Nombre de pousses infestées (oeufs éclos)	Développement larvaire
<u>E. myrsinites</u>	179	10	4	3	3 pousses minées (1/1/15cm) 1 L ₂ , 1 L ₃ mortes
<u>E. amygdaloides</u>	44	0	-	-	-
<u>E. mali</u>	137	0	-	-	-
<u>E. oblongata</u>	86	2	1	1	-
<u>E. polychroma</u>	93	5	3	1	-
<u>E. peplus</u>	74	17	12	10	6 pousses minées (x=8cm) 2 L ₃ mortes
<u>Ricinus communis</u>	86	0	-	-	-
<u>Rosa</u> sp.	44	0	-	-	-
<u>Linum usitatissimum</u>	102	5	3	2	1 pousse minée (14cm) 1 L ₃ morte
<u>E. x pseudovirgata</u>	53	15	3	3	3 pousses minées 1 puparium
<u>E. cyperissae</u>	219	261	67	56	cf tableau 17

retrouvées mortes, piégées dans les poils de cette espèce pubescente. Si le début de la vie larvaire ne semble pas être empêché, toutes les larves meurent après quelques semaines en troisième stade. Seules deux larves L3 vivantes ont été retrouvées sur les plantes-tests (*E. segetalis* et *E. myrsinites*), mais les dissections avaient été effectuées trois semaines après la ponte. Il semble très probable que la mortalité larvaire intervient, sur les plantes impropres au développement larvaire, au moment du passage de la vie mineuse à la vie cécidogène.

Les essais effectués avec *Pegomya* sp. ex *E. virgata* (la plante-témoin est *E. virgata* ou *E. x pseudovirgata*) et *P. lucidæ* (la plante-témoin est *E. lucida*) n'ont qu'une valeur indicative et confirment le caractère restreint de l'oligophagie des espèces de *Pegomya* inféodées à *Euphorbia* (tableaux 20-23). Il faut noter une bonne acceptation de *E. lathyris* (dont la morphologie et la taille du bourgeon terminal ressemblent à celles de *E. lucida*) à la ponte par *P. lucidæ* alors que cette espèce a été refusée dans tous les tests par *P. euphorbiæ* et *Pegomya* sp. ex *E. virgata*. *E. lathyris* convient également dans une certaine mesure au développement larvaire de *P. lucidæ*.

7.4. Discussion

L'éventail d'hôtes de *P. euphorbiæ*, *P. curticornis* et *P. lucidæ* est limité à quelques espèces d'euphorbes appartenant à la section *Tithymalus* et pour la plupart à la sous-section *Esulae*. En conditions artificielles, le spectre d'hôtes à la ponte est élargi à quelques autres espèces du genre *Euphorbia* et s'étend occasionnellement à certaines plantes morphologiquement semblables aux plantes-hôtes naturelles, comme *Linaria vulgaris* et surtout *Linum usitatissimum*. En revanche, les larves ne semblent pas susceptibles de se développer complètement sur les plantes rencontrées occasionnellement en laboratoire. L'inféodation de *Pegomya* à *Euphorbia* est confirmée par l'absence complète de références sur l'existence d'un diptère mineur des tiges de *L. usitatissimum* en Europe (Review of Applied Entomology, Series A Agricultural, Commonwealth Institute of Entomology, London, Vol. 1-Vol. 73, 1917-1985). De même, la littérature ne mentionne aucun diptère anthomyiide sur *L. vulgaris* et *L. dalmatica* en Europe (Saner & al., 1988).

Le genre *Euphorbia* comprend peu de plantes économiquement importantes. On trouve quelques espèces ornementales, dont la plus importante est sans conteste l'étoile de Noël, *E. pulcherrima*. *E. antisiphilitica* donne une cire de bonne qualité, produite artisanalement dans le nord du Mexique (Harris, 1983). Ces deux espèces sont catégoriquement refusées par *Pegomya*

Tableau 20: Préférence pour l'hôte chez *Pegomya* sp. (ex *E. virgata*) dans les tests d'oviposition à choix multiple séquentiel

Espèce	<i>E. virgata</i> / <i>E. x pseudovirgata</i>		Plante-hôte expérimentale				
	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de pousses infestées	Nombre de pousses infestées (oeufs éclos)	Développement larvaire
<i>E. pulcherrima</i>	9	17	6	0	-	-	-
<i>E. mili</i>	14	23	6	0	-	-	-
<i>E. amygdaloïdes</i>	22	35	6	0	-	-	-
<i>E. oblongata</i>	19	16	16	0	-	-	-
<i>E. myrsinites</i>	5	5	7	1	1	1	1 pousse minée(6cm) L ₃ morte
<i>Ricinus communis</i>	18	25	6	0	-	-	-
<i>Linum usitatissimum</i>	32	28	7	4	2	2	-
<i>Linaria vulgaris</i>	2	32	4	0	-	-	-

Tableau 21: Préférence pour l'hôte chez *Pegomya* sp. (ex *E. virgata*) dans les tests d'oviposition à choix multiple simultané

Espèce	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de pousses infestées	Nombre de pousses infestées (oeufs éclos)	Développement larvaire
<i>E. myrsinites</i>	40	0	-	-	-
<i>E. amygdaloïdes</i>	28	0	-	-	-
<i>E. oblongata</i>	28	0	-	-	-
<i>E. lathyrus</i>	28	0	-	-	-
<i>E. cheroceras</i>	40	0	-	-	-
<i>E. polychroma</i>	40	0	-	-	-
<i>E. replus</i>	40	0	-	-	-
<i>Linaria vulgaris</i>	40	0	-	-	-
<i>Linum usitatissimum</i>	40	0	-	-	-
<i>E. cyperissias</i>	56	1	1	1	-
<i>E. x pseudovirgata</i>	36	66	12	11	10 pousses minées 3 puparia, 1 L ₃ vivante

Tableau 22: Préférence pour l'hôte chez *P. lucidae* dans les tests d'oviposition à choix multiple séquentiel

Espèce	E. lucida		Plante-hôte expérimentale				Développement larvaire
	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de pousses infestées	Nombre de pousses infestées (oeufs éclos)	
<i>E. lathyris</i>	79	109	42	38	8	8	2 pousses minées (27/23cm) 4 débuts de mine, 1 L ₃ morte
<i>E. amygdaloides</i>	19	11	9	1	1	1	-
<i>E. oblongata</i>	8	28	12	7	4	4	3 pousses minées (x=6cm) 2 L ₃ mortes
<i>E. pyrastites</i>	12	20	16	0	-	-	-
<i>Linum usitatissimum</i>	26	35	14	0	-	-	-
<i>Linum flavum</i>	18	11	4	11	2	-	-

Tableau 23: Préférence pour l'hôte chez *P. lucidae* dans les tests d'oviposition à choix multiple simultané

Espèce	Nombre de jours d'exposition	Nombre d'oeufs	Nombre de pousses infestées	Nombre de pousses infestées (oeufs éclos)	Développement larvaire
<i>E. lucida</i>	23	44	2	2	2 pousses minées, 1 puparium
<i>E. lathyris</i>	23	25	5	5	2 pousses minées (15/19cm) 1 puparium
<i>E. x pseudovirgata</i>	23	25	1	1	-

spp.

L'idée lancée par Calvin en 1978 (*in* Harris & al., 1985) de l'emploi éventuel de *E. lathyris* comme source d'hydrocarbure a provoqué un conflit d'intérêt quand au bien-fondé de la lutte biologique contre les euphorbes, puisque de nombreux insectes, utilisés contre l'euphorbe feuillue, s'attaquent occasionnellement à *E. lathyris*. Cette idée n'a apparemment pas eu un très grand écho car, devant l'importance du problème posé par les euphorbes, plusieurs insectes s'attaquant occasionnellement à *E. lathyris* en laboratoire ont été introduits en Amérique du Nord ces dix dernières années (notamment les chrysomélides du genre *Aphthona*).

Quant à l'idée de l'utilisation de l'euphorbe feuillue elle-même comme source de caoutchouc ou d'huile (Calvin *in* Harris & al., 1985), elle a été, à notre connaissance, abandonnée. Selon Bhatia & al. (*in* Harris & al., 1985), le rendement en hydrocarbures des euphorbes est faible.

Il existe 112 espèces d'euphorbes indigènes en Amérique du Nord, dont 21 appartiennent à la section *Tithymalus* (= sous-genre *Esula*, Pemberton, 1985). Parmi les 112 espèces indigènes, 32 sont sympatriques avec *E. x pseudovirgata* (7 sont dans la section *Tithymalus*). 11 espèces indigènes sont rares et à l'étude pour l'obtention du statut de plante protégée. Parmi ces 11 espèces rares, une seule (*E. purpurea*) est sympatrique avec *E. x pseudovirgata* dans l'est des Etats-Unis, les autres espèces étant localisées en Californie, en Floride et dans le sud des Etats-Unis (Pemberton, 1985). *E. purpurea* a été acceptée à une seule occasion dans les tests d'oviposition et la larve ne s'est pas développée complètement.

La "sûreté" de *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* et de *Pegomya* sp. ex *E. virgata* est démontrée et leur introduction en Amérique du Nord pour la lutte biologique contre *E. cyparissias* et *E. x pseudovirgata* est recommandée. Toutefois, l'attaque occasionnelle d'une euphorbe indigène ne peut être exclue.

L'introduction de *P. lucidae* n'est pas recommandée, car cette espèce s'attaque à *E. lathyris* et surtout parce que sa capacité d'adaptation sur *E. cyparissias* et *E. x pseudovirgata* est faible (cf chapitre 6).

Deuxième partie: IMPACT DE *P. EUPHORBIAE* ET *P. CURTICORNIS* SUR LES PLANTES-HOTES

1. INTRODUCTION GENERALE

L'étude des relations entre les insectes phytophages et leurs plantes-hôtes s'est considérablement développée et diversifiée au cours des vingt dernières années. La recherche est dirigée dans deux directions, à savoir: 1) l'influence des végétaux sur le développement et la diversité des insectes phytophages, 2) l'impact de ceux-ci sur leurs plantes-hôtes.

L'effet des insectes phytophages (surtout celui des espèces pullulantes) a été étudié principalement sur les plantes cultivées et les arbres. L'impact des herbivores n'est généralement pas mesuré globalement, mais en terme de perte de la production végétale directement utilisée par l'homme. Un seuil économique d'infestation est alors établi en fonction de la densité du ravageur et de la culture (voir par exemple Bardner & Fleicher, 1974; Schalk & Stoner, 1979; Cranshaw & Radcliffe, 1980; Kolodny-Hirsch & Harrison, 1980; Lynch, 1980; Vincent & Stewart, 1980; Van Steenwyk & Toscano, 1981; Pedigo & al., 1986).

Dans les peuplements forestiers, l'impact des insectes pullulants (en particulier celui des insectes défoliateurs) est mesuré sur la croissance, la floraison ou l'architecture des arbres (Harper, 1977; Crawley, 1983; Krischik & Denno, 1983; Huffaker & al., 1984).

L'effet des insectes sur les populations naturelles des plantes herbacées a été en revanche longtemps négligé, probablement parce que le rôle des phytophages paraît dans ce cas moins évident et d'une importance économique négligeable. Pendant longtemps, en écologie végétale, la composition et l'évolution des communautés végétales ont été attribuées essentiellement à des facteurs abiotiques et à la compétition végétale intra et inter-spécifique (Harper, 1977; McNaughton, 1983).

Depuis la fin des années 1950, un nombre croissant de travaux a montré l'importance des phytophages dans l'évolution des mécanismes de défense des végétaux (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976), le maintien de la diversité des plantes dans le temps et l'espace, l'évolution des communautés végétales (Fraenkel, 1959; Ehrlich & Raven, 1964; Ehrlich, 1970; Janzen, 1970; Mattson & Andy, 1975, voir aussi les ouvrages de Crawley, 1983; Strong & al., 1984). Les problèmes

apparus avec certaines plantes naturalisées et les succès remportés dans la lutte biologique contre les mauvaises herbes ont mis en évidence l'impact des insectes phytophages sur les populations de ces plantes (Harper, 1977; Harris, 1986).

Il existe une différence importante entre l'effet d'un prédateur ou d'un parasitoïde et celui d'un insecte phytophage sur son hôte. Alors que les deux premiers suppriment toujours un individu de la population-hôte, l'insecte phytophage consomme une partie seulement de sa source de nourriture et tue rarement l'hôte. Par conséquent, la réduction de la population d'une espèce végétale résulte généralement de mécanismes plus complexes que la destruction directe d'individus entiers (voir par exemple Rauscher & Feeny, 1980; Whittaker, 1982; Huffaker & al., 1984).

L'action des organismes phytophages s'exerce sur la vitalité de la plante, sa capacité de survie et son pouvoir de reproduction. Elle dépend de la fréquence de l'infestation et de son intensité (Embree, 1967; Harris, 1972; Chapin & Slack, 1979), du stade phénologique de la plante (Strong & al., 1984) ou du type d'organe et de tissu attaqués (Krischik & Denno, 1984). Elle dépend également de facteurs externes, comme le milieu (sol, climat), (Harper, 1977; Huffaker & al., 1984), ou de la compétition intra et inter-spécifique (Bardner & Fletcher, 1974; Dirzo, 1985).

La réduction de la production végétale annuelle d'une plante n'est que très rarement proportionnelle à la destruction de tissus végétatifs ou reproductifs (Harper, 1977; McNaughton, 1983). Chez une plante annuelle ou bi-annuelle, le potentiel de survie est fonction de la fructification alors que chez une plante herbacée vivace, il dépend surtout de la biomasse racinaire et des réserves en énergie des racines, qui sont généralement considérées comme les indicateurs de la vitalité de la plante, de sa capacité de régénération et de sa résistance au froid (Russel, 1948; Harris, 1974). En résumé, l'action d'un organisme phytophage est nuisible pour la plante si elle atteint un seuil limite au-delà duquel elle affecte la vitalité de la plante, son potentiel reproductif et donc sa compétitivité.

L'action des organismes phytophages n'est pas toujours nuisible pour la plante infestée. La plante peut tolérer ou compenser un niveau faible ou modéré de broutage (Hendrix, 1979). Elle peut aussi, en cas de broutage modéré, surcompenser et atteindre ainsi une vitalité plus grande (Harris, 1974; McNaughton, 1983; Pedigo et al., 1986; Palge & Whitham, 1987). Au niveau des populations, les phénomènes compensatoires peuvent se produire par un réajustement des mécanismes de compétition avec les autres plantes (*relaxed density dependence*). De telles compensations ont été observées principalement dans les monocultures denses. (Bardner & Fletcher, 1974; Crawley, 1983). La surcompensation n'est cependant pas un phénomène très

répandu (Pedigo & al., 1986) et la majorité des études révélant une compensation importante ou une surcompensation a été effectuée sur les organes économiquement importants de plantes cultivées et non sur les plantes entières (Solomon, 1983), et dans des conditions favorables (Harris, 1974).

C'est une évidence que tous les organismes phytophages utilisent leur plante-hôte comme source de nourriture pour leur croissance et leur reproduction. L'action de nombreux insectes provoque en outre chez la plante l'apparition de galles, celles-ci offrant une qualité supérieure de nourriture et une protection pour ses habitants (McNeill & Southwood, 1978; Price & al., 1987).

Le champ de recherche des relations entre les organismes phytophages et leurs plantes-hôtes couvre donc un domaine extrêmement vaste et varié. L'influence des insectes phytophages sur les communautés végétales et la diversité des plantes est un domaine très difficile à aborder avec précision et réalisme. Après la définition de son éventail d'hôtes, l'évaluation de l'impact d'un candidat et de son efficacité sur la plante nuisible, au niveau de l'individu et de la population, constitue la deuxième composante de la recherche en lutte biologique.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous avons abordé quelques aspects de l'impact de *Pegomya* sur la plante-hôte, considérée au niveau individuel. L'action de la larve sur la structure du tissu végétal, sur la croissance de la tige ainsi que la réponse physiologique de la plante sont mis en évidence. Nous avons tenté de mettre en relation les effets de l'infestation constatés à ces trois niveaux d'organisation et les phénomènes compensatoires. Le but du travail est ici de déterminer l'effet de l'insecte sur le potentiel reproductif de la plante et sa vitalité.

2. DEGAT A LA STRUCTURE DE LA TIGE; INDUCTION ET STRUCTURE DE LA GALLE

2.1. Introduction

Une galle est une réaction de croissance ou de différenciation anormale au niveau d'une plante sous l'action d'un parasite qui est en relation trophique avec elle (Meyer, 1969). K  ster (*in* Meyer, 1969) a donn   une classification morphog  n  tique des galles. Cet auteur distingue: 1) Les galles organo  des, caract  ris  es par la production anormale d'organes ou la modification de la disposition des organes ou la transformation d'organes. Il n'y a pas de diff  renciation tissulaire sp  cifique; 2) les galles histoides, caract  ris  es par la formation de tissus anormaux, soit par hypertrophie cellulaire, soit par prolif  ration cellulaire (hyperplasie), soit par l'apparition de diff  renciations nouvelles. Le type hist  ide est lui-m  me divis   en deux cat  gories: a) les galles cataplasmatiques ou galles primitives, de forme et de taille non sp  cifiques. Les tissus de ces galles ne sont que peu diff  renci  s. b) les galles prosoplasmatiques qui sont de forme et taille sp  cifiques et de diff  renciation tissulaire bien marqu  e. Ces galles de type   volu   sont, pour la plupart, des zooc  cidies. Les galles de type   volu   sont caract  ris  es par la pr  sence d'un tissu nourricier, qui rappelle    certains   gards les tissus m  rist  matiques. Le tissu nourricier est lui-m  me caract  ris   par un cytoplasme abondant, une hypertrophie nucl  aire et surtout nucl  olaire, l'abondance d'organelles comme les ribosomes et les mitochondries et un important d  veloppement du r  ticulum endoplasmique (Meyer, 1969; Rohlfritsch & Shorthouse, 1982). Les cellules sont petites, denses, compactes. L'  paisseur des parois cellulaires est irr  guli  re.

L'action du c  cidozoaire implique des facteurs qui d  tournent les cellules de l'h  te des processus morphog  n  tiques normaux. Dans toute croissance anormale, il y a alt  ration des m  canismes qui r  gulent la croissance et la diff  renciation cellulaire, la structure tissulaire et l'organog  n  se (Rohlfritsch & Shorthouse, 1982). Au contraire des tumeurs v  g  tales, peu diff  renci  es, (d'origine bact  rienne par exemple) dont la croissance illimit  e n'est apparemment ni contr  l  e ni dirig  e, les zooc  cidies ont une polarit   de croissance sp  cifique de tissus diff  renci  s et une sym  trie. D'autre part, la formation du tissu c  cidien s'arr  te en l'absence du c  cidozoaire.

Les galles les plus   volu  es sont provoqu  es par les Cynipides, certains C  cidomyides et Adelgides (Meyer & Maresquelle, 1983).

D'une manière générale, le tissu cécidien et le tissu nourricier en particulier, sont très peu différenciés dans les galles causées par les cécidozoaires brouteurs et relativement mobiles (coléoptères, lépidoptères, tenthréinides, certaines diptéroécidies).

Toutes les espèces de *Pegomya* inféodées aux euphorbes sont cécidogènes, à l'exception probable de *P. hybarnae* sur *E. hybarna*. Toutes ces espèces ont la particularité, phénomène peu connu et apparemment rare, d'être mineuses dans la tige de l'hôte avant d'être cécidogènes.

2.2. Méthodes

2.2.1. Echantillonnage

Les études d'anatomie et d'induction de la galle ont été axées sur les deux mauvaises herbes *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*. Quelques coupes ont également été effectuées sur les galles de *E. virgata* et de *E. lucida*.

Les tissus de *E. x pseudovirgata* et de *E. cyparissias* infestés par *P. curticornis* et *P. euphorbiae* ont été obtenus en élevage à Delémont. L'étude des galles à maturité de *E. cyparissias* a été complétée par des échantillons prélevés dans la nature. Les tissus ont été prélevés, pour chaque espèce, sur environ 50 plantes afin d'obtenir des coupes d'au moins 5 tissus similaires pour chaque étape du développement. Les tissus sains ont été prélevés sur une dizaine de plantes, aux mêmes périodes. Les prélèvements ont été effectués aux périodes suivantes:

- 1) au début du développement larvaire (coupes de la tige infestée dans la région apicale)
- 2) après 30 à 40 jours de développement larvaire (coupes de la tige minée dans la région basale)
- 3) à la même période (coupes de la tige dans la région basale au moment de l'initiation de la galle)
- 4) après 50 à 65 jours de développement larvaire (coupes de la galle dans sa phase de développement)
- 5) après 65 à 80 jours, c'est-à-dire à la fin du développement larvaire (coupes de la galle à maturité)
- 6) pour *E. cyparissias*, collection de galles dans le terrain au mois de juin (moment de la nymphose) et au mois de septembre.

En ce qui concerne *E. virgata*, les coupes ont été effectuées sur 5 galles prélevées au mois de juin dans la nature, au moment de la nymphose.

Les coupes des galles de *E. lucida* proviennent de trois plantes infestées récoltées en Hongrie au mois de juin également.

2.2.2. Fixation

Les galles et portions d'organes sont disséquées transversalement en pièces de 0.5 à 1 cm ou coupées longitudinalement en deux pièces de 1 à 2 cm. Tout le matériel est fixé dans une solution d'alcool éthylique à 70% (90 vol.) d'acide acétique pur (5 vol.) et de formaldéhyde à 37% (5 vol.) (Jensen, 1962). Les échantillons sont placés dans une chambre à vide et l'air aspiré des tissus afin de favoriser la pénétration du fixateur.

2.2.3. Déshydratation, Infiltration et Inclusion

Les échantillons sont lavés à l'eau courante pendant une nuit. La déshydratation se fait dans des bains d'alcool éthylique à 30, 50, 75 et 100% (2x). La durée des bains est de deux heures. La déshydratation est complétée par l'introduction d'alcool butylique (TBA) dans l'alcool éthylique. Des bains de trois heures sont effectués dans une série à 25, 50, puis 75 % de TBA. Trois bains d'une demi-journée chacun sont effectués dans l'alcool butylique absolu. L'infiltration se fait dans la paraffine dans une étuve à 60 °C pendant une demi-journée, puis l'alcool butylique est décanté. L'opération est répétée trois fois. Les pièces sont alors sorties du dernier bain de paraffine et déposées dans un moule de paraffine fondue. Le tout est refroidi lentement à l'air puis dans l'eau.

2.2.4. Coupe et coloration

Les blocs sont mis au réfrigérateur avant la coupe. Les coupes, d'une épaisseur de 8 μ , se font avec un microtome rotatif à main. Les rubans de coupes sont posés sur lames microscopiques et placés sur une plaque chauffante à 47 °C. Les rubans de coupes sont collés à l'aide d'une goutte d'albumin préalablement posée et étendue sur la lame. L'étalement des rubans de coupes est facilité par l'adjonction de quelques gouttes de formaldéhyde à 3.7 % sur la lame.

La coloration se fait à la safranine aqueuse à 1 % et au vert lumière à 0.5% (dans l'alcool éthylique à 95%). La paraffine est nettoyée dans trois bains successifs de xylol. Les coupes sont transférées dans l'alcool éthylique absolu, puis hydratées dans une série d'alcool éthylique à concentration décroissante, avant d'être colorées à la safranin 20 à 30 min et rincées à l'eau distillée. Les coupes sont ensuite déshydratées, colorées au vert lumière environ 30 secondes, rincées 3x dans l'alcool

éthylrique absolu, passées dans le xylène et montées sur lames. La safranine colore en rouge les parois cellulaires lignifiées, la cuticule, les nucléoles et les chromosomes. Le vert lumière colore en bleu le cytoplasme et les parois cellulostiques.

2.3. Résultats

2.3.1. Structure de la tige de *E. x pseudovirgata* et de *E. cypris*

Dans sa partie supérieure, la structure de la tige consiste en un épiderme, un cortex, des faisceaux libéro-ligneux plus ou moins développés et un important tissu médullaire central (fig. 31). La moëlle, au centre, est formée de cellules parenchymateuses de taille variable à parois minces et est riche en espace intercellulaire (fig. 44). Le tissu conducteur forme, entre la moëlle et le cortex, un anneau irrégulier et unique de faisceaux vasculaires cunéiformes (fig. 31). Les faisceaux conducteurs sont séparés par de larges rayons médullaires. A l'extérieur du cylindre central, la zone corticale est formée de cellules parenchymateuses circulaires irrégulières, à parois minces et renfermant les chloroplastes (fig. 31). L'espacement intercellulaire est faible. Les cellules laticifères, ramifiées et non articulées, (Bakshi & Coupland, 1959) sont disséminées dans la zone corticale. La couche corticale externe forme une gaine de cellules collenchymateuses plus petites (fig. 31). Les cellules de l'épiderme ont des parois épaisses et sont recouvertes d'une cuticule épaisse.

La partie inférieure de la tige, au niveau du sol, et la partie souterraine sont différentes en raison d'une importante croissance secondaire (fig. 32). Le cambium forme vers l'intérieur de longues files d'éléments du xylème secondaire qui augmentent en nombre dans l'espace interfasciculaire, de telle sorte que la largeur des rayons médullaires diminue d'une manière équivalente (fig. 32). Des files de petites cellules sclérenchymateuses, de forme quadrangulaire et rectangulaire (fibres ligneuses, fig. 32), se différencient également à partir du cambium vasculaire en direction de la moëlle. Le bois secondaire est alors bien développé. La moëlle est plus petite et les cellules parenchymateuses qui la composent plus compactes et parfois fortement chargées en amidon (fig. 32). De petits groupes épars de cellules sclérenchymateuses aux parois fortement épaissies se forment dans la partie interne du parenchyme cortical (fibres libériennes, fig. 32). L'espace intercellulaire cortical est variable, ainsi que le contenu en amidon des cellules parenchymateuses corticales et médullaires. Le contenu en amidon augmente avec l'âge des tissus et est plus important dans la partie souterraine des tiges. Dans le matériel examiné, la croissance secondaire, de même que le contenu en amidon



Figs. 30-32 : Habitus et structure de la tige de *E. x pseudovirgata*. Fig. 30: Morphologie de la tige saine et d'une galle caulinaire. Les lignes pointillées indiquent la position des coupes des figs 31 et 32. Fig. 31: Coupe transversale dans la partie supérieure de la tige après une courte période de croissance secondaire (ligne a, fig. 30). Le tissu conducteur forme une anneau sinueux et irrégulier de faisceaux vasculaires. Les cellules du parenchyme médullaire sont plus grandes que celles du parenchyme cortical. x 80. Fig. 32: Coupe transversale de la tige près de la surface du sol montrant le développement du bois secondaire (ligne b, fig. 30). Noter dans le parenchyme cortical les fibres libériennes aux parois très épaissies. x 53.

CI, collenchyme; CV, cambium vasculaire; E, épiderme; FP, fibres libériennes; FX, fibres ligneuses; M, moëlle; PC, parenchyme cortical; Ph, phloème; RM, rayons médullaires; X, xylème.

des cellules parenchymateuses, semblent plus importants chez *E. x pseudovirgata* que chez *E. cyparissias*. L'épiderme de la partie souterraine de la tige est remplacé par un périoderme.

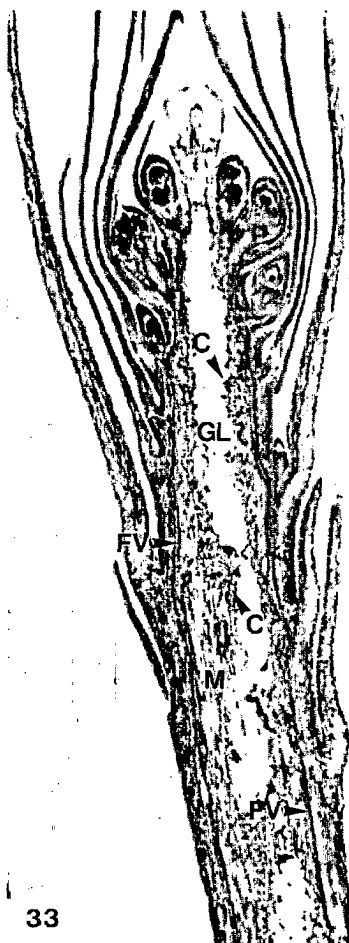
2.3.2. Dégât à la structure de la tige de *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*

Les oeufs sont déposés à l'intérieur du bourgeon terminal, entre les feuilles ou bractées en développement. La larve s'introduit dans les tissus, généralement très près du lieu d'éclosion.

La larve migre à l'intérieur de la tige, creusant une galerie à travers le parenchyme médullaire dont les cellules sont broyées et ingérées (fig. 33). A ce stade, les autres tissus, en particulier le tissu conducteur ne sont que très rarement et localement endommagés par la jeune larve. Les cellules de la moëlle, contiguës à la galerie, se divisent et se différencient en cellules de cal quelques jours après le passage de la larve (fig. 34). Comme la larve grandit, le dépôt de déjections et de débris devient visible dans la galerie (fig. 35).

Le premier signe de changement morphologique est visible après quelques semaines. La croissance de la tige est arrêtée; les feuilles immatures du bourgeon apical sont déformées.

La larve L3 atteint la partie inférieure et souterraine de la tige 3 à 4 semaines après l'éclosion. La jeune L3 effectue alors pendant 1 à 2 semaines des mouvements de va-et-vient dans la partie inférieure de la galerie et consomme généralement toutes les cellules de la moëlle ainsi que les cellules de cal formées précédemment. Un cal, souvent compact, se reforme ensuite dans les parties de la galerie définitivement abandonnées par la larve. Le cal qui se développe dans les galeries à proximité de la galle forme parfois (surtout chez *E. x pseudovirgata*) des protubérances particulières. Ces dernières sont composées de plusieurs assises cellulaires dont les cellules bordant la cavité larvale forment ultérieurement un périoderme riche en substances évoquant le tanin des galles de Cynipides (fig. 36). Dans certains cas, le cambium vasculaire se développe d'une manière atypique et une nouvelle zone cambiale se développe dans le tissu secondaire, parallèlement à l'assise génératrice normale (figs. 36 et 37). En outre, de nombreuses cellules de cal ont des parois épaissies et sont remplies de substances amorphes non identifiées (Fig. 37).



Figs. 33-35: Structure de la tige de *E. x pseudovirgata* infestée par *P. euphorbiae* ou *P. curticornis*. Fig. 33: Vue d'ensemble en coupe longitudinale de la partie supérieure de la tige montrant la galerie creusée par la larve néonate migrant vers la bas de la tige; 10 ème jour après l'éclosion. Noter que seules les cellules parenchymateuses de la moëlle sont consommées et la formation de quelques cellules de cal. x 15. Fig. 34: Coupe transversale de la partie inférieure de la tige creusée par la larve L3 30 jours après l'éclosion. Noter les faisceaux vasculaires intacts et les cellules de cal en formation dans la galerie larvaire (tissu fixé au 38 ème jour). x 144. Fig. 35: Coupe transversale de la partie basale de la tige creusée par la larve L3 37 jours après l'éclosion montrant le début de la destruction des faisceaux vasculaires (flèches); aucun cal n'est encore formé. La larve a été trouvée à quelques mm sous la coupe. x 88.

C, cal; D, débris et déjections; E, épiderme; FV, faisceaux vasculaires; GL, galerie larvaire; M, moëlle; PC, parenchyme cortical; X, xylème.



Figs. 36-37: Structure de la tige infestée de *E. x pseudovirgata*. Fig. 36: Coupe transversale d'une tige infestée à proximité d'une galle mature montrant les faisceaux vasculaires intacts, les protubérances de cal compact faisant saillie dans la galerie larvaire remplie de débris et de déjections. Remarquer le périoderme bordant les plages de cal et la deuxième zone cambiale (flèches) parallèle à l'assise génératrice normale. x 80. Fig. 37: Coupe transversale d'une tige infestée à proximité d'une galle mature. Noter la double assise génératrice (flèches) et la prolifération de tissu vasculaire. Noter également le cal dense dans la galerie larvaire et les substances amorphes présentes dans certaines cellules. x 75.

C, cal; D, débris et déjections; E, épiderme; FP, fibres libériennes; FV, faisceaux vasculaires; P, périoderme; PC, parenchyme cortical

2.3.3. Induction et développement de la galle caulinale sur

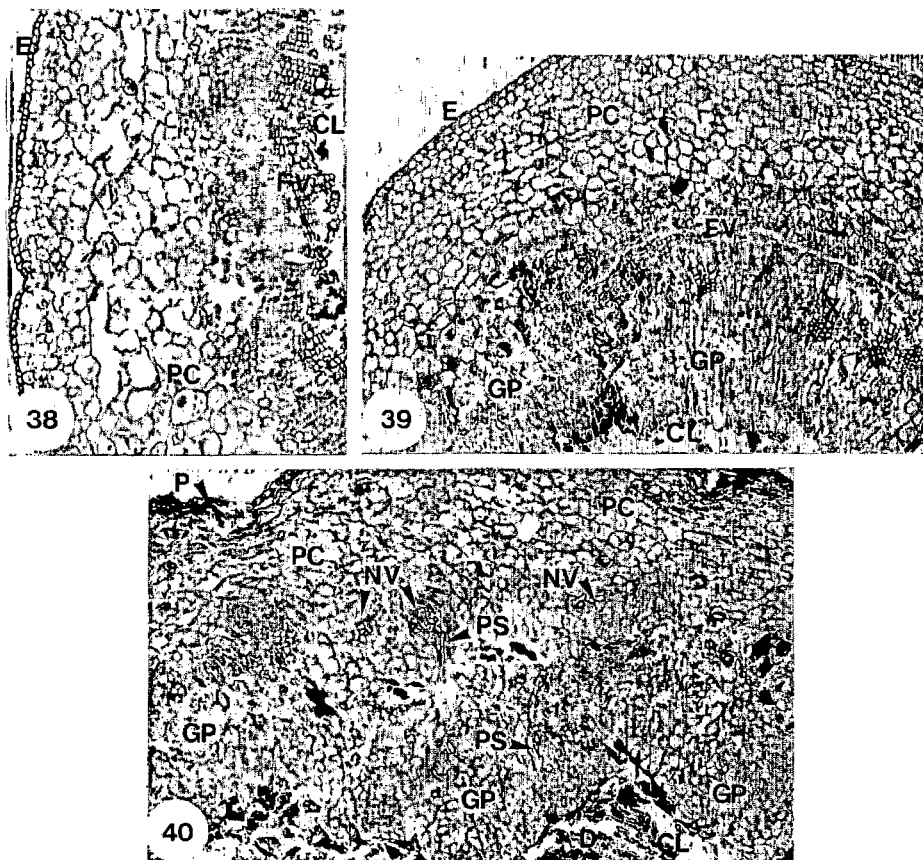
E. x pseudovirgata et *E. cyparissias*

La larve cesse son activité migratrice dans la tige 4 à 5 semaines après l'éclosion et devient sédentaire dans une zone comprise généralement entre 1 et 5 cm sous la surface du sol. Le parenchyme médullaire et le premier cal consommés, la larve s'attaque au cylindre vasculaire (fig. 38). Dans les zones où le tissu vasculaire a été fortement endommagé, le cambium vasculaire restant et les cellules du parenchyme cortical commencent à proliférer et à former de larges couches de parenchyme cécidien (figs. 39 et 45). Dans certains cas, le parenchyme cécidien se forme entre les éléments restants du tissu vasculaire et la cavité larvaire (fig. 39). A ce stade, les larves se nourrissent surtout des tissus apparus sous l'action du cécidozoaire, mais peuvent occasionnellement brouter dans le parenchyme cortical ou les faisceaux vasculaires restants. L'hyperplasie des cellules du parenchyme cécidien est très rapide. Le parenchyme cécidien apparaît alors comme un tissu dense de cellules compactes et plus petites que les cellules du parenchyme cortical (fig. 39). De nombreuses cellules se distinguent par leur hypertrophie nucléaire et nucléolaire et beaucoup ont un cytoplasme plus dense (fig. 40).

Alors que l'activité larvaire et la formation du parenchyme cécidien continuent, des cordons procambiaux se différencient dans le parenchyme cécidien et se prolongent en direction de la cavité larvaire (fig. 40). Les arcs cambiaux restants s'incurvent radialement. Les fragments du cambium vasculaire ont ensuite tendance à s'enrouler sur eux-mêmes, enterrant les éléments du xylème à l'intérieur (figs. 42 et 46). La tumorescence du tissu vasculaire, c'est-à-dire l'apparition de faisceaux vasculaires concentriques dans le parenchyme cécidien et aussi parfois dans le parenchyme cortical, a lieu généralement entre le cinquantième et le soixantième jour.

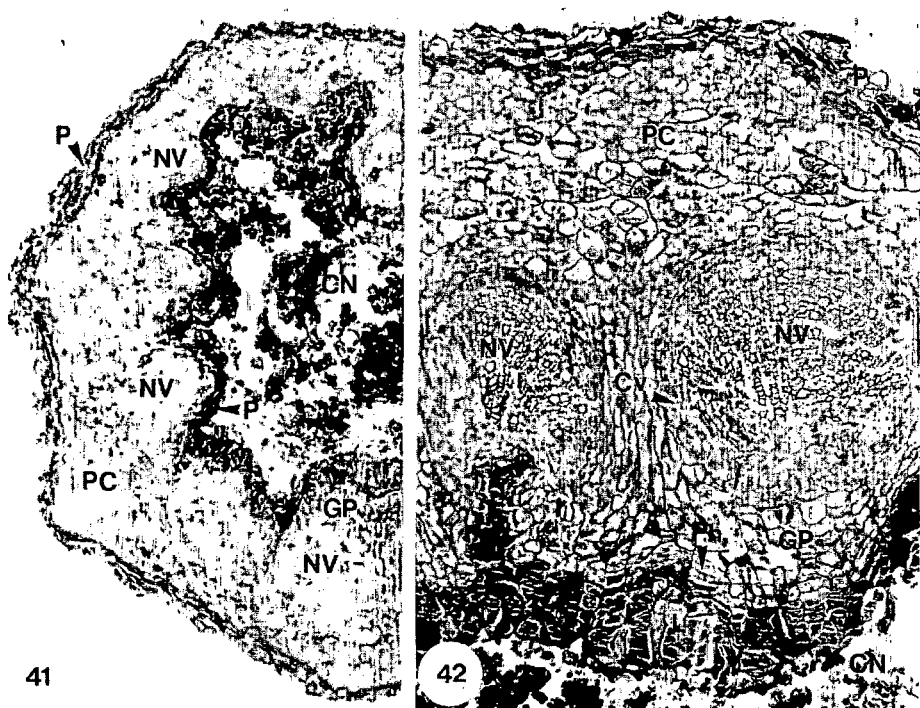
Les cellules corticales proches du parenchyme cécidien s'hypertrophient et des cellules laticifères apparaissent également dans cette zone. Par contre, aucune cellule laticifère n'est apparemment formée dans le parenchyme cécidien. Le développement du parenchyme cécidien et cortical provoque le changement de morphologie de la partie basale des tiges infestées et le renflement observé. Il faut noter que le renflement est parfois très faible, probablement en raison de la consommation rapide et intensive de ces tissus.

Certaines cellules épidermales de la galle s'allongent tangentiellement et leur taille est souvent irrégulière. Quand la galle parvient à maturité, l'épiderme a été remplacé par un périoderme (fig. 41).



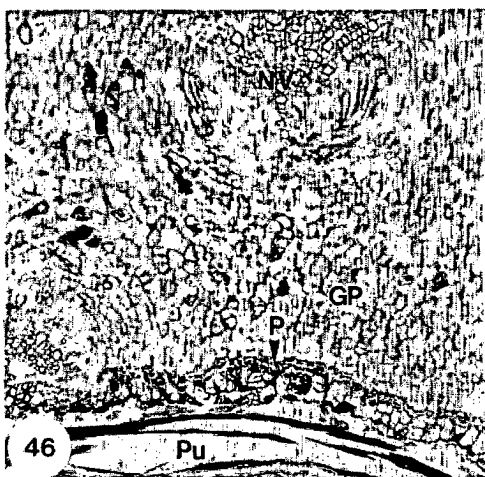
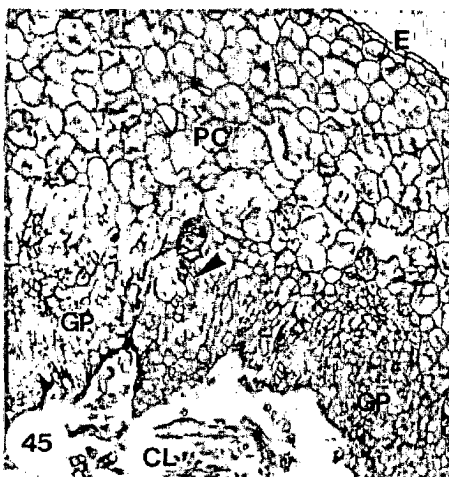
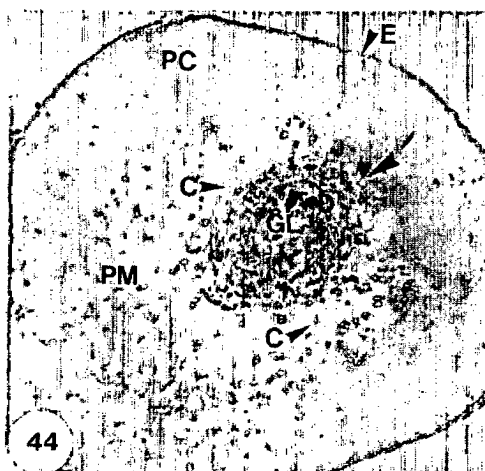
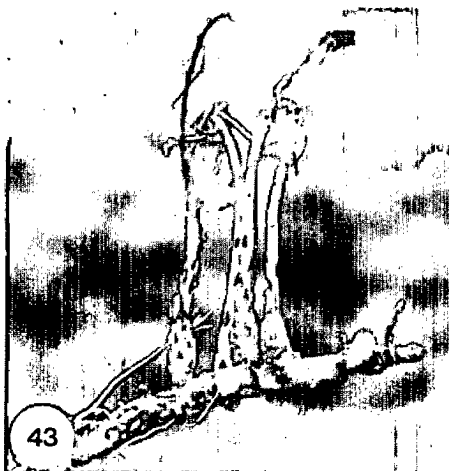
Figs. 38-40: Structure de la galle en développement sur *E. x pseudovirgata*. Fig. 38: Coupe transversale de la partie basale de la tige habitée par la larve L3 au 38^{ème} jour et initiation de la galle; tout le parenchyme médullaire et une grande partie du tissu vasculaire ont été consommés. Noter l'irrégularité des cellules du parenchyme cortical. x 93. Fig. 39: Coupe transversale de la tige habitée par la larve L3 au 41^{ème} jour montrant un stade plus avancé du développement de la galle; le tissu vasculaire est pratiquement entièrement consommé et le parenchyme cécidien prolifère autour de la cavité larvaire. x 105. Fig. 40: Coupe transversale de la galle au 56^{ème} jour montrant les cordons procambiaux et la différenciation des nodules vasculaires dans parenchyme cécidien. Noter l'hypertrophie nucléolaire de nombreuses cellules du parenchyme cécidien. x 82.

CL, cavité larvaire; D, débris et déjections; E, épiderme; FV, faisceaux vasculaires; GP, parenchyme cécidien; NV, nodules vasculaires; P, périderme; PC, parenchyme cortical; PS, cordons procambiaux; X, xylème.



Figs. 41-42: Structure de la galle à maturité sur *E. x pseudovirgata*. Fig. 41: Coupe transversale de la partie supérieure d'une galle habitée par une pupe au 80 ème jour montrant la disparition du tissu vasculaire normal et la différenciation des nouveaux faisceaux vasculaires concentriques (nodules vasculaires) dans le parenchyme cécidien et cortical. Noter le périoderme important entourant la cavité nymphale. x 37. Fig. 42: Agrandissement de la coupe de la figure 41 montrant les nodules vasculaires et le périoderme bordant la cavité nymphale. x 100.

Cv, cambium vasculaire détourné; CN, cavité nymphale; GP, parenchyme cécidien; L, liège; NV, nodules vasculaires; P, périoderme; PC, parenchyme cortical; Ph, phéllogène.



Figs. 43-46: Structure de la tige de *E. cyparissias* infestée par *P. euphorbiae*; habitus et structure de la galle. Fig. 43: Habitue de la galle sur *E. cyparissias*. Fig. 44: Coupe transversale de la tige minée au niveau du sol au 57^{ème} jour; la larve se trouve sous la coupe, dans la galle en développement. Remarquer l'espace intercellulaire du parenchyme médullaire et le cal en formation autour de la galerie larvaire; noter également le faible développement des faisceaux vasculaires dont une petite partie a été endommagée (flèche). x 32. Fig. 45: Coupe transversale d'une galle en développement habitée par une larve L3 au 55^{ème} jour. Noter l'irrégularité des cellules du parenchyme cortical, la destruction du tissu vasculaire et la prolifération de parenchyme cécidien autour de la cavité larvaire. Un nodule vasculaire est en formation dans le parenchyme cécidien (flèche). x 79. Fig. 46: Coupe transversale d'une galle à maturité contenant une pupa et montrant un nodule vasculaire et le périderme entourant la cavité nymphale. Noter la présence de tissu vasculaire en contact avec l'ancienne cavité larvaire. x 77.

C, cal; CL, cavité larvaire; D, débris et déjections; E, épiderme; GL, galerie larvaire; GP, parenchyme cécidien; NV, nodule vasculaire; P, périderme; PC, parenchyme cortical; PM, parenchyme médullaire; Pu, pupa.

A maturité, la surface interne du parenchyme cécidien devient parfois sinueuse, en particulier chez *E. x pseudovirgata* (fig. 41). Les faisceaux vasculaires concentriques à bois interne sont bien différenciés dans le parenchyme cortical et cécidien (Fig. 42).

Avant la nymphose, la larve prépare, à travers le parenchyme cécidien et le parenchyme cortical de la partie supérieure de la galle, un chemin de sortie pour l'adulte en ne laissant qu'une mince assise de cellules de liège. La larve retourne ensuite au fond de la cavité larvaire et se nymphose.

La formation du parenchyme cécidien cesse après la nymphose et un périderme interne se forme autour de la cavité nymphale: une assise génératrice (phellogène) se différencie dans le parenchyme cécidien bordant la cavité nymphale et produit centripètement quelques couches de liège cicatriciel tanifère (figs. 42 et 46). La richesse en tanin des cellules du liège cicatriciel semble plus importante chez *E. x pseudovirgata*. En outre, on observe localement chez cette espèce de longues files de cellules tanifères autour de la cavité nymphale.

La nymphose a lieu au mois de juin. Le tissu gallé reste généralement vivant jusqu'au printemps suivant, période durant laquelle la nouvelle génération des adultes éclôt.

2.3.4. Cas de *E. virgata* et anatomie d'une galle sur la racine

Les galles sur les tiges de *E. virgata* sont semblables à celles observées sur *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias*.

Lors de nos collections de *Pegomya* sp. sur *E. virgata*, nous avons découvert quelques galles atypiques sur la racine de cette plante (fig. 47). Cette découverte est particulièrement intéressante puisque les cas d'insectes cécidozoaires sur les racines sont relativement peu nombreux (environ 5% selon Mani, 1964). De plus, on ne connaît aucun cas de cécidozoaire pouvant se développer à la fois sur les tiges d'une plante et sur ses racines.

La figure 48 illustre l'anatomie de la racine et le développement important du cylindre central. L'action de la larve dans cette partie de la plante provoque d'abord des perturbations dans le cambium libéro-ligneux. Dans les zones endommagées, le cambium vasculaire devient sinueux et s'incurve en direction de la cavité larvaire (fig. 49). Une deuxième assise génératrice se forme partiellement autour de la cavité larvaire qui rappelle celle observée dans certaines tiges minées de *E. x pseudovirgata* situées à proximité de la partie gallée. Les faisceaux irrigateurs prolifèrent autour

de la cavité larvaire (fig. 49). La galerie, remplie de débris et de déjections, est partiellement entourée de cellules de cal.

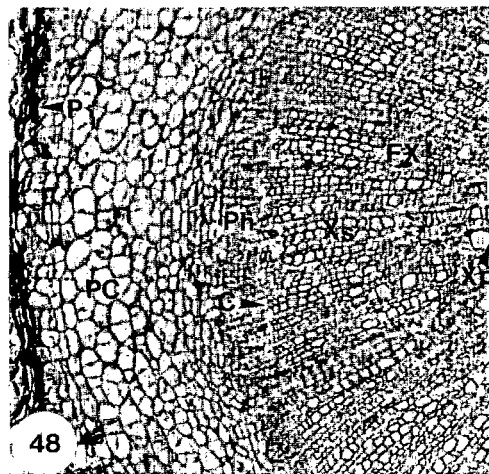
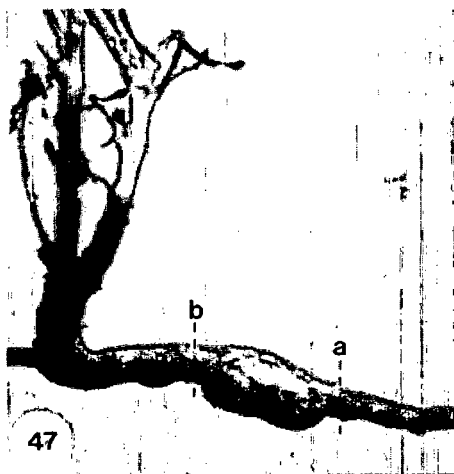
Comme dans le cas de la tige, le parenchyme cécidien commence de proliférer dans la zone où le cambium vasculaire a été fortement endommagé (fig. 52). Il en résulte le renflement observé. Des faisceaux vasculaires concentriques se forment dans le parenchyme cortical et surtout dans le parenchyme cécidien à partir des fragments restants du cambium vasculaire (figs. 52 et 53). Les ailes des fragments plus importants du cambium vasculaire se prolongent en direction radiale, c'est-à-dire vers la cavité larvaire. Cette rotation du cambium donne lieu à un hyperfonctionnement cambial en faveur du bois et à la formation d'un tissu vasculaire centré sur la cavité larvaire (figs. 50 et 51). Notons que cette prolifération localisée de tissu vasculaire, centrée sur la cavité larvaire, mise en évidence dans cette zone particulière de la plante, était déjà suspectée dans certaines coupes de galles caulinaires sur l'euphorbe feuillue. Elle intervient probablement lorsque de larges fractions du cambium vasculaire restent intactes.

2.3.5. Cas de *E. lucida*

Les événements qui conduisent à la formation de la galle de *P. lucidæ* sur la tige de *E. lucida* sont identiques à ceux observés chez les autres galles. Cependant, le plus grand diamètre de la tige (de 0.5 à 1.5 cm environ) permet le passage et le développement de plusieurs larves. Dans la partie intérieure de la tige, chaque larve s'attaque à une partie du tissu conducteur, induisant la prolifération de parenchyme cécidien et, localement, de tissu vasculaire autour de la cavité larvaire. Chaque larve crée ainsi une sorte de logette latérale et un léger renflement asymétrique de la tige. Rarement plus de deux larves se nymphosent à un même niveau dans la tige. Lorsque plusieurs larves se développent dans la même pousse, la partie gallée s'étend sur 1 à 3 cm dans la partie souterraine de la tige.

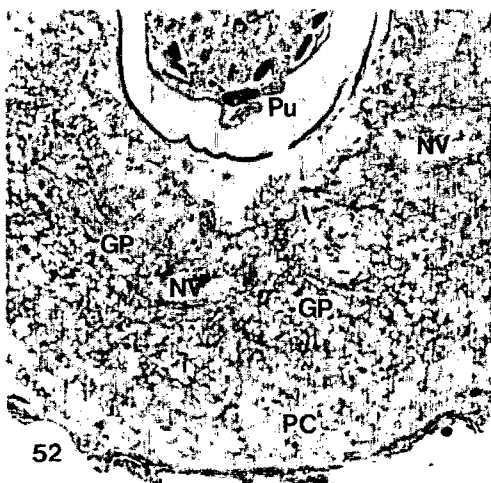
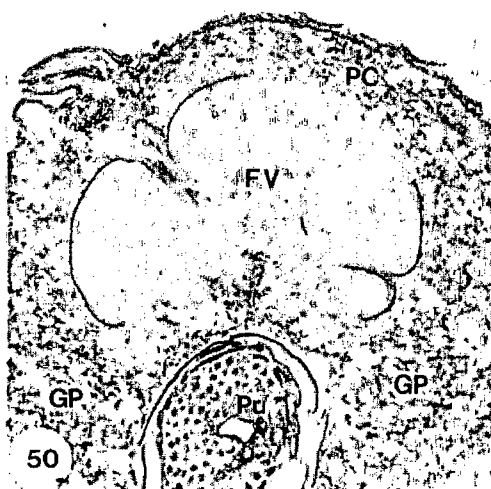
2.4. Discussion

L'étude de la biologie de *P. curticornis*, *P. euphorbiae* et *P. lucidæ* montre que les larves de ces diptères ont deux stratégies de développement très différentes. La larve, mobile, se développe pendant 4 à 5 semaines dans la tige de la plante-hôte, creusant une galerie dans le



Figs. 47-49: Habitue de la galle et structure de la racine de *E. virgata*; structure de la racine infestée. Fig. 47: Habitue de la galle sur la racine de *E. virgata*. Remarquer le dépérissement des tiges infestées. Les lignes poitillées indiquent la position des coupes des figs 48 et 49. Fig. 48: Coupe transversale dans la racine (ligne a) montrant le développement important du cylindre central. x 79. Fig. 49. Coupe transversale de la racine infestée à proximité de la galle (ligne b). Remarquer les circonvolutions du cambium dans la zone endommagée (flèches) et la prolifération de tissu vasculaire centrée sur la cavité larvaire. x 37.

CL, cavité larvaire; CV, cambium vasculaire; FX, fibres ligneuses; P, périderme; PC, parenchyme cortical; Ph, phloème; Xp, xylème primaire; Xs, xylème secondaire.



Figs. 50-53: Structure de la galle à maturité sur la racine de *E. virgata*. Fig. 50: Coupe transversale montrant le développement radial du cambium restant et la prolifération de tissu vasculaire centrée sur l'ancienne cavité larvaire. x 23. Fig. 51: Agrandissement de la figure 50 montrant l'incurvation radiale du cambium restant. x 73. Fig. 52: Coupe transversale de la galle à maturité dans la zone de prolifération du parenchyme cécldien. Noter la disparition du tissu vasculaire normal et la formation de nodules de tissu vasculaire tumoral dans le parenchyme cécldien. x 36. Fig. 53: Agrandissement des nodules vasculaires de la figure 52. Noter la formation de trachéides orientées perpendiculairement au tissu vasculaire normal. x 112.

Cv, cambium vasculaire détourné; FV, faisceaux vasculaires; GP, parenchyme cécldien; NV, nodules vasculaires; PC, parenchyme cortical; Pu, pupa; Tr, trachéides; X, xylème.

parenchyme médullaire. Ensuite, durant la deuxième partie de son développement (6 à 8 semaines), elle devient sédentaire et cécidogène. Si l'on excepte d'autres espèces du genre *Pegomya* vivant sur l'euphorbe (comme *P. argyrocephala* sur *E. amygdaloides*) et probablement aussi *P. rubivora*, espèce se développant sur *Rubus* sp. (Valset, 1968), l'appartenance à deux modes de vie aussi distincts (mineure et cécidogène) est un phénomène très peu connu chez les Insectes. En effet, de nombreux Insectes cécidogènes induisent la formation des tissus cécidien sur le lieu de l'oviposition. Chez d'autres cécidozoaires, la phase cécidogène commence dès que la larve s'est introduite dans les tissus, soit par lyse, par les stomates ou en creusant un canal d'entrée. Enfin, quelques cécidozoaires s'introduisent dans l'organe-hôte et cheminent dans les tissus jusqu'au lieu de formation de la galle où ils s'installent. C'est le cas de certains téphritides (Lalonde & Shorthouse, 1984) ou de certains cécidomyides (Meyer & Maresquelle, 1983) qui cheminent à travers l'épiderme et le cortex avant de s'installer dans la moëlle. Toutefois, la durée de vie mineuse et le chemin parcouru par la larve sont brefs.

Les deux modes de développement larvaire engendrent la consommation successive de 4 types de cellules. Les larves du premier, deuxième et du début du troisième stade se nourrissent exclusivement des cellules parenchymateuses de la moëlle. Plus tard, lors de son mouvement de va-et-vient dans le bas de la tige, la larve de troisième stade consomme également des cellules de cal. Après 4 à 5 semaines, au moment de l'induction cécidogène, la larve se nourrit de tissu vasculaire secondaire, puis principalement de parenchyme cécidien.

Les raisons du changement de stratégie de développement et de l'induction de la galle ne sont pas connues. La prolifération des cellules de cal, dont se nourrit la larve après avoir consommé le parenchyme médullaire, n'est peut-être pas assez rapide pour en satisfaire la demande par l'insecte. En outre, leur contenu en tanin tend à augmenter et, par conséquent, leur qualité nutritive à diminuer. Le diamètre de la moëlle devenant plus petit en raison de la croissance secondaire, la larve L3 est naturellement contrainte de s'attaquer au xylème, mais il est vraisemblable que la lignification des cellules du bois rend leur consommation indigeste. La larve pourrait également continuer de cheminer dans la racine, ce qu'elle ne fait pas, sauf à de rares exceptions et le chemin alors parcouru est très court. Une des raisons principales de la formation de la galle paraît donc être la qualité nutritive supérieure du parenchyme cécidien. La concentration en éléments nutritifs des galles est souvent supérieure à celle des tissus sains et celle des composés phénoliques du tissu nourricier, inférieure (Price & al., 1987). Le fait que la galle se forme dans la partie basale de la tige et en particulier dans sa partie souterraine rend probable l'implication d'autres facteurs dans l'induction

cécidogène.

La formation de cal à partir du parenchyme médullaire et interfasciculaire est probablement une réaction de la plante à l'attaque du phytophage. La formation de cal est communément associée aux organes végétaux qui ont été sectionnés ou blessés (Lipetz, 1970; Kahl, 1982). Bien que la formation de cal soit généralement constatée lors de blessures externes, elle a déjà été observée près des lieux d'alimentation chez les insectes se développant à l'intérieur des tissus végétaux (Shorthouse & Lalonde, 1984). Le cal de blessure se forme dans la zone se trouvant derrière la couche de cellules altérées ou mortes et a pour fonction de séparer les parties endommagées du reste de l'organe. Le cal mature de *E. x pseudovirgata* a la particularité d'accumuler d'importantes quantités de tanin. L'accumulation de substances phénoliques dans les zones endommagées a été signalée chez de nombreuses plantes (Meyer & Maresquellé, 1983). Selon Swain, (1977) l'accumulation dans les cellules de substances à action antibiotique comme le tanin est une réaction de défense de la plante contre les maladies dont l'action est favorisée en cas de blessure.

Une autre réaction de blessure de la plante est la formation d'un périoderme (liège cicatriciel, également lanifère) sur la surface interne de la chambre nymphale. Ce liège cicatriciel, qui apparaît après la nymphose, se forme aussi à la périphérie de certains tissus du cal formé dans les tiges infestées de *E. x pseudovirgata* (fig. 36). La formation de liège cicatriciel interne est un phénomène connu chez de nombreuses zoocécidies (Meyer & Maresquellé, 1983). Le liège cicatriciel se forme surtout autour des vieilles cavités larvaires dont le tissu nourricier n'est plus fonctionnel. Son action est défensive et a pour but d'isoler les tissus sains des tissus mortifiés. Selon Kahl (1982), la formation du liège cicatriciel est identique à celle du cal de blessure, mais sa croissance est limitée aux cellules bordant la zone endommagée.

De l'examen général de toutes les coupes que nous avons effectuées, il ressort que la réaction d'isolation défensive de la plante est vraisemblablement plus faible chez *E. cyprissias* que chez *E. x pseudovirgata* et *E. virgata*. Les cellules de cal chez *E. cyprissias* apparaissent souvent moins compactes et dépourvues des parois épaissies, fréquemment observées chez *E. x pseudovirgata*. En outre la coloration des tanins et autres substances secondaires est plus faible.

Le développement et l'anatomie des galles de *Pegomya* sur *Euphorbia* que nous avons étudiées sont identiques. Les galles induites par *Pegomya* spp. sont relativement simples, comparées à d'autres galles de diptères, en particulier celles des cécidomyiides et de certains

téphritides. Ces galles sont histioïdes, de type cataplasmatique plutôt que prosoplasmatique, car elles n'ont pas de structure et d'organisation bien différenciées et constantes des tissus cécidien. En outre, ces insectes n'induisent pas la prolifération des cellules nutritives très spécialisées que l'on trouve dans les galles évoluées (Rohrtritsch & Shorthouse, 1982). Toutefois le parenchyme cécidien peu différencié des galles de *Pegomya*, qui rappelle celui de *Rhinocyllus conicus* Froelich (Shorthouse & Lalonde, 1984) dans les capitules de *Carduus nutans* L., fournit à l'évidence une alimentation adéquate aux larves en croissance. L'absence de cellules nutritives spécialisées est peut-être compensée par l'apport de substances nutritives depuis le tissu vasculaire bordant la cavité larvaire. La formation du parenchyme cécidien dans les zones fortement endommagées du cambium vasculaire est vraisemblablement induite et contrôlée par le cécidozoaire. La prolifération du parenchyme cécidien s'arrête en effet lorsque la larve se nymphose.

Il faut remarquer que la formation de cellules nutritives spécialisées n'est pas fréquemment induite chez les insectes broyeur. Ces insectes, en broyant et en consommant les cellules à un rythme rapide, empêchent la différenciation d'une cytologie nourricière typique.

L'organisation et la vigueur de l'irrigation des galles de *Pegomya* est très irrégulière. L'irrigation vasculaire orientée et organisée du tissu nourricier des galles évoluées (Rohrtritsch & Shorthouse, 1982; Meyer & Maresquellie, 1983) fait donc également défaut chez ces galles. Un début de vascularisation organisée du parenchyme cécidien semble se produire au début de la croissance de la galle (différenciation de cordons procambiaux en direction de la cavité larvaire), mais cette vascularisation prend rapidement un aspect tumoral (voir les faisceaux vasculaires concentriques).

Lorsque la vascularisation est très développée et que le parenchyme médullaire est faible ou inexistant comme dans la racine, les fragments restants importants de l'assise génératrice s'incurvent et se prolongent radialement, en direction de la cavité larvaire. Le tissu vasculaire, constitué surtout de bois secondaire, prolière, centré sur la cavité larvaire. Le parenchyme cécidien se forme dans les zones où le cambium libéro-ligneux a été fortement endommagé.

Quand la vascularisation n'est pas très développée (cas de la majorité des tiges infestées), le tissu cécidogène est surtout composé de parenchyme cécidien dans lequel se forment plus tard des faisceaux vasculaires concentriques à bois interne dont certains éléments se différencient perpendiculairement au tissu vasculaire normal.

Une autre modification de la vascularisation de la plante intervient parfois dans la tige à proximité de la partie gallée et consiste en un doublement partiel de l'anneau cambial accompagné d'une prolifération vasculaire.

Les modifications de l'appareil vasculaire et l'apparition de cordons procambiaux sont communes aux galls de nombreux insectes (Meyer & Maresquelle, 1983). Selon Bunning (1965), le développement vasculaire des galls n'est pas contrôlé par le cécidozoaire. Au contraire, c'est la plante qui forme une nouvelle vascularisation quand apparaît un nouveau parenchyme (ici le parenchyme cécidien) qui échappe à l'influence des faisceaux vasculaires normaux. D'un autre côté, le plan d'irrigation conducteur de certaines galls évoluées est clairement centré sur la larve et donc logiquement sous l'influence de celle-ci (Meyer & Maresquelle, 1983). Chez les galls moins évoluées (lépidoptéroécidies, coléoptéroécidies), la présence du parasite provoque généralement des perturbations dans le système libéro-ligneux normal, perturbations dont l'interprétation est difficile. Les coupes effectuées dans des galls âgées de 2 à 3 mois montrent un plus grand nombre de nodules vasculaires, dont la formation n'est par conséquent pas due à l'action cécidogène. Leur disposition anarchique et leur éloignement fréquent de la cavité larvaire (on en trouve également dans le parenchyme cortical) indiquent également que ces nodules n'ont pas de valeur adaptative pour le cécidozoaire. La disharmonie dans l'organisation des éléments du nodule, dont certains se différencient transversalement, plaide en faveur d'un processus de dégradation du système libéro-ligneux.

L'induction et la finalité de la prolifération de tissu vasculaire centrée sur la cavité larvaire dans certaines galls (par exemple fig. 50) est problématique. Cette prolifération est très irrégulière et semble dépendre plus de l'état initial du tissu conducteur et de son degré de destruction que d'une action spécifique du parasite. Pour la plante, la croissance radiale du cambium libéro-ligneux est une décorrélation puisqu'elle devrait se faire en direction tangentielle. D'autre part, la formation d'un tissu conducteur dense, à proximité immédiate de la larve, semble un système peu rentable pour la plante qui tente de maintenir ou de rétablir son système vasculaire, mais cependant parfois efficace lorsque l'organe infesté parvient à se maintenir en vie.

Le maintien d'une fraction du système conducteur, dont dépendent la survie de la tige infestée et les échanges entre la tige et la racine, relève du diamètre de la tige infestée et de son degré de vascularisation. Ainsi, la vascularisation importante de certaines tiges chez *E. virgata* ou *E. x pseudovirgata* explique-t-elle probablement un taux de survie plus important chez ces espèces. Chez *E. lucida*, la très grande majorité des tiges infestées ne dessèchent pas grâce à leur diamètre important qui permet la sauvegarde d'une partie du système vasculaire. D'autre part, le maintien d'une partie, même faible, du système conducteur permet à la tige de survivre lorsque la plante

pousse dans un habitat humide. Ce n'est pas le cas lorsque l'habitat est très sec.

En résumé, la formation du parenchyme cécidien, due à l'action du cécidizoïde, compense l'insuffisance nutritionnelle des tissus normaux de la plante. Le dédoublement partiel du cambium vasculaire à proximité de la galle dans certaines tiges, la prolifération localisée de tissu vasculaire et éventuellement la formation, très régulière, des nodules vasculaires dans le parenchyme cécidien représentent une tentative désorganisée et souvent inefficace de la plante pour rétablir son système vasculaire. Dans certains cas toutefois la plante réussit à maintenir partiellement son système vasculaire et à éviter le dépérissement de la tige infestée. La formation du cal et du parenchyme cécidien ainsi que le développement d'un tissu vasculaire parfois important représentent probablement une dépense d'énergie importante pour la plante.

3. ELONGATION, FLORAISON ET MORTALITE DES TIGES INFESTEES

3.1. Evolution de l'élongation des tiges

Les tailles moyennes des pousses de *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias* (mesurées du niveau du sol au point d'élongation) pendant la période de développement larvaire sont représentées dans les figures 54 et 55. La taille moyenne des pousses de *E. x pseudovirgata* en pots au moment de la ponte est de 9 cm environ et celle des plantes du jardin est de 16 cm. La taille des tiges caulinaires en été est de 27 cm en moyenne pour les plantes en pots et de 45 cm pour les plantes poussant dans les couches.

La taille moyenne des pousses de *E. cyparissias* est de 3 à 4 cm au moment de la ponte. A la même période, les plantes dans le jardin ont une taille de 7 cm environ. A la fin de leur croissance, les tiges caulinaires ont une longueur de 12 cm pour les plantes en pots et de 20 cm pour les plantes poussant dans le jardin.

Chez *E. x pseudovirgata* l'élongation des pousses saines des plantes en pots se termine au mois de juin alors que celle des pousses attaquées est arrêtée au mois d'avril, immédiatement après l'infestation (fig. 54).

Chez *E. cyparissias*, l'élongation des pousses attaquées est aussi arrêtée immédiatement après l'infestation dans la plupart des cas observés (fig. 55). La croissance des pousses de plantes en pots est un peu plus tardive que celle des plantes poussant dans le sol. La croissance de *E. cyparissias* se termine vers la mi-mai.

Chez les plantes en sol du jardin les premiers fruits matures de *E. cyparissias* apparaissent à la fin du mois de mai. La fructification chez *E. x pseudovirgata* est retardée d'environ trois semaines.

3.2. Taille, floraison et mortalité des tiges

3.2.1. Infestation en laboratoire

Les résultats sont présentés dans les tableaux 24-26. L'interruption de l'élongation ainsi que la

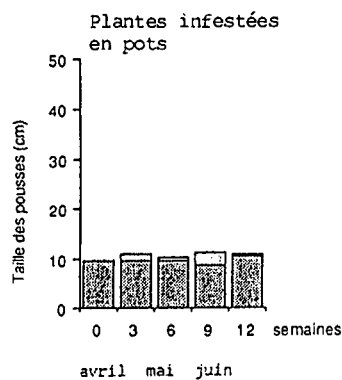
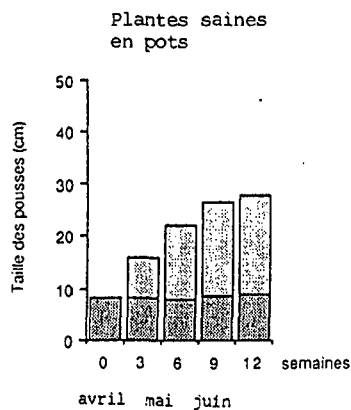
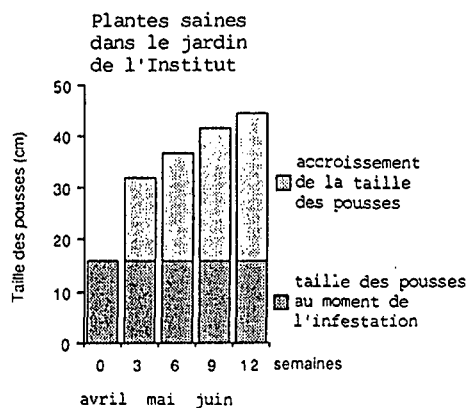


Fig. 54: Taille moyenne (cm) des pousses saines et infestées de *E. x pseudovirgata* pendant la période de développement larvaire de *Pegomya* sp.

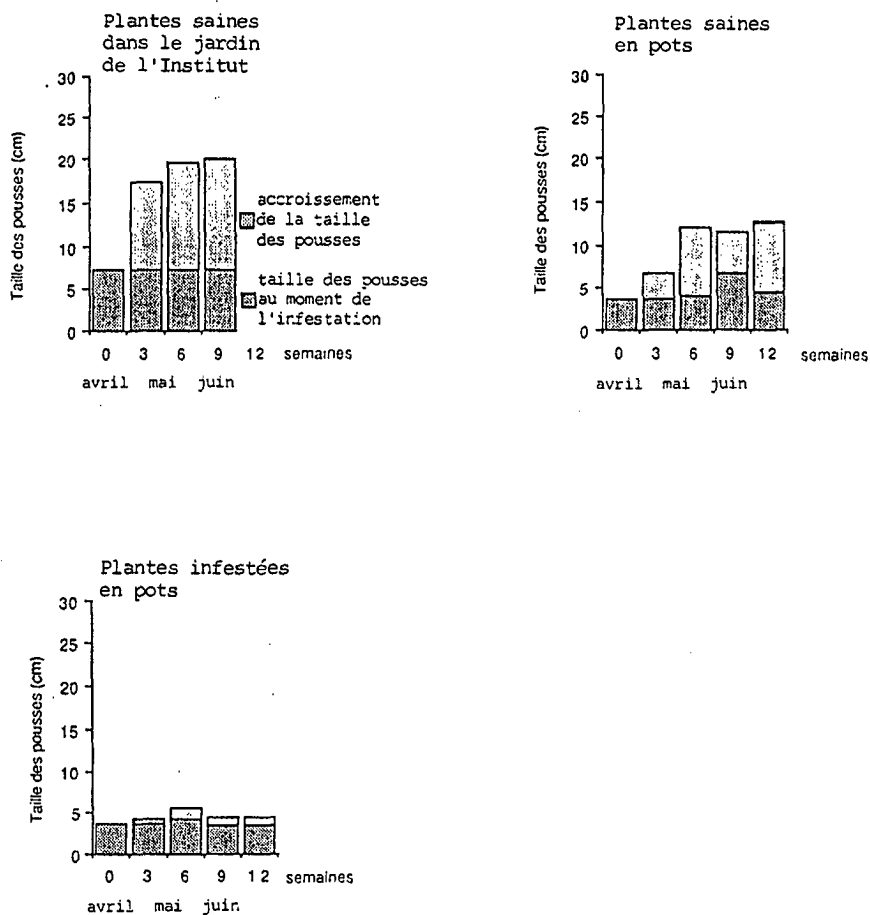


Fig. 55: Taille moyenne (cm) des pousses saines et infestées de *E. cyparissias* pendant la période de développement larvaire de *P. euphorbiae*.

mortalité des pousses de *Euphorbia* spp. augmentent significativement ($P < 0.001$) sous l'action des différentes espèces de *Pegomya*. L'impact des larves sur la floraison est également très important.

Le nombre de pousses sans élancement (ou sans floraison) ajouté à celui des pousses mortes (également sans élancement ni floraison) est toujours largement supérieure au nombre de pousses contenant une larve mature ou une pupa. Ce résultat confirme que l'arrêt de l'élancement et l'empêchement de la floraison sont dus à l'action des larves néonates sur le méristème apical de la tige infestée et sont indépendants du développement larvaire ultérieur. L'ensemble des résultats est par ailleurs identique si on analyse l'effet de *Pegomya* sur l'élancement et la floraison des pousses infestées, quand la larve ne s'est pas développée complètement.

L'impact des trois espèces de *Pegomya* sur la mortalité des pousses de *E. x pseudovirgata* et leur croissance est toujours significatif bien que le taux de survie larvaire soit très différent (tab. 24). Il n'y a donc pas, en laboratoire, de relation directe entre la mortalité des pousses infestées et l'achèvement du développement larvaire bien que, parfois, le nombre de pousses contenant une larve mature ou une pupa soit proche du nombre de pousses mortes. Dans tous les cas que nous avons examinés, près de la moitié ou plus des pousses mortes ne contenaient ni larves matures vivantes ni pupes mais étaient en revanche pour la plupart entièrement minées. Ce résultat indique que de nombreuses pousses n'étaient pas assez robustes ou assez grandes pour supporter le développement larvaire jusqu'à son terme et sont mortes prématurément. D'autre part, environ 60% des pousses de *E. cyprisias* et de *E. virgata* ainsi que 40% de celles de *E. x pseudovirgata*, infestées et classées comme vivantes bien que plus petites, sans fleurs et visiblement malades, contenaient une larve mature ou une pupa.

3.2.2. Dans la nature

Au mois de juin, dans toutes les stations, 80% au moins des pousses de *E. cyprisias* infestées par *P. euphorbiae* sont mortes et très souvent il ne reste de la pousse que la partie souterraine formée de la galle. Le nombre de pousses attaquées formant une inflorescence est extrêmement rare. La taille des pousses saines de *E. cyprisias* varie entre 8 et 15 cm, celle des rares tiges infestées survivantes à peine quelques cm.

Dès le mois de juin, entre 50 et 60% des pousses de *E. virgata* infestées par *Pegomya* sp.

Tableau 24: Effet de *Pegomya* sp. , *P. euphorbiae* et *P. lucidae* sur la mortalité, l'élongation et la floraison des pousses de *E. x pseudovirgata* en pots.

nombre total de pousses	pousses mortes %	pousses vivantes			pousses contenant une larve mature/puparium %	
		total %	pousses sans élongation %	pousses sans floraison %		
Pousses témoins	182	7.7 (14)	92.3 (168)	8.9 (15)	74.4 (125) a	-
Pousses infestées par <i>Pegomya</i> sp.	88	37.5 (33)	62.5 (55)	87.3 (48)	98.2 (54)	47.7 (42)
Pousses infestées par <i>P. euphorbiae</i>	68	27.9 (19)	72.1 (49)	69.4 (34)	79.6 (39) a	30.9 (21)
Pousses infestées par <i>P. lucidae</i>	55	30.9 (17)	69.1 (38)	79.0 (30)	100.0 (38)	9.1 (5)

Les nombres effectifs sont donnés entre parenthèses.

Les larves de *Pegomya* spp. ont un effet significatif sur la mortalité et l'élongation des pousses de *E. x pseudovirgata* ($P < 0.001$, test du chi-carré).

Les chiffres suivis de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différents ($P > 0.05$).

Tableau 25: Effet de *P. euphorbiae* sur la mortalité, l'élongation et la floraison des pousses de *E. cyparissias* en pots.

nombre total de pousses	pousses mortes %	pousses vivantes				pousses contenant une larve mature/puparium %
		total %	pousses sans élongation %	pousses sans floraison %		
Pousses témoins	98	15.3 (15)	84.7 (83)	18.1 (15)	28.9 (24)	
Pousses infestées par <i>P. euphorbiae</i>	180	37.8 (68)	62.2 (112)	75.9 (85)	68.8 (77)	62.8 (113)

Les nombres effectifs sont donnés entre parenthèses.
P. euphorbiae a un effet significatif sur la mortalité, l'élongation et la floraison des pousses de *E. cyparissias*
($P < 0.001$, test du chi-carré).

Tableau 26: Effet de *Pegomya* sp. sur la mortalité, l'élongation et la floraison des pousses de *E. virgata* en pots.

nombre total de pousses	pousses mortes %	pousses vivantes			pousses contenant une larve mature/puparium %
		total %	pousses sans élongation %	pousses sans floraison %	
Pousses témoins 30	16.7 (5) a	83.3 (25)	8.0 (2)	48.0 (12)	
Pousses infestées par <i>Pegomya</i> sp. 18	38.9 (7) a	61.1 (11)	90.1 (10)	100.0 (11)	55.6 (10)

Les nombres effectifs sont donnés entre parenthèses.

Pegomya sp. a un effet significatif sur l'élongation ($P < 0.001$) et la floraison ($P = 0.019$) des pousses de *E. virgata* (test du chi-carré).

Les chiffres suivis de la même lettre minuscule dans les colonnes ne sont pas significativement différents ($P > 0.05$).

sont mortes ou presque entièrement détruites. Les pousses encore vivantes sont généralement plus petites que les pousses saines et les inflorescences sont rares. La majorité des pousses encore vivantes sont minées en partie seulement et ne renferment ni puparium ni larve vivante. Dans les conditions naturelles et en raison de la vigueur de la plante, l'action prolongée de la larve s'avère donc nécessaire pour provoquer la mort de la tige infestée. La taille des tiges saines de *E. virgata*, de la surface du sol au point d'élongation, varie entre 30 et 60 cm. La taille des restes de tiges infestées est de 10 à 20 cm, ce qui représente vraisemblablement la grandeur des pousses au moment de la ponte.

Les observations effectuées en 1986 dans quatre localités hongroises sur l'effet de *P. lucidae* sur les pousses de *E. lucida* sont résumées dans le tableau 27. Entre 13 et 40 % des tiges classées comme pousses malades et sans inflorescence sont infestées par *P. lucidae*. *P. lucidae* contribue par conséquent à l'état de dépérissement des tiges de *E. lucida* mais n'en n'est pas l'unique responsable. D'autres herbivores spécialistes vivent aux dépens de cette espèce. La larve de *Oberea erythrocephala* (Col.; Cerambycidae) se développe dans la tige et celle de *Chamaesphacia hungarica* (Lep.; Sesiidae) dans la racine. Les bourgeons en développement sont également attaqués par *Lobesia euphorbiana* (Lep., Tortricidae) ou *Dasyneura* sp. (Dipt.; Cecidomyiidae). 13 à 14 % des tiges infestées ne souffrent pas de l'action des larves et se développent normalement. Il est possible que les femelles préfèrent pondre sur les petites pousses et que les conséquences de l'infestation soient plus importantes sur ces dernières.

La taille des tiges saines atteint généralement 1 m, alors que celle des tiges fortement infestées est d'environ 50 à 60 cm, taille probable des pousses au moment de la ponte.

L'effet de *P. argyrocephala* sur *E. amygdaloides* est similaire à celui observé par *P. euphorbiae* et *P. curticornis* sur *E. virgata*. Par contre, l'infestation de *P. hybernae* n'a aucun effet visible sur la morphologie des tiges de *E. hyberna*.

3.3. Discussion

Chez *E. cyparissias*, *E. virgata* et *E. x pseudovirgata* l'infestation et l'action des larves sur le méristème apical entraîne l'arrêt immédiat de la croissance des tiges et prévient généralement la floraison. L'impact des larves sur l'élongation et la floraison de *E. lucida* apparaît moins significatif et dépend probablement en partie de l'intensité de la ponte et du nombre de larves se développant

dans la tige.

Le dépérissement des pousses est causé par l'action prolongée des larves, en particulier lorsque celles-ci atteignent la base de la tige et s'attaquent à son système vasculaire. L'achèvement du développement larval dépend d'une bonne synchronisation entre l'éclosion des adultes et la phénologie de la plante. Les pousses trop petites ou trop fragiles (cas fréquent chez les plantes en pots) meurent prématurément, lorsque la larve est dans sa phase mineuse ou au moment de l'induction de la galle. A l'inverse, il est possible qu'une tige trop grande au moment de la ponte ne permette pas à la larve d'atteindre le lieu de formation de la galle et de la nymphose dans le délai normal de 3 à 5 semaines.

Tableau 27: Pourcentage d'infestation des pousses de *E. lucida* par *P. lucidae*
et nombre moyen de larves/pupes par tige infestée.

Localité	Petites pousses malades, sans fleurs		Grandes pousses saines, en fleurs	
	% d'infestation	nombre de larves/ pupes par tige	% d'infestation	nombre de larves/ pupes par tige
A)	32.4	2.8 (222)	13.3	2.5 (30)
B)	27.8	2.1 (90)	—	—
C)	40.0	2.8 (80)	14.0	2.1 (30)
D)	13.3	4.3 (30)	—	—

Le nombre total de pousses disséquées est donné entre parenthèses.

La taille de la majorité des pousses de *E. cyparissias* et de *E. virgata* au moment de l'infestation dans la nature correspond à peu près à la taille des tiges de *E. cyparissias* et de *E. x pseudovirgata* poussant dans le jardin de l'Institut. La taille et la robustesse de la tige ont un effet positif sur la survie de la tige, comme nous l'observons chez *E. lucida* et plus rarement chez *E. virgata*. L'effet de l'infestation sur la santé de la tige est aussi fonction de l'environnement. Les

conditions hydriques du sol influencent considérablement l'action de la larve sur la tige attaquée. Par exemple, les pousses petites et fragiles des plantes en pots de *E. cyparissias* régulièrement arrosées (Infestation en laboratoire) résistent mieux que les tiges robustes de plantes poussant dans les habitats sableux et très secs de Hongrie. Le milieu humide dans lequel pousse *E. lucida* favorise également la résistance de cette plante à l'attaque de *Pegomya*.

4. PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE ET REACTIONS DE COMPENSATION

4.1. Introduction

Les végétaux répondent à l'action des herbivores par des mécanismes compensatoires destinés à remplacer partiellement ou complètement les tissus perdus. Des phénomènes de surcompensation apparaissent parfois, conduisant à une productivité plus grande chez le végétal parasité que chez le végétal sain (McNaughton, 1983; Solomon, 1983; Pedigo & al., 1986; Paige & Whilham, 1987).

Les travaux sur les phénomènes compensatoires, entrepris surtout sur des végétaux ayant subi une défoliation partielle ou totale, qu'elle soit naturelle ou artificielle, montrent que l'impact de la défoliation et la réaction de la plante sont très variables et que le changement dans la productivité de la plante n'est pas proportionnel à la quantité des tissus broutés ou endommagés par le phytophage (Jameson, 1963; McNaughton, 1983; Verkaar, 1988). Alors que la défoliation influence la production des parties aériennes de la plante d'une manière très variable, elle occasionne en général une réduction de la biomasse souterraine (Jameson, 1963). L'impact de la défoliation sur les substances rachinaires de réserve est lié au moment où la défoliation intervient (Harris, 1986).

Les mécanismes qui conduisent aux réactions de compensation sont complexes et interdépendants. Au niveau individuel, la plante réagit à la destruction ou à la perte de matière végétale en réduisant le taux de mortalité de certains organes, en augmentant le taux de la photosynthèse nette par unité de surface, en modifiant la distribution des produits de la photosynthèse dans ses organes intacts ou en formant de nouveaux tissus et organes à l'aide de ses sucres et protéines de réserves (Crawley, 1983).

Mc Naughton (1983) divise les mécanismes compensatoires en mécanismes intrinsèques et extrinsèques. Les mécanismes extrinsèques impliquent des changements dans l'environnement, comme l'augmentation de l'intensité lumineuse des feuilles restantes lors d'une défoliation partielle ou l'augmentation de l'approvisionnement en éléments nutritifs des tissus restants. Les mécanismes intrinsèques impliquent des changements dans la physiologie et le développement comme la régénération des feuilles restantes ou la redistribution des produits de la photosynthèse.

Nous avons montré dans le chapitre précédent que l'élongation des pousses infestées est

arrêtée. La plante fait donc l'économie de l'investissement énergétique mis dans la production de nouveaux tissus. Mais en même temps la surface foliaire, et donc la capacité photosynthétique, sont fortement réduits.

Les sucres, produits de l'assimilation chlorophyllienne, sont utilisés principalement pour la construction du matériel végétal et sont stockés comme substances de réserve (Monney, 1972).

Les sucres de réserve sont eux-mêmes utilisés dans la respiration et la croissance des nouvelles pousses au printemps (May, 1960; Jameson, 1963; Otzen & Koridon, 1970). Ils jouent également un rôle important dans la repousse qui suit généralement une défoliation (May & Davidson, 1958; Davidson & Milthorpe, 1966; Mooney, 1972; Sheard, 1973). Le taux de sucre des racines est également une donnée écologique indicatrice de la capacité de résistance au froid de la plante; les taux élevés d'hydrates de carbone solubles sont caractéristiques des plantes résistant au froid (Russel 1948; Mooney 1972).

L'effet global de la défoliation d'une plante herbacée vivace se mesure généralement en termes d'hydrates de carbone de réserve des racines et de production de la biomasse souterraine (Jameson, 1963; Rausher & Feeny, 1980).

L'azote est bien entendu un élément essentiel dans la croissance de tous les organismes, par le rôle essentiel qu'il joue dans le métabolisme, la structure cellulaire ou le code génétique. Le contenu en azote de la plante subit des changements très importants durant son développement saisonnier et ontogénétique et peut être un facteur limitant de la croissance des insectes (McNeill & Southwood, 1978; Mattson, 1980). Les plus hautes concentrations (3 à 7% du poids sec) se trouvant dans les tissus jeunes et se développant activement. Dès que la croissance commence de ralentir, le taux d'azote diminue très fortement (Mattson, 1980). L'azote est aussi contenu dans un certain nombre de phytosubstances présentes en petites quantités (substances de défenses qualitatives) et toxiques pour les insectes, tels les alcaloïdes ou glycosides cyanogéniques (Levin, 1976; Rhoades & Cates, 1976). Le taux de ces substances secondaires azotées diminue généralement avec l'âge des tissus (Rhoades & Cates, 1976). Le carbone est également présent dans certaines substances végétales de défense quantitatives peu digestibles, comme les tanins ou les résines. Les sucres et les substances secondaires à base de carbone (par exemple les tanins) augmentent généralement avec l'âge des tissus (Friedrich & Huffaker, 1980; Strong & al., 1984).

Un autre facteur interne affectant l'activité photosynthétique est le contenu en chlorophylle. Bien que la teneur en chlorophylle, en général excédentaire, ne soit pas en relation linéaire avec l'activité photosynthétique (Sestak, 1966), les changements dans le taux de chlorophylle sont

révélateurs de changements intervenant dans le métabolisme de synthèse de constituants chimiques fondamentaux.

Le développement du bourgeon terminal des plantes herbacées inhibe la croissance des bourgeons axillaires et celles des bourgeons racinaires. La destruction du bourgeon terminal et la disparition de la dominance apicale entraîne la levée de l'inhibition. Une compétition interne pour l'eau et la nourriture est impliquée dans le mécanisme d'inhibition des bourgeons axillaires et racinaires. (McIntyre, 1972; 1979).

Les études de physiologie et des phénomènes compensatoires se sont heurtées à un manque critique de matériel à analyser dû à la croissance insuffisante des plantes en pots. La croissance des racinelles a été très faible, en particulier en début de saison. D'autre part, il s'est avéré que les parties racinaires anciennes et nouvelles n'étaient pas aisément séparables et les parties mortes difficiles à distinguer. Ces éléments nous ont empêché d'effectuer des mesures sur l'évolution du poids sec de la production souterraine. Alors que les mesures de poids sec et l'analyse des divers constituants chimiques avaient été prévues avec des lots significatifs de 5 plantes, la quantité de matériel sec à disposition pour l'analyse s'est révélée nettement insuffisante. La priorité a donc été donnée à l'analyse du carbone, élément le plus indicatif de la capacité de réserve de la plante. A l'hétérogénéité naturelle des plantes s'est ajoutée l'hétérogénéité de l'infestation faite en conditions naturelles, toutes les pousses de chaque plante soumises à l'infestation n'ayant pas toujours été infestées.

4.2. Méthodes

4.2.1. Echantillonnage

Le prélèvement des échantillons pour la détermination de la phytomasse aérienne et l'analyse des sucres et de l'azote est effectuée toutes les trois semaines durant le printemps 1986. Cinq prélèvements sont effectués; le premier à la mi-avril, durant la période de ponte, et le dernier au début du mois de juillet, c'est-à-dire au moment de la nymphose. Le prélèvement des échantillons nécessaires à l'analyse des chlorophylles a et b est effectué à trois reprises, à savoir, au moment de la ponte, au milieu du développement larvaire (fin mai) ainsi qu'au moment de la nymphose (seulement pour *E. x pseudovirgata*).

4.2.2. Evolution de la phytomasse aérienne

Les pousses sont séchées à 40 °C pendant 24 heures. Le poids sec des tiges principales, saines ou infestées, des nouvelles pousses et des pousses axillaires est mesuré sur 3 *E. x pseudovirgata* et 3 à 5 *E. cyparissias*. Le terme phytomasse est utilisé pour exprimer le matériel végétal vivant ou mort restant attaché à la planie.

4.2.3. Extraction et dosage des sucres solubles totaux

L'analyse des sucres racinaires de *E. x pseudovirgata* est effectuée sur 3 plantes saines et 3 plantes infestées lors de chaque période, celle de *E. cyparissias* souvent sur un nombre moins élevé d'échantillons. Le poids de matière sèche nécessaire à l'analyse nécessite parfois le prélèvement des racines de plusieurs plantes pour l'obtention d'un échantillon.

L'analyse des sucres foliaires de *E. cyparissias* et de *E. x pseudovirgata* est effectuée généralement sur deux échantillons provenant souvent de plusieurs tiges.

Les échantillons de feuilles et de racines sont séchés à 40°C pendant 24 h et conservés dans l'obscurité. Les échantillons sont à nouveau séchés brièvement avant l'analyse.

L'analyse des sucres solubles totaux se fait de la manière suivante: peser exactement une quantité de matière sèche voisine de 0.1 g. Broyer dans de l'eau distillée (env. 30 ml) à l'aide d'un pilon et d'un mortier. Transvaser dans un bécher de 250 ml et faire bouillir sur une plaque chauffante 15 min, en ajoutant un peu d'eau. Laisser reposer et refroidir. Récolter avec un entonnoir dans un ballon jaugé de 100 ml et compléter au trait de jauge. Laisser décanter le contenu du ballon au froid. (le matériel peut se conserver au froid pendant quelques jours). Le dosage est effectué sur le surnageant.

Le dosage se fait par colorimétrie avec la méthode au phénol. (Dubois & al., 1956): prendre 0.5 ml de la solution à analyser; ajouter 0.5 ml de phénol 2.5% aqueux; ajouter brusquement 2.5 ml d'acide sulfurique concentré; laisser refroidir pendant environ une demi-heure. La préparation reste stable environ 24 heures. Lire la densité optique à 485 nm contre un blanc d'eau distillée. La lecture se fait avec un spectrophotomètre Perkin-Elmer Lambda 5 UV/VIS.

Peu avant la lecture du matériel végétal, une lecture est faite avec une dilution de glucose de 0 à 50 ug/ml. La courbe étalon du glucose est utilisée pour calculer les concentrations des échantillons

(fig. 56). Les résultats sont donnés en mg de glucose par g de poids sec. Les échantillons qui sortent de la plage de lecture de la solution étalon sont dilués dans de l'eau distillée.

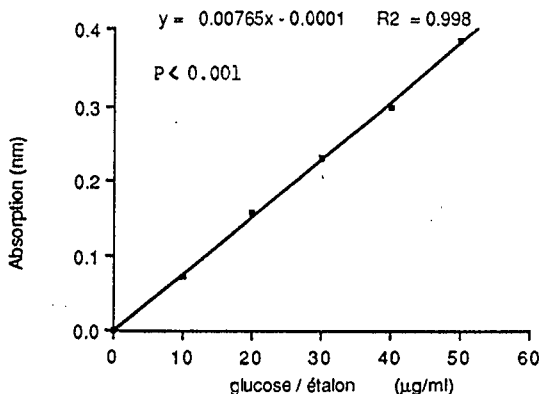


Fig. 56: Courbe étalon de glucose utilisée pour le calcul des concentrations en sucres solubles totaux des feuilles caulinaires et des racicelles.

4.2.4. Extraction et dosage des chlorophylles a et b

L'analyse des feuilles caulinaires est effectuée sur 3 échantillons, l'obtention d'un échantillon nécessitant fréquemment le prélèvement des feuilles de plusieurs tiges d'une même plante.

La procédure suivie est celle de Kreeb (1977). Un échantillon de 0.5 à 1 g de feuilles caulinaires est prélevé et le poids frais est déterminé exactement. Ce matériel est broyé dans un mortier refroidi (bain-marie de glace) avec une petite quantité d'acétone. L'extract acétonique est récolté dans un cylindre gradué de 100 ml. L'opération est répétée plusieurs fois jusqu'à ce que le matériel soit blanc. La totalité des extraits ne dépasse pas 80 ml. Ajouter ensuite 20 ml d'eau et compléter avec de l'acétone à 100 ml. L'extract acétonique est alors à 80%. La préparation est filtrée (filtres Schleicher & Schüll LS 14). L'extract acétonique est conservé à 4°C, à l'abri de la lumière. La lecture de la densité

optique est effectuée au spectrophotomètre dans les 24 heures. Les valeurs de la D.O. sont lues contre un blanc d'acétone à 663 nm (absorption maximale de la chlorophylle a) et à 645 nm (absorption maximale de la chlorophylle b).

Les concentrations dans le solvant d'extraction des chlorophylles a et b sont obtenues en mg/ml à l'aide des formules suivantes:

$$C \text{ chla (mg/ml)} = 0.01272 \times A_{663} - 0.0026 \times A_{645}$$

$$C \text{ chlb (mg/ml)} = 0.1079 \times A_{663} - 8.8501 \times C \text{ chla}$$

La concentration des chlorophylles totales (a + b) peut être obtenue au moyen d'une seule lecture à 652 nm, avec la formule suivante:

$$C \text{ chla+b (mg/ml)} = \frac{A_{652}}{36}$$

Les valeurs des chlorophylles a, b et a+b sont exprimées par rapport au poids frais en mg/g poids frais.

4.2.5. Extraction et dosage de l'azote total

Le dosage de l'azote total radicellaire de *E. x pseudovirgata* est effectué sur trois plantes saines et trois plantes infestées lors de chaque période, celui de *E. cyparissias* sur un nombre très limité de d'échantillons. Pour chaque période, l'analyse de l'azote foliaire des deux espèces se fait sur un seul échantillon composite.

Le dosage de l'azote total se fait selon la méthode Kjeldahl. Pendant la minéralisation de la matière organique, les radicaux azotés des molécules organiques sont transformés en ions NH_4^+ par macération dans l'acide sulfurique, à haute température et en présence d'un catalyseur.

Le matériel végétal est broyé à sec puis passé à l'étuve à 65 °C pendant deux heures et refroidi en dessiccateur pendant une demi-heure. Un échantillon de 0.5 g, pesé exactement, est introduit dans le matras Kjeldahl et humidifié légèrement. Ajouter ensuite une pastille de catalyseur Kjeldahl, 6 ml de H_2SO_4 concentré et 6 ml de H_2O_2 30%, puis coiffer le matras d'un petit entonnoir et porter lentement à ébullition. La minéralisation dure de 12 à 24 heures. Agiter régulièrement. Après refroidissement, filtrer le liquide dans un ballon jaugé de 100 ml et compléter avec de l'eau distillée. Conserver au réfrigérateur.

La distillation en milieu basique et le piégeage de l'ammonium dans une solution d'acide borique

saturé se fait dans une unité de distillation Büchi. L'acide borique neutralisé est titré par HCl 0.01N, en présence de l'indicateur de Tashiro. L'azote total est donné par

$$N_{\text{tot}} (\%) = \frac{V \times 0.14 \times 2}{P} \times 100$$

V = volume HCl 0.01N, en ml

P = poids de l'échantillon, en mg

4.3. Résultats

4.3.1. Evolution de la phytomasse aérienne

Les résultats sont donnés en valeur absolue du poids sec moyen par plante et, pour chaque catégorie définie (pousses saines, pousses infestées, nouvelles pousses), en pour cent du poids sec moyen. La taille moyenne des tiges par plante et les tailles relatives des différentes catégories de tiges sont également données.

Cas de *E. x pseudovirgata*

La croissance des plantes saines se termine au début du mois de juin. Le gain en poids sec se produit surtout pendant la troisième période (fig. 57), alors que l'élongation des tiges est plus régulière (fig. 61). De nouvelles pousses apparaissent sporadiquement au cours de la croissance. La fragilité de ces nouvelles pousses est attestée par une taille relative (environ 14%) (fig. 62) plus importante que le poids sec relatif (2 à 6%) (fig. 58).

Les tiges infestées au mois d'avril ne s'allongent plus et leur poids sec, dès la troisième période, est 2 à 3 fois plus faible que celui des tiges saines (fig. 59). De nouvelles pousses apparaissent chez les plantes infestées dont le poids sec relatif (fig. 60) est important (36 à 42%) dans les deux dernières périodes. La taille relative de ces nouvelles pousses dans la dernière période (72%, fig. 64), beaucoup plus importante que leur poids sec relatif (36%), atteste également une croissance rapide. Le poids sec des nouvelles pousses des plantes infestées est très largement supérieur à celui des nouvelles pousses des plantes saines (quatrième et cinquième périodes, figs 58 et 60). Il

E. x pseudovirgata, plantes saines

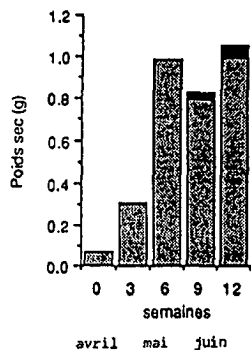


Fig.57: Evolution de la phytomasse aérienne des plantes saines pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

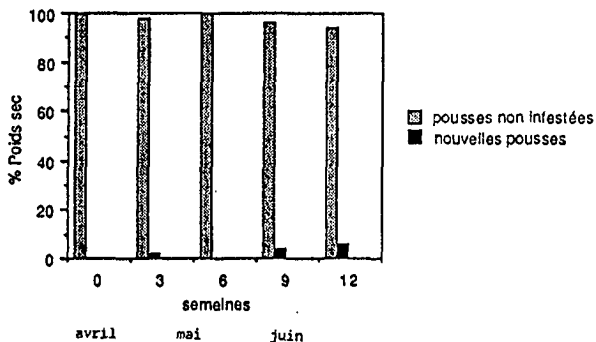


Fig. 58: Poids sec relatif des pousses non infestées et des nouvelles pousses pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

E.x pseudovirgata, plantes infestées

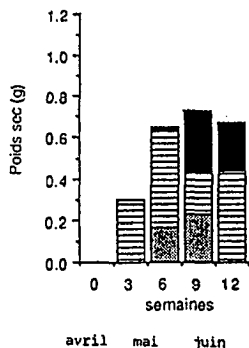


Fig.59: Evolution de la phytomasse aérienne des plantes infestées pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

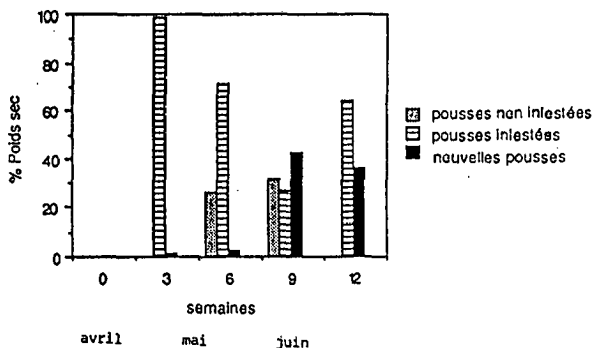


Fig. 60: Poids sec relatif des pousses infestées et des nouvelles pousses pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

E. x pseudovirgata, plantes saines

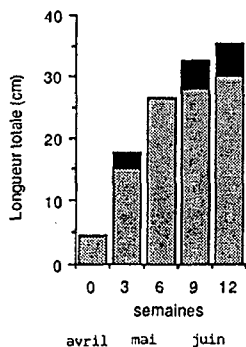


Fig. 61: Evolution de la taille des pousses des plantes saines pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

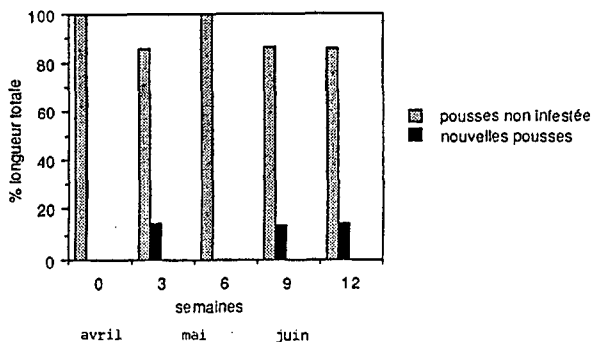


Fig. 62: Taille relative des pousses non infestées et des nouvelles pousses pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

E. x pseudovirgata, plantes infestées

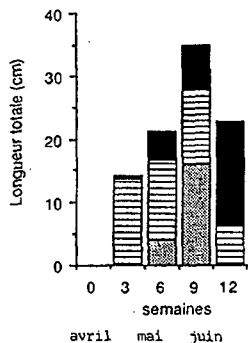


Fig. 63: Evolution de la taille des pousses des plantes infestées pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

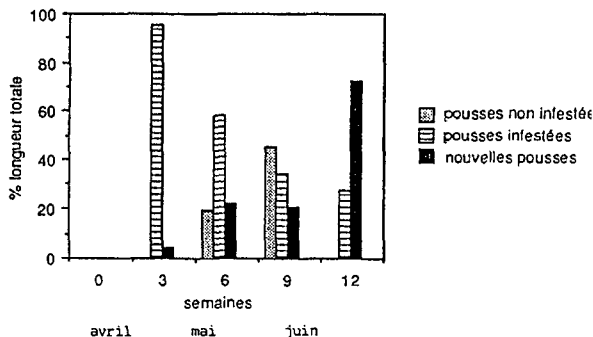


Fig. 64: Taille relative des pousses infestées et des nouvelles pousses pendant la période de développement larvaire de Pegomya sp.

faut noter également dans les lots de plantes infestées des troisième et quatrième périodes la présence de pousses non infestées, qui contribuent d'une manière importante (26 à 31%) au poids sec total. La présence de pousses non infestées n'empêche pas la croissance de nouvelles pousses.

Le poids sec total de la phytomasse aérienne des plantes infestées est constant au cours des trois dernières périodes, malgré la présence de pousses non attaquées et la croissance de nouvelles pousses, et environ 30 % inférieur à celui des plantes saines pour l'ensemble des trois dernières périodes (figs 57 et 59).

Si on considère les lots de plantes saines et attaquées des deux dernières périodes, le nombre total de pousses des plantes infestées (tiges non infestées et nouvelles pousses) est de 37 % inférieur à celui des plantes saines, en admettant que toutes les tiges infestées meurent.

Cas de *E. cyparissias*

L'élongation des tiges de plantes saines est régulière et se termine au mois de mai (fig. 69), alors que le gain en poids sec se produit surtout pendant la troisième période (fig. 65). Il n'y a pas de croissance de nouvelles pousses, mais, dès la troisième période, apparition de pousses axillaires dont la contribution au poids sec total n'est pas négligeable (11 à 28%) (fig. 66). Le poids sec des plantes de la dernière période est faible en raison de la sénescence et de la chute de nombreuses feuilles caulinaires.

Les tiges infestées ne s'allongent plus (fig. 71) et leur poids sec, dès la troisième période, est 2 à 3 fois plus faible que celui des tiges saines (figs. 65 et 67). Il n'y a pas de croissance de nouvelles pousses, à l'exception d'une faible réaction de croissance dans le lot de plantes de la troisième période. Les pousses axillaires apparaissent durant les deux dernières périodes dans une proportion similaire aux plantes témoins (18 à 25% du poids sec total, fig. 68).

Le poids sec total de la phytomasse aérienne des plantes infestées est environ 2 à 3 fois plus faible que le poids sec total des plantes saines (figs 65 et 67).

Comme il n'y a pas de repousse compensatoire à partir des bourgeons racinaires, le nombre de pousses des plantes attaquées diminue théoriquement de 100 %, si toutes les pousses sont infestées et meurent.

Dans la nature

En Hongrie, dans les stations à *E. cyparissias* et *E. virgata*, nous n'avons pas observé d'une

E. cyparissias, plantes saines

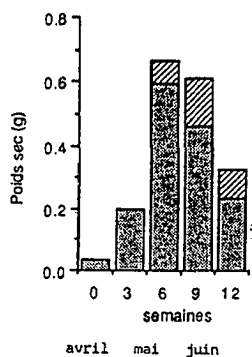


Fig. 65: Evolution de la phytomasse aérienne des plantes saines pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

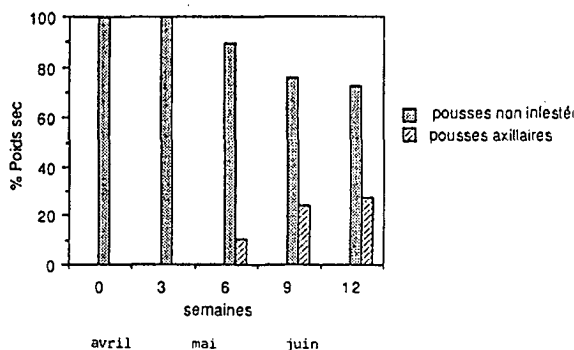


Fig. 66: Poids sec relatif des pousses non infestées et des pousses axillaires pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

E. cyparissias, plantes infestées

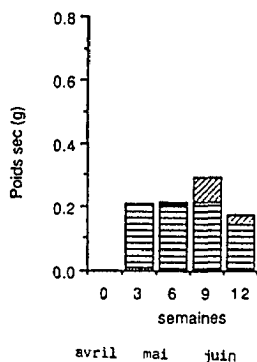


Fig. 67: Evolution de la phytomasse aérienne des plantes infestées pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

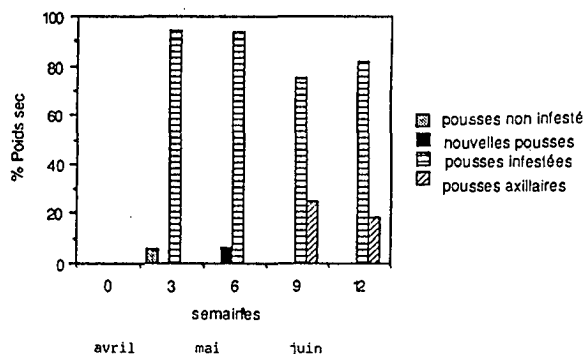


Fig. 68: Poids sec relatif des pousses infestées et des pousses axillaires pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

E. cyparissias, plantes saines

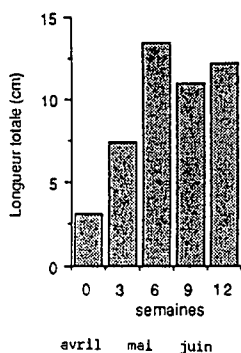


Fig. 69: Evolution de la taille des pousses des plantes saines pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

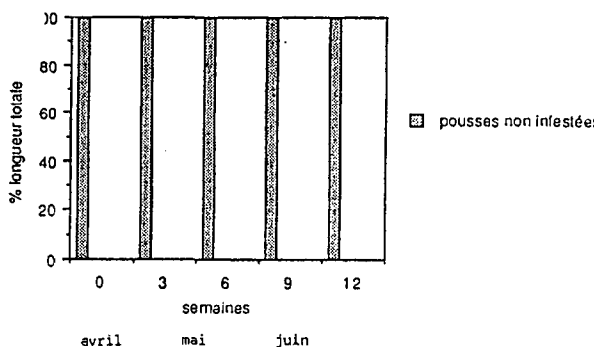


Fig. 70: Taille relative des pousses non infestées pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

E. cyparissias, plantes infestées

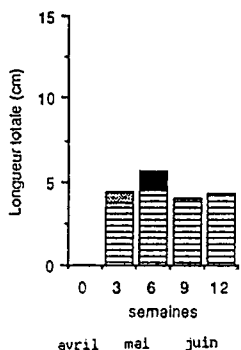


Fig. 71: Evolution de la taille des pousses des plantes infestées pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

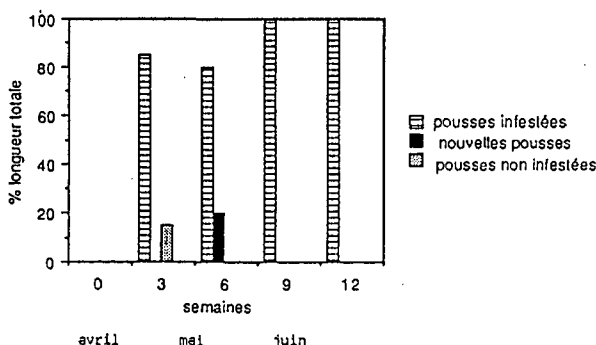


Fig. 72: Taille relative des pousses infestées et des nouvelles pousses pendant la période de développement larvaire de P. euphorbiae.

manière significative la croissance de nouvelles pousses à partir des bourgeons racinaires. En revanche, la croissance de pousses axillaires dans la partie supérieure des tiges infestées encore vivantes ainsi que des tiges saines est très fréquente chez les deux espèces.

4.3.2. Concentration des sucres solubles totaux des racelles

Cas de *E. x pseudovirgata*

La concentration moyenne des sucres solubles totaux des racelles de plantes saines chute de 35% au début de la croissance des nouvelles tiges (fig. 73). Ensuite, dès le mois de mai, le bilan énergétique tend à redevenir légèrement positif, puis il se stabilise quand la croissance des pousses est terminée.

La concentration des sucres racellaires des plantes infestées est identique à celle des plantes saines, trois semaines après l'infestation (fig. 73). La concentration des sucres chute encore très modérément pendant quelques semaines puis remonte légèrement en fin de période où elle devient similaire à celle des plantes saines. La variabilité des concentrations des sucres solubles totaux est parfois extrêmement grande chez les plantes infestées. Elle est également assez importante chez les plantes saines en fin de croissance.

Cas de *E. cyparissias*

La concentration moyenne des sucres solubles totaux des racelles de plantes saines diminue jusqu'à la fin du mois de mai puis elle se stabilise quand la croissance des tiges est terminée (fig. 74).

La concentration des sucres racellaires des plantes infestées est considérablement plus faible que celle des plantes saines jusqu'aux troisième et sixième semaines qui suivent l'infestation (-45% et -62 % respectivement, fig. 74). Elle varie ensuite énormément. Elle peut être très faible ou atteindre le niveau de celle des plantes saines.

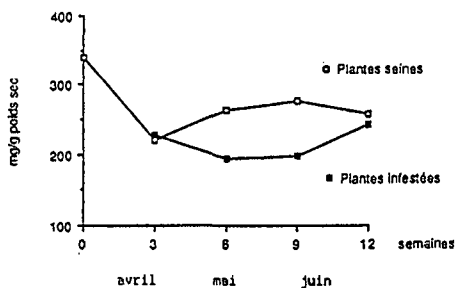


Fig. 73: Concentration des sucres solubles totaux des radicelles de *E. x pseudovirgata* pendant la période de développement larvaire de *Pegomya* sp.

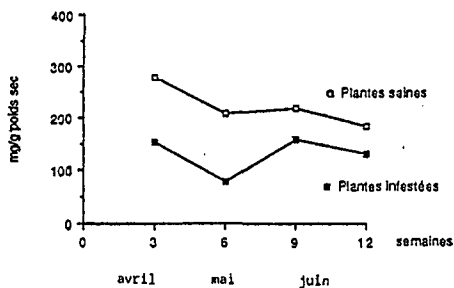


Fig. 74: Concentration des sucres solubles totaux des radicelles de *E. cyparissias* pendant la période de développement larvaire de *P. euphorbiae*.

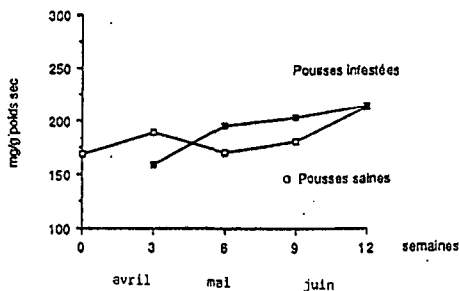


Fig. 75: Concentration des sucres solubles totaux des feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata* pendant la période de développement larvaire de *Pegomya* sp.

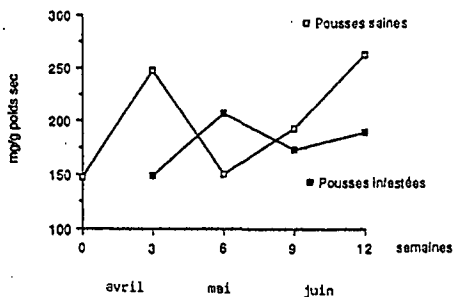


Fig. 76: Concentration des sucres solubles totaux des feuilles caulinaires de *E. cyparissias* pendant la période de développement larvaire de *P. euphorbiae*.

4.3.3. Concentration des sucres solubles totaux des feuilles caulinaires

Cas de *E. x pseudovirgata*

Les variations des concentrations de sucres sont peu marquées. Les tiges matures ont apparemment un contenu en sucres plus élevé que les tiges en développement (fig. 75). La concentration des sucres foliaires de tiges infestées est caractérisée par une très grande variabilité. Elle semble plus basse que celle des feuilles de tiges saines dans les premières semaines suivant l'infestation.

Cas de *E. cyparissias*

La concentration des sucres foliaires de tiges saines subit des variations très prononcées pendant les périodes observées mais semble également augmenter avec le vieillissement de l'ensemble des feuilles (fig. 76). La concentration des sucres foliaires de tiges infestées est plus faible au début de l'infestation.

4.3.4. Concentration en chlorophylle a et b

Cas de *E. x pseudovirgata*

La concentration en chlorophylle a des feuilles caulinaires de plantes saines a augmenté de 42 % dans les tiges où l'élongation est presque terminée (période intermédiaire, fig. 77). La baisse de la teneur en chlorophylle a est ensuite sensible pendant le vieillissement de l'ensemble des feuilles (- 47 %). La teneur en chlorophylle b est relativement stable pendant l'ensemble de la période observée (fig. 77).

La concentration en chlorophylle a des feuilles de tiges infestées est plus faible (-29 %) que celle des feuilles de pousses saines à la période intermédiaire. La concentration en chlorophylle a diminue ensuite lentement pour atteindre celle des feuilles de tiges saines à maturité. La teneur en chlorophylle b est également inférieure à celle des feuilles de tiges saines pendant la période intermédiaire (- 31%) mais elle augmente chez les feuilles de tiges infestées âgées (fig. 77).

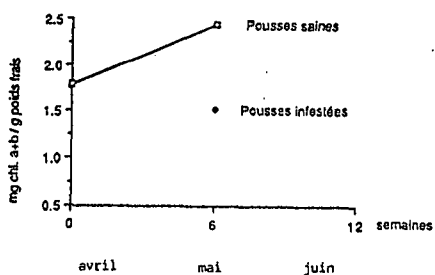
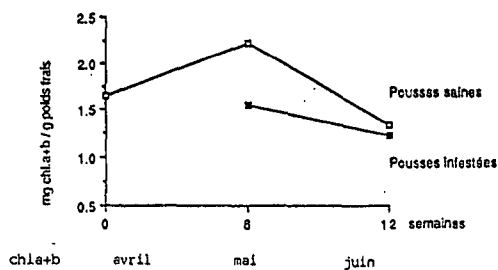
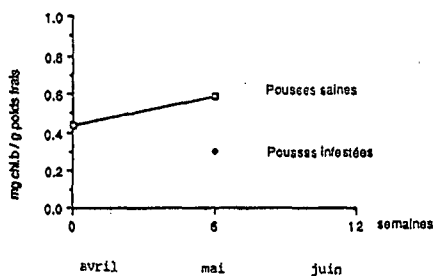
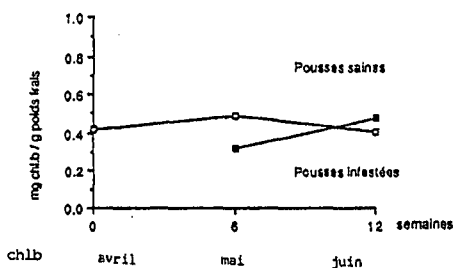
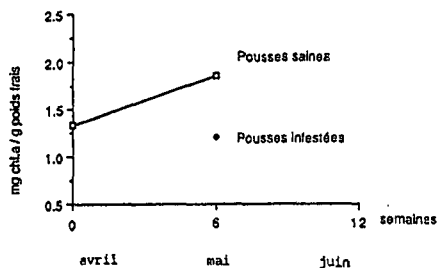
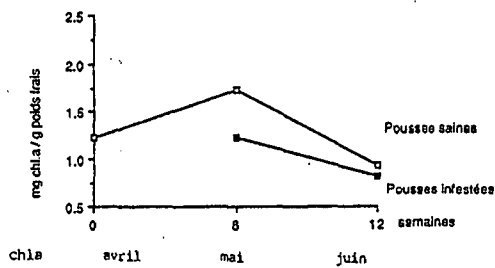


Fig. 77: Concentration des chlorophylles a, b, et a+b des feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata* pendant la période de développement larvaire de *Pegomya* sp.

Fig. 78: Concentration des chlorophylles a, b, et a+b des feuilles caulinaires de *E. cyparissias* au moment de l'infestation par *P. euphorbiae* et au milieu du développement larvaire.

Cas de *E. cyparissias*

Les concentrations des chlorophylles a et b sont plus élevées dans les feuilles de tiges saines où l'élongation est terminée que dans les feuilles de tiges en développement. Pendant la période intermédiaire, les concentrations des chlorophylles a et b des feuilles de tiges infestées sont inférieures (-34% et -48 % respectivement) à celles enregistrées dans les feuilles de tiges saines.

4.3.5. Taux d'azote total des racinelles et des feuilles caulinaires

Cas de *E. x pseudovirgata*

Le taux d'azote total des racinelles de plantes saines a diminué de 35% sur l'ensemble de la période observée (fig. 79). Les taux d'azote total des racinelles de plantes infestées sont identiques à ceux obtenus chez les plantes saines.

Le taux d'azote total de l'ensemble des feuilles caulinaires des tiges de plantes saines est nettement plus élevé (5.7%) au début de la croissance des tiges (fig. 80). Dès que l'élongation s'accroît, les premières feuilles basales deviennent matures et l'azote de l'ensemble des feuilles caulinaires diminue immédiatement. La chute du taux d'azote est spectaculaire quand l'élongation de la tige est quasiment terminée. Le taux d'azote total des feuilles de tiges à maturité est de 1.5% seulement.

Le taux d'azote des feuilles de tiges infestées est inférieur à celui des feuilles de tiges saines trois semaines après l'infestation, puis il semble être supérieur (fig. 80).

Cas de *E. cyparissias*

Le taux d'azote total des racinelles de plantes saines diminue légèrement pendant la croissance des plantes et il est plus élevé que celui mesuré chez *E. x pseudovirgata* (fig. 81). Le taux d'azote total des racinelles de plantes infestées est très élevé au mois de mai et de juin.

L'azote total des feuilles caulinaires de tiges saines chute rapidement alors que les pousses s'allongent. Le taux d'azote des feuilles de tiges infestées paraît légèrement supérieur à celui des tiges saines (fig. 82).

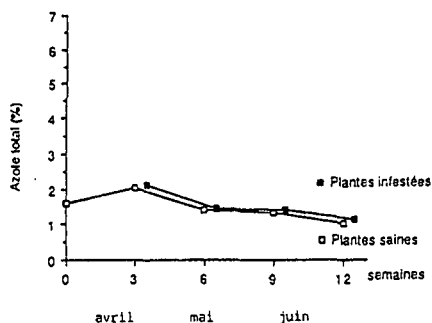


Fig. 79: Taux d'azote total des radicelles de *E. x pseudovirgata* pendant la période de développement larvaire de *Pegomya* sp.

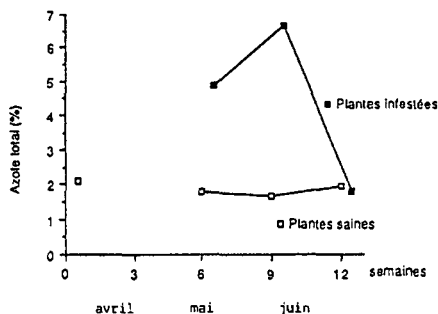


Fig. 81: Taux d'azote total des radicelles de *E. cyparissias* pendant la période de développement larvaire de *P. euphorbiae*.

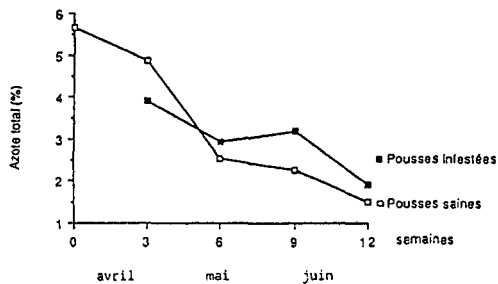


Fig. 80: Taux d'azote total des feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata* pendant la période de développement larvaire de *Pegomya* sp.

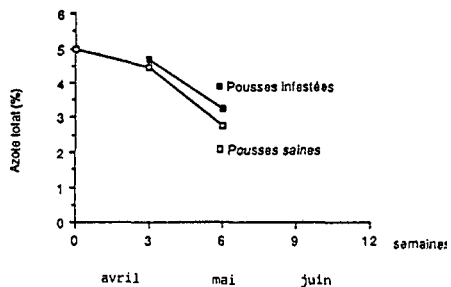


Fig. 82: Taux d'azote total des feuilles caulinaires de *E. cyparissias* pendant la période de développement larvaire de *P. euphorbiae*.

4.4. Discussion

Les études que nous avons présentées dans ce chapitre ont le caractère de travaux préliminaires sur les possibilités d'évaluation de l'effet global de *Pegomya* sur l'organe et sur la plante.

Les résultats obtenus sont partiels et non déterminants en raison de la nature des plantes utilisées et de leur infestation (hétérogénéité "naturelle" des plantes et du dommage occasionné à celles-ci) et du faible nombre d'échantillons analysés. En outre, la nature très hétérogène des organes analysés (en particulier les feuilles caulinaires) et celle, possible, des échantillons composites complique encore l'analyse.

L'activité photosynthétique des feuilles est la plus élevée lorsque le limbe atteint 50 à 80 % de sa surface maximale. (Sestak & Catsky, 1967). C'est à ce moment également, vers la fin du déroulement foliaire, que la concentration en chlorophylles et en protéines est la plus élevée. La concentration en azote total, en chlorophylles, l'activité photosynthétique et la respiration diminuent avec le vieillissement de la feuille (Woolhouse, 1967; Sestak & Catsky, 1967; Thomas & Stoddart, 1980), la dégradation des chlorophylles étant un peu plus tardive que celle des produits azotés (Smillie & Krotkov, 1961; Woolhouse, 1967; Friedrich & Huffaker, 1980). Le degré de corrélation entre la teneur en chlorophylle et l'activité photosynthétique n'est pas clairement établi. (Woolhouse, 1967; Sestak, 1966; Sestak & Catsky, 1967). Selon Sestak & Catsky (1967), il y a une relation linéaire entre la teneur en chlorophylle et l'activité photosynthétique dans des conditions d'intensité lumineuse maximale. D'autre part la teneur en chlorophylle a est un meilleur indicateur de l'activité photosynthétique que la teneur en chlorophylle totale. Selon Friedrich & Huffaker (1980), la dégradation des chlorophylles intervient après le commencement de la baisse de l'activité photosynthétique qui est corrélée d'une manière significative avec le taux de La RuBPCase (ribulose-1.5-biphosphate carboxylase ou enzyme de la carboxylation). Comme cet enzyme est le composant azoté dominant dans la feuille, en particulier dans la feuille en développement (Carr & Pate, 1967; Friedrich & Huffaker, 1980), certains auteurs ont corrélié directement le taux d'azote total mesuré dans la feuille avec l'activité photosynthétique (Osman & Milthorpe, 1971; Gulmon & Chu, 1981; Mooney & Gulmon, 1982).

Le rajeunissement des feuilles restantes d'une tige suite à une défoliation partielle ou à la décapitation de la tige, a été observé par plusieurs auteurs. Hodgkinson (1974) observe, après défoliation partielle de *Medicago sativa* L., une augmentation de la capacité photosynthétique des feuilles restantes, jeunes et matures, comparable aux feuilles en expansion alors que les feuilles plus

vieilles rajeunissent seulement partiellement. Les taux de protéines, d'ARN et de chlorophylles chez les feuilles d'une tige décapitée sont plus élevés que chez les feuilles d'une tige normale (Simon, 1967; Woolhouse, 1967; Carr & Pale, 1967; Thomas & Stoddart, 1967).

Les concentrations en chlorophylles a et b des feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias* sont plus élevées chez les tiges en fin de croissance (deuxième période). Il est possible toutefois que la concentration maximale soit atteinte avant la fin mai, quand la tige est encore en plein développement. La comparaison des courbes de l'azote total et de la chlorophylle montre que la dégradation des chlorophylles intervient plus tardivement que celle des produits azotés (voir par exemple Friedrich & Huffaker, 1980). Contrairement à l'augmentation observée chez certaines plantes décapitées, la teneur en chlorophylle a des plantes infestées par *Pegomya* est notablement plus faible que celle des plantes saines. Si il y a rajeunissement des chlorophylles des feuilles de tiges infestées, celui-ci doit intervenir très tôt après l'infestation et la dégradation doit être très rapide. Il est probable que l'augmentation de la teneur en chlorophylles observée chez les plantes saines en croissance n'a pas lieu chez les plantes infestées, la translocation de certains éléments constitutifs des chlorophylles depuis les racines étant empêchée au niveau de la galle.

Comme c'est généralement le cas chez les végétaux, l'azote total des feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata* et de *E. cyparissias* diminue avec le vieillissement de la tige. La chute est très prononcée quand l'élongation de la tige est terminée, donc au moment où l'apport en nouvelles feuilles, riches en azote, s'arrête. Chez les pousses infestées, suite à l'arrêt de la croissance et donc de l'augmentation de la surface foliaire, on semble assister à un rajeunissement de l'ensemble des feuilles de la tige, révélé par une teneur en azote des feuilles plus élevée. La question reste posée de savoir si cette teneur plus élevée en azote total traduit une décélération de la dégradation des protéines, donc, en principe, une réactivation de l'activité photosynthétique palliant à la réduction de la surface foliaire ou simplement une augmentation de substances azotées inertes, résultant de la disparition d'un consommateur important (sink de l'apex). Selon Carr & Pate (1967) le rajeunissement des feuilles d'une tige endommagée pourrait avoir deux causes synergétiques. D'une part, la décapitation supprime un consommateur important et par conséquent, l'exportation depuis les feuilles restantes est arrêtée ou freinée. D'autre part, les substances importées des racines et destinées aux organes en expansion s'accumulent dans les feuilles restantes. Toutefois, il semble peu probable, en raison de l'altération du système vasculaire, que l'augmentation en azote résulte d'un apport racinaire prévu pour les tissus en développement et dérivé sur les feuilles restantes. Il faut noter que, s'il y a augmentation de l'activité photosynthétique au niveau des feuilles restantes,

les produits de l'assimilation profiteront surtout soit au tissu cécidogène, soit au développement de pousses axillaires.

Le métabolisme de la feuille change au cours de son développement (Thrower, 1967; Carr & Pate, 1967; Thomas & Stoddart, 1980). La très jeune feuille utilise le carbone assimilé et importe des sucres des feuilles plus âgées (Mooney 1972) pour la synthèse de produits azotés complexes (enzymes, protéines de structures, acides aminés) et de polysaccharides. Rapidement, le métabolisme foliaire est dirigé vers la production d'hydrates de carbone et déjà avant sa maturité la feuille est un exportateur net de carbone. Ensuite, au cours de la sénescence, l'assimilation du carbone et l'exportation des sucres de la feuille vers les autres parties de la plante décroissent.

La concentration des sucres solubles des feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata* n'évolue pas d'une manière significative mais tend à être plutôt élevée chez les tiges matures. Chez *E. cyparissias* la concentration des sucres foliaires est particulièrement élevée, alors que les tiges sont en pleine elongation. La chute de la teneur en sucres des feuilles de tiges matures observée ensuite chez cette espèce correspond à l'exportation maximale de sucres observée par Thrower (1967) chez les feuilles ayant atteint leur surface maximale. Alors que chez les feuilles sénescentes le taux en azote est particulièrement bas, la concentration en sucres tend à être plutôt élevée. Selon Hopkinson (*in* Thrower, 1967) la proportion du carbone assimilé exporté des feuilles décroît irrégulièrement avec l'âge foliaire. Friedrich & Huffaker (1980) observent également une augmentation des sucres solubles avec l'âge des feuilles alors que l'activité photosynthétique décline et suggèrent qu'une inhibition sélective du transport des sucres a lieu pendant la sénescence. L'évolution de la concentration des sucres solubles peut être liée également à d'autres processus métaboliques, comme le stockage des hydrates de carbone sous forme d'amidon.

La concentration des sucres foliaires des tiges infestées est inférieure chez les deux espèces, au début de l'infestation, à celle des feuilles de tiges saines. Malgré la disparition d'un consommateur important (apex), l'exportation des sucres semble plus importante chez les feuilles en début d'infestation, ce phénomène étant peut-être lié au rajeunissement de l'ensemble des feuilles caulinaires d'une tige en arrêt de croissance. Ryle & Powell (1975) rapportent que les feuilles de plantes coupées chez l'orge exportent plus de carbone assimilé que les feuilles de plantes saines, pendant les premiers jours observés. D'une manière générale, les variations des taux de sucres foliaires et leur grande variabilité semblent liés à des changements dans l'allocation, la translocation et le stockage des produits de l'assimilation plutôt qu'à des changements importants de l'activité photosynthétique.

Le développement d'une plante est étroitement lié aux mécanismes de transport de substances très diverses entre ses différents organes, entre les lieux d'absorption ou de production (source) et les lieux de consommation (sink). D'une manière simplifiée, l'azote est absorbé majoritairement par les racines sous forme d'ammonium et de nitrates et transporté par le xylème sous forme d'acides aminés et d'amides dans la plante entière, en particulier dans les tissus méristématiques. L'azote résultant de la dégradation des protéines dans les tissus en sénescence est réutilisé et transporté dans les tissus en développement de la plante. Les sucres permettant au printemps la croissance des nouvelles pousses sont d'abord fournis par les racines (Jameson, 1963). Les feuilles jeunes de la tige exportent les produits de l'assimilation principalement vers le méristème apical et les feuilles en développement, tandis que les sucres produits par les feuilles plus âgées sont transportés vers les racines (Thrower, 1967; Carr & Pate, 1967).

L'infestation des pousses d'euphorbe par *Pegomya* provoque très rapidement l'arrêt de l'élongation de la tige et donc la suppression d'un consommateur important. L'allocation vers le sommet de la tige des métabolites de certaines feuilles et des racines doit être par conséquent fortement perturbée. Aux changements dans l'allocation des ressources dus à la décapitation s'ajoutent, après quelques semaines, les perturbations de la translocation liées aux dommages causés aux faisceaux conducteurs dans la partie inférieure de la tige. Les mouvements de translocation des sucres des feuilles matures vers la partie inférieure de la plante en direction des racines se produisent vraisemblablement, mais sont bloqués au niveau de la galle qui fonctionne elle-même comme un consommateur. En effet, comme l'a remarqué Thrower (1967), le transport des produits de l'assimilation vers les racines a lieu dans le cas de tiges dont la partie inférieure est gelée, mais les métabolites restent bloqués et s'accumulent au niveau de la partie endommagée.

Même si il est probable que la tige soit rarement complètement coupée des racines, le transport des substances des racines vers les parties aériennes de la plante doit être fortement ralenti. La capacité de transport de la plante étant réduite, la teneur en eau et en éléments nutritifs peut être un facteur limitant de la survie des organes infestés.

La levée de la dominance apicale des tiges infestées est manifeste chez *E. x pseudovirgata* où elle provoque la suppression de l'inhibition des bourgeons racinaires. Chez *E. cyparissias*, la levée de la dominance apicale provoque l'apparition de pousses axillaires dans la partie supérieure de la tige infestée. Le même phénomène a lieu chez les tiges matures des plantes saines. En Hongrie, dans les stations à *E. cyparissias* et à *E. virgata*, l'apparition de pousses axillaires sur les tiges saines et les tiges infestées encore vivantes est générale. En revanche, la croissance de nouvelles

pousses à partir des bourgeons racinaux est très rare. Selon McIntyre (1972; 1979) une corrélation inhibitive existe entre la tige principale de jeunes plantules de *E. esula*, les bourgeons latéraux et les bourgeons racinaux. Ses résultats renforcent fortement l'hypothèse qu'une compétition pour l'eau et l'azote est impliquée dans les mécanismes de la dominance apicale. La suppression de l'inhibition des bourgeons racinaux est corrélée positivement à une augmentation de l'humidité (McIntyre, 1979). Lorsque les plantules d' *E. esula* sont cultivées en présence de faibles quantités d'azote, l'inhibition des bourgeons racinaux est partiellement levée aux dépens des bourgeons axillaires (McIntyre, 1972). En présence d'une plus grande quantité d'azote, la dominance apicale est réduite, mais la croissance des bourgeons axillaires augmente le pouvoir inhibiteur de la tige sur les bourgeons racinaux, peut-être à cause d'une compétition pour les sucres entre la tige principale et la racine (McIntyre, 1972; 1973). Après décapitation de la tige principale, la croissance des bourgeons racinaux est corrélée positivement à l'apport en azote (McIntyre, 1972).

Dans les localités de collection, la compétition pour l'eau entre les tiges infestées, saines et les racines d'une même plante apparaît être capitale et se faire aux dépens de la levée de l'inhibition des bourgeons racinaux. De plus, les habitats secs favorisent et accélèrent le dépérissement des tiges infestées.

Le taux d'azote total des racines est une donnée relativement peu mesurée par les auteurs. L'exportation d'azote des racines et la baisse de l'azote total racinaire pendant la phase principale de croissance végétative ont été observés par Carr & Pate (1967) ou Otzen & Koridon (1970). L'azote organique racinaire mesuré par Arny (1932) chez *E. esula* (= *E. x pseudovirgata*) chute de 42 % pendant la phase de croissance rapide de la plante, entre le 26 avril (1.18 %) et le 12 juin (0.68 %). Le taux d'azote total que nous avons observé dans les radicelles de plantes saines chez *E. x pseudovirgata* diminue également pendant la période observée, d'avril à juin (-35%). Les valeurs de l'azote total des radicelles de *E. x pseudovirgata* sont plus importantes que celles de l'azote organique obtenues par Arny (1932) dans les racines de *E. esula*. Elles sont proches, en revanche, des valeurs mesurées par McIntyre & Raju (1966) dans les racines de plantules de *E. x pseudovirgata* récoltées dans le Saskatchewan en été, à des dates qui toutefois ne sont pas précises (1.03-1.4%). L'azote total des radicelles de *E. x pseudovirgata* infesté par *Pagomya* évolue de façon identique, l'azote exporté servant probablement au développement des bourgeons racinaux.

Le taux d'azote total des radicelles de *E. cyparissias* diminue légèrement pendant la phase de croissance des plantes saines. Il est supérieur à celui mesuré chez *E. x pseudovirgata*. Le taux d'azote total des radicelles de plantes infestées chez *E. cyparissias* à la troisième et à la quatrième

période est extraordinairement élevé et demande à être confirmé. Comme les plantes infestées ne produisent pas de nouvelles pousses à partir des bourgeons racinaires, ces taux d'azote très élevés pourraient révéler une forte réaction compensatoire au niveau des méristèmes racinaires (intense synthèse protéinique et prolifération cellulaire).

Selon un schéma classique, les réserves énergétiques des racines (qui diminuent légèrement pendant la saison dormante à cause de la respiration des racines nécessaire à la maintenance (May, 1960) sont fortement utilisées pendant la période de croissance des nouvelles pousses (Jameson, 1963). Un minima de la concentration en sucres racinaires est souvent décrit vers la fin de la croissance végétative suivi d'un deuxième au moment de la fructification (Linscott & McGarty, 1962; Jameson, 1963; Fonda & Bliss, 1966). Selon Sheard (1973), la réaction de croissance d'un végétal faisant suite à une défoliation provoque une nouvelle exportation des sucres racinaires et un détournement du carbone assimilé des tiges ou des feuilles restantes en direction des nouveaux tissus méristématiques, au détriment des racines. Les conséquences en sont: une baisse du taux de sucres racinaires et un ralentissement de la croissance racinaire (Davidson & Milthorpe, 1966; Ryle & Powell, 1975; Chapin & Slack, 1979). Selon d'autres travaux (May & Davidson, 1958; May, 1960) la baisse des sucres racinaires qui suit une défoliation est surtout due à la respiration racinaire.

La déplétion des sucres radicellaires des plantes saines chez *E. x pseudovirgata* est forte pendant la phase principale de croissance végétative (- 35 %). Il faut noter que la chute de la concentration des sucres radicellaires commence certainement avant la date de la première mesure, au moment de l'initiation de la croissance des nouvelles pousses (Fonda & Bliss, 1966). En fin de croissance, vers la fin du mois de mai, le bilan énergétique des nouvelles pousses est devenu excédentaire et une partie des produits de l'assimilation est exportée vers les racines dont la teneur en sucres totaux s'équilibre ou augmente. Selon Arny (1932), la concentration des sucres racinaires totaux chute de près de 40 % depuis la fin du mois d'avril jusqu'à la fin du mois de mai, date à laquelle les plantes commencent à fleurir. La concentration des sucres racinaires remonte ensuite rapidement. Chez les plantes infestées, la déplétion des sucres radicellaires se prolonge modérément pendant quelques semaines. La restauration des sucres racinaires des plantes infestées est plus tardive, en raison des dégâts causés aux faisceaux conducteurs des tiges infestées, qui empêchent la translocation et en raison de l'utilisation de sucres racinaires supplémentaires pour la croissance de pousses compensatoires. Plus tard, le bilan en carbone assimilé d'une partie des plantes infestées redevient excédentaire et, dans la période qui suit la fin de la croissance, la concentration des sucres radicellaires retrouve un niveau comparable à celui des plantes saines.

Chez *E. cyparissias*, la baisse des sucres radicellaires des plantes saines se prolonge pendant le mois de mai, peut-être en raison de la croissance rapide des pousses, puis il se stabilise. La concentration des sucres radicellaires des plantes infestées est nettement inférieure à celle des plantes saines, jusqu'à la fin du mois de mai. Ensuite, chez certaines plantes infestées, le bilan énergétique des radicelles redevient comparable à celui des plantes saines. Les échanges de sucres entre les parties souterraines et aériennes sont présumés peu importants chez les plantes infestées de *E. cyparissias*, puisque la très grande majorité des pousses est infestée et que la repousse compensatoire est faible. Des changements intervenant dans la respiration racinaire des plantes infestées pourraient expliquer en partie les variations des concentrations de sucres radicellaires. Selon Sakurai & al. (in Jameson, 1963), une baisse de la respiration des racines peut se produire chez les plantes coupées pour minimiser l'effet de la destruction des tiges sur les sucres racinaires. Une chute de la respiration racinaire et de l'absorption d'éléments nutritifs est également observée par Davidson & Milthorpe (1966) chez certaines plantes défoliées. Chapin & Slack (1979) observent au contraire une augmentation de la respiration racinaire après défoliation chez deux graminées limitées en éléments nutritifs. Ils en concluent que l'intensité de la respiration racinaire dépend de l'état de ses racines en éléments nutritifs, en particulier chez une plante endommagée. Plus une plante croît dans des conditions pauvres en éléments nutritifs, plus la respiration racinaire sera importante pour satisfaire la demande de la plante.

En résumé, l'infestation provoque une diminution importante de la phytomasse aérienne et de la densité des tiges chez *E. cyparissias*, plus faible chez *E. x pseudovirgata*.

Au niveau métabolique, l'infestation tend à provoquer une diminution de la concentration des chlorophylles chez les tiges en croissance et une teneur en azote plus élevée dans les feuilles de tiges matures. L'azote radicellaire semble être peu influencé par l'infestation alors que la concentration des sucres radicellaires des plantes infestées chez *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias* est globalement inférieure à celle des plantes saines pendant la phase de croissance végétative. Ensuite, les concentrations des sucres radicellaires des plantes infestées et des plantes saines tendent à s'égaliser.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse généralement admise que la défoliation d'une plante vivace est plus dommageable si elle intervient quand les réserves racinaires sont basses, (c'est-à-dire pendant la floraison et vers la fin de la saison), et à un moment où la plante n'aura plus le temps de reconstruire ses réserves avant l'hiver, grâce à différents mécanismes compensatoires (Harris, 1986).

L'impact de *Pegomya* sur la vigueur de la plante et son devenir est donc incertain. Cette incertitude est renforcée par le fait que nous n'avons pu mesurer l'évolution du poids sec des racines.

La réaction compensatoire de la plante à la destruction de tout ou partie de sa partie aérienne est favorisée par le fait que l'infestation intervient au début de la saison. L'intensité de la réaction compensatoire va dépendre de la vigueur de la plante à la sortie de l'hiver ainsi que des facteurs de l'environnement, dont les plus importants paraissent être la teneur en eau du sol et éventuellement celle en éléments nutritifs. L'ensemble des observations de laboratoire et de terrain rend très improbable l'hypothèse d'un phénomène de surcompensation des plantes infestées, tant au niveau des réserves racinaires que de la production de graines.

L'effet principal de *Pegomya* sur *Euphorbia* est le dommage causé à la tige infestée, avec, pour conséquences les plus évidentes, la réduction de la production de graines, la diminution de la phytomasse aérienne et, en admettant que la majorité des pousses infestées meurent, une chute importante de la densité des tiges qui devrait entraîner une diminution de la compétitivité de la mauvaise herbe. La réduction de la phytomasse aérienne et de la densité des tiges sera d'autant plus forte que la réaction compensatoire sera faible.

Cette étude illustre, dans les conditions de variabilité naturelle des plantes vivaces, la difficulté de prévoir l'impact d'un phytophage sur la vigueur de la plante, ses phénomènes compensatoires et son devenir. Cette prédiction est d'autant plus difficile dans la nature quand interviennent des conditions environnementales différentes et variables, la compétition avec les autres végétaux et l'influence d'autres organismes tant sur la plante que sur le phytophage.

**Troisième partie: EVALUATION DU POTENTIEL DE *P. EUPHORBIAE* ET
P. CURTICORNIS COMME AGENTS DE LA LUTTE
BIOLOGIQUE CONTRE LES EUPHORBES NATURALISEES
EN AMERIQUE DU NORD**

INTRODUCTION

Etant donné la difficulté d'évaluer l'impact et l'efficacité d'un insecte, tant en laboratoire que dans l'aire de distribution géographique d'origine et, plus encore, d'en prédire l'efficacité dans la région d'introduction, les chercheurs tentent de définir le candidat idéal en fonction des succès et échecs déjà enregistrés dans la lutte biologique classique.

Le degré de contrôle biologique d'une mauvaise herbe dépend des attributs écologiques et démographiques de la plante (une fois connues l'identification exacte et l'origine) et de l'insecte.

Le degré d'analogie de l'habitat et du climat dans le pays d'origine et le pays d'accueil détermine le degré d'adaptation éco-climatique de l'insecte candidat et facilite son établissement (Wapshere, 1975). Le développement saisonnier de la plante dans son nouvel habitat peut également être déterminant dans le succès ou l'échec de la colonisation d'un phytophage. La structure génétique du végétal est aussi un facteur important de la vulnérabilité ou de la résistance aux ennemis naturels. Burdon & Marshall (1981), en étudiant le degré de contrôle atteint dans 81 projets de lutte biologique sur 45 plantes nuisibles, ont mis en évidence une corrélation significative entre le taux de succès et le mode de reproduction de la mauvaise herbe. Le succès en lutte biologique a été plus fréquent chez les plantes à reproduction asexuée (végétative ou apomictique) que chez les plantes à reproduction sexuée. Les plantes étrangères à reproduction végétative dominante ont en effet tendance à avoir une structure génétique homogène et appauvrie en raison d'un pool génétique de départ faible, surtout en cas de dispersion sur une grande distance (introduction délibérée ou accidentelle dans le pays d'accueil de quelques graines seulement). L'homogénéité génétique de telles populations les rend moins susceptibles de développer des souches résistantes lors de l'attaque d'un organisme phytophage.

La plante joue également un rôle important dans la vitesse de dispersion de l'insecte. Crawley (1986) montre que la vitesse de dispersion n'est pas spécifique à l'insecte, mais dépend également de la mauvaise herbe. Les insectes se dispersent plus lentement sur les plantes vivaces ayant une

grande capacité de croissance végétative que sur les plantes annuelles ou biennuelles à reproduction sexuée.

La connaissance des attributs de la mauvaise herbe intervient au moment de la sélection de la plante pour la lutte biologique classique. Ils déterminent en partie le choix des régions à étudier dans l'aire de distribution d'origine, ainsi que celui des candidats à considérer.

Une polémique assez vive est née ces dernières années lorsque Hokkanen et Pimentel (1984) ont suggéré que les couples Insecte/plante-hôte nouvellement associés étaient plus efficaces dans la lutte biologique que les couples ayant coévolué. Autrement dit, ces auteurs proposaient d'utiliser préférentiellement les ennemis naturels des espèces apparentées à la mauvaise herbe dans l'aire d'origine, et non plus ceux de la mauvaise herbe elle-même, l'absence d'équilibre interspécifique évolué chez les couples Insecte/plante-hôte nouvellement associés augmentant les chances de succès. Il faut noter que cette approche est utilisée depuis longtemps dans le cas des euphorbes principalement pour des raisons pratiques et non pas parce que ces Insectes sont apparemment plus efficaces. La polémique est née surtout parce que la démonstration de Hokkanen & Pimentel (1984) est basée, en ce qui concerne les mauvaises herbes, sur 12 exemples de plantes nuisibles seulement, dont 8 appartiennent au genre *Opuntia* (Goeden & Kok, 1986). Goeden & Kok (1986) ont montré également que certains des 'nouveaux couples' sont erronés et que d'autres nouvelles associations citées par Hokkanen & Pimentel ont été possibles grâce au transfert de l'insecte de son "ancienne" plante-hôte à sa "nouvelle" plante-hôte lorsque les deux espèces coexistent dans la même région. La plus grande efficacité des nouvelles associations exploitateur-victime n'est donc pas démontrée. L'incompatibilité de la plante-hôte, parfois due à la confusion taxonomique qui entoure la mauvaise herbe ou l'insecte, est même une cause fréquente (33 % des cas) d'échec dans la lutte biologique (Crawley, 1986). L'exploitation de nouvelles associations Insecte/plante-hôte est aussi limitée par les critères de sécurité.

EVALUATION DU POTENTIEL DE *P. EUPHORBIAE* ET *P. CURTICORNIS* COMME AGENTS DE LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES EUPHORBES NATURALISEES EN AMERIQUE DU NORD

Il est bien entendu impossible de spéculer sur l'homogénéité génétique de l'euphorbe feuillue et de l'euphorbe faux-cyprès en Amérique du Nord sur la seule base d'une reproduction végétative importante chez ces espèces. Bien que l'infestation par l'euphorbe feuillue soit le résultat d'introductions multiples de deux espèces au moins (*E. virgata* et *E. esula*) et de leurs hybrides, il

est possible que certaines populations américaines aient une homogénéité génétique non représentative du pool génétique des populations européennes, ce qui les rend résistantes aux insectes monospécifiques introduits aux espèces européennes (comme certaines espèces du genre *Chamaesphacia*). A l'inverse, cette différence génétique présumée (homogène ou non) peut rendre les populations américaines très susceptibles à la sélection d'une espèce adaptée ou aux espèces oligophages.

L'oligophagie des espèces de *Pegomya* constitue donc un atout dans l'optique de la lutte biologique contre les euphorbes nuisibles en Amérique du Nord.

En ce qui concerne le problème de l'efficacité des nouvelles associations Insecte/plante-hôte, il est impossible, d'après nos observations, de démontrer une efficacité plus grande chez une espèce particulière. En revanche, les espèces récoltées sur *E. virgata* sont mieux adaptées à *E. x pseudovirgata* que celles récoltées sur *E. cyparissias* et *E. lucida* (cf chapitre 6, 1^{er} partie).

Le critère d'analogie du climat et de l'habitat étant en partie satisfait dans le cas de l'utilisation de *Pegomya* spp. (espèces continentales), il reste donc, pour juger de l'efficacité potentielle de *P. euphorbiae* et *P. curticornis*, à évaluer les attributs, en particulier démographiques, et les dégâts occasionnés aux plantes-hôtes.

En 1973, Harris a établi un système de notation des insectes phytophages candidats à la lutte biologique. Ce système, modifié par Goeden en 1983, a pour but, en principe, d'évaluer l'aptitude d'un candidat avant d'entreprendre des tests de spécificité exhaustifs, qui sont longs et coûteux. La première étape du système révisé par Goeden (1983) évalue le dommage causé par le candidat et son efficacité dans les conditions naturelles de son aire géographique d'origine. La deuxième étape, grâce aux informations présentes dans la littérature et éventuellement grâce à quelques essais préliminaires, évalue le degré de spécificité du candidat ainsi que sa disponibilité. La troisième étape concerne l'expérience acquise après les premières libérations et ne s'applique donc pas à *P. euphorbiae* et *P. curticornis*.

Nous avons appliqué à *P. euphorbiae* et *P. curticornis* le système de notation proposé par Goeden (1983). Le score atteint (dans la phase I) par *P. euphorbiae* et *P. curticornis* est de 20 points (tab. 28). Cette valeur est éloignée des 28 points obtenus par *Chrysolina hyperici* (Forster) et *C. quadrigemina* (Suffrian) (Col.; Chrysomelidae) deux insectes très efficaces contre *Hypericum perforatum* L. Le score atteint par *P. euphorbiae* et *P. curticornis* est également éloigné des 8 points obtenus par *Altica carduorum* Guérin-Mèneville (Col.; Chrysomelidae), une espèce très rarement établie et totalement inefficace contre *Cirsium arvense* (L.) Scopoli (Goeden 1983).

Tableau 28: Evaluation de l'efficacité potentielle de *P. euphorbiae* et *P. curticornis*
(d'après le protocole établi par Goeden, 1983)

Phase i. Evaluation du pouvoir destructeur dans l'aire d'origine		score*
(1) dégâts directs infligés par l'insecte à sa plante-hôte		
(A) mineur des feuilles	-	(1)
(B) piqueur-suceur ou formation d'une galle		2
(C) défoliateur ou dégât phytotoxique	-	(4)
(D) destruction du tissu vasculaire		6
(E) prévention de la formation de graines		
- plantes vivaces		1
- plantes annuelles ou biennuelles (reproduction par graines)	-	(6)
(2) dégâts indirects infligés par l'insecte		
(A) aucun	-	(0)
(B) limités		2
(C) plante rendue susceptible à une attaque secondaire	-	(4)
(D) Insecte vecteur de phytopathogènes virulents	-	(6)
(3) phénologie de l'attaque		
(A) période limitée, susceptibilité de la plante aux facteurs abiotiques et compétitivité inchangée	-	(1)
(B) période limitée, ne couvrant pas toute la période de reproduction	-	(2)
(C) période limitée, mais susceptibilité de la plante augmentée et compétitivité diminuée		4
(D) période prolongée, couvrant toute la période de croissance et de reproduction	-	(6)
(4) nombre de génération		
(A) espèce obligatoirement univoltine		0
(B) 2 ou 3 générations par année	-	(2)
(C) 4 générations ou plus	-	(3)
(5) fécondité		
(A) < 500		0
(B) 500-1000	-	(2)
(C) > 1000	-	(3)
(6) facteurs de mortalité extrinsèques		
(A) ennemis non spécifiques, facteurs abiotiques	-	(0)

(B) compétition par les autres phytophages	- (3)
(C) parasitisme important, parasitoïdes spécialisés, maladies	3 (6)
(7) comportement alimentaire	
(A) solitaire	0
(B) grégaire	- (3)
(8) distribution	
(A) locale	- (0)
(B) couvrant la moitié de l'aire de distribution de la plante-hôte	2(?)
(C) couvrant les trois quarts de l'aire de distribution de la plante-hôte	- (4)
(D) couvrant toute l'aire de distribution de la plante-hôte	- (6)
total = 20	

Les valeurs entre parenthèses sont celles attribuées par Goeden lorsque le critère est satisfait.

- * Un seul critère est satisfait par catégorie. Dans la première catégorie, nous avons attribué plusieurs notes en raison des différents modes de vie larvair de *Pegomya* et des divers types de dégâts.

Le système de Goeden permet certes, au début d'un programme de lutte biologique, de trier les agents candidats en fonction de leur disponibilité, de leur spécificité probable et de la valeur (intuitive?) que l'on attribue à un type de dégât (et c'est là leur but principal). Il ne permet toutefois pas de dégager les attributs essentiels de l'efficacité d'un candidat. D'autre part, le système ne fait pas la distinction entre la capacité d'établissement d'un organisme dans une région nouvelle et son degré de nuisance réelle sur la plante-hôte. De plus, comment est établie la valeur relative de chaque critère dans chaque catégorie et quel est le poids relatif de chaque catégorie ?

Tous les critères du tableau 28 peuvent être réunis en trois catégories principales qui sont (a) le type de dégâts infligés en relation avec la phénologie de la plante (1/2/3) (b) la démographie de l'insecte en relation avec les facteurs de mortalité (4/5/6) et (c) la distribution géographique (8). Le score obtenu par *Pegomya* (20 points) est essentiellement dû aux critères d'impact (15 points), alors que la contribution des attributs démographiques au score est pratiquement nulle.

Dans les années 1980, un projet coopératif d'évaluation a été mis en chantier par le C.A.B. International, Institute of Biological Control. En 1985, la base de donnée informatisée comprenait plus de 75000 éléments d'information tirés de 627 tentatives d'introduction (Moran, 1986). Les

premiers résultats de l'analyse de l'établissement et de l'efficacité des insectes utilisés dans la lutte biologique ont été fournis par Crawley (1986, 1987). Les causes les plus fréquentes d'échec à l'établissement d'insectes introduits dans le cadre de programmes de lutte biologique sont les mauvais temps, (vague de froid, averses diluviennes; 44 % des cas), et les prédateurs généralistes dans 22 % des cas (en particulier les fourmis). Contrairement à une idée largement répandue, les insectes phytophages, dont les populations sont faibles dans l'aire d'origine en raison d'un parasitisme important, n'ont pas une probabilité plus grande, une fois libre de tout parasitoïde, de s'établir dans une région nouvelle. En revanche, comme nous l'avons déjà signalé, la prédation est une cause fréquente d'échec. La probabilité d'établissement est également moins grande chez les espèces qui déposent leurs oeufs en paquets ce qui facilite l'action des prédateurs. En outre, la longévité des adultes est positivement corrélée aux chances d'établissement, car une période prolongée de ponte augmente les chances de rencontrer des conditions favorables au développement.

Le facteur le plus important déterminant la probabilité d'établissement est le taux intrinsèque d'accroissement naturel. Plus le taux intrinsèque d'accroissement naturel est élevé, plus la probabilité d'établissement est grande (Crawley, 1987). Le taux intrinsèque d'accroissement naturel étant négativement corrélé à la taille (Southwood & al., 1974), les insectes de petite taille ont une meilleure chance d'établissement. La probabilité d'établissement des insectes ayant plus d'une génération par an est aussi plus grande.

La même analyse montre que les insectes communs et largement distribués dans l'aire d'origine ont beaucoup plus de chance de s'établir que les insectes rares et distribués localement, ce qui n'implique pas cependant qu'une race locale appartenant à une population largement distribuée ne constitue pas un meilleur candidat.

Les insectes les plus efficaces (ayant un impact sur l'abondance de la mauvaise herbe) ont les mêmes attributs principaux, à savoir, un taux intrinsèque d'accroissement naturel élevé et plusieurs générations par an. Par contre, les insectes déposant leurs oeufs en paquets se révèlent plus efficaces (Crawley, 1986).

L'impact sur la plante est inversement proportionnel à la voracité individuelle des ennemis naturels. Autrement dit, les gros mangeurs ne font pas les agents les plus efficaces. Cette corrélation négative est probablement due à la relation qui existe entre la quantité de nourriture ingérée, la taille du corps et le taux intrinsèque d'accroissement naturel (Crawley, 1987). Plus la taille d'un individu est petite, plus la quantité de nourriture ingérée est importante par unité de poids.

Si on considère le cas de *P. euphorbiae* et *P. curticornis*, le taux intrinsèque d'accroissement

naturel est faible (r par année = 1.8 pour *P. euphorbiae*, cf chapitre 2.11) et donne à ces deux espèces unvoitines une probabilité faible d'établissement et de succès.

La distribution de ces espèces est mal connue. *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* peut être considérée comme assez largement distribuée et abondante en Europe continentale. La distribution et l'abondance des espèces obtenues de *E. virgata* est totalement inconnue. Les populations de *E. virgata* en Hongrie sont situées à la limite occidentale de l'aire de distribution de cette espèce et la rareté de *Pegomya* sur *E. virgata* en Hongrie ne peut être par conséquent extrapolée à l'ensemble des populations de *E. virgata*. D'après les facteurs distribution et abondance, on peut considérer que la probabilité d'établissement est relativement élevée pour *P. euphorbiae*. Elle est inconnue pour *P. curticornis*.

Si on considère finalement l'impact de *Pegomya* sur sa plante-hôte, les dégâts occasionnés à l'organe infesté (la tige) sont disproportionnés à la quantité de nourriture ingérée par les larves, à leur taille et à leur nombre (dégât provoqué par une larve unique). Quant à l'impact global sur la plante, on peut considérer qu'il ne sera pas négligeable sur une plante poussant dans des conditions non optimales (ressources limitées, autres ennemis naturels).

Globalement, l'unvoitisme, le faible taux intrinsèque d'accroissement naturel, la brièveté du stade adulte et sa dépendance vis-à-vis des conditions atmosphériques, ainsi que la susceptibilité probable des adultes à la prédation, hypothèquent l'établissement de ces espèces en Amérique du Nord. La précocité de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* rend toutefois ces espèces attractives et complémentaires à la plupart des espèces déjà utilisées dans la lutte biologique contre les euphorbes. Si ces espèces rencontrent des conditions favorables à leur établissement et permettant une augmentation du taux intrinsèque d'accroissement naturel, il est probable que leur impact sera réel sur les populations-hôtes (baisse de la production de graines, diminution de la biomasse aérienne, de la densité des tiges et probablement de la compétitivité, susceptibilité accrue à d'autres herbivores). Nous avons recommandé la libération de ces deux espèces dans des habitats chauds et secs, tant pour favoriser leur établissement, que pour augmenter leur impact sur les plantes, en réduire les réactions compensatoires et ainsi influencer la compétition végétale en faveur des autres espèces.

CONCLUSIONS GENERALES

Le but général de ce travail était de connaître la biologie et l'écologie d'une espèce, *Pegomya argyrocephala*, son adaptation et son impact sur la mauvaise herbe *E. x pseudovirgata* ainsi que sur la plante-hôte *E. cyparissias*. Ces objectifs ont été en grande partie atteints.

Un complexe d'espèces et de plantes-hôtes nouvelles a été mis à jour au fur et à mesure de l'avancement de ce travail, qui a permis de faire progresser la taxonomie du groupe et de mettre en évidence un certain nombre de relations de ces espèces avec leurs plantes-hôtes. La diversité et la rareté du matériel à l'étude, ainsi que son éloignement de notre lieu de travail, nous ont contraint à limiter nos recherches à *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae* et à parfois effleurer seulement certains aspects de la biologie et de l'écologie de ces espèces.

Les résultats accumulés dans ce travail ont été discutés à la fin de plusieurs chapitres-clés. Nous n'y reviendrons donc pas en détail. La connaissance de sa biologie représente la carte de visite indispensable de tout organisme. L'empressement de certains commanditaires à vouloir s'assurer au plus vite de la sûreté du candidat afin de l'introduire dans les délais les plus brefs contraint souvent le chercheur à une étude superficielle de la biologie du phytophage. Nous sommes convaincus que c'est grâce à une étude comparative détaillée de la biologie et de l'écologie des agents de lutte que nous parviendrons à expliquer, en partie du moins, l'échec ou le succès de certains programmes de lutte biologique.

Les études de la biologie nous ont permis d'entrevoir des différences minimes dans le développement des différentes espèces aux basses températures. La connaissance des températures de maintien et de levée de la diapause, ainsi que de la vitesse de développement nymphal permettront d'ajuster en Amérique du Nord l'éclosion des adultes à la phénologie des plantes-hôtes et, éventuellement, à des prévisions météorologiques favorables.

Le genre *Pegomya* n'est pas un groupe monophylétique (Hannig, 1973) et les espèces introduites aux euphorbes occupent une position isolée et mal définie dans le genre. Les études de préférence pour l'hôte ont montré une adaptation écologique et physiologique de chaque espèce à sa plante-hôte et aux espèces étroitement apparentées. Nous pensons que les espèces du groupe *Pegomya* associées à *Euphorbia* fournissent une très bonne opportunité à l'étude de la formation des races biologiques et des espèces jumelles (sibling species).

Ce travail a également mis en évidence l'existence de deux modes de vie larvaire tout-à-fait inhabituels chez les insectes. L'adaptation aux constituants biochimiques offerts par la plante-hôte ou toute autre plante rencontrée et acceptée par la femelle pour la ponte se fait en deux étapes. La première est une adaptation aux substances nutritives et défensives rencontrées par la larve

pendant sa phase mineuse. Comme nous l'avons constaté dans les études de spécificité, le développement larvaire subséquent à la ponte sur une plante-hôte expérimentale est fréquent et par conséquent, l'éventail d'hôtes potentiels à ce stade de développement assez large. La deuxième étape de l'adaptation larvaire consiste dans le processus de formation de la galle. A ce stade, l'éventail d'hôtes potentiels se restreint considérablement, soit parce que la larve est incapable d'induire la formation de la galle indispensable à sa survie, soit parce que la plante ne répond pas au stimulus cécidogène.

L'arrêt de croissance de la tige infestée et la mort fréquente de la partie gallée plaident très fortement en faveur d'une relation strictement parasitique entre l'insecte et la plante (Price & al., 1987). Il faut voir dans la formation de la galle un mécanisme adaptatif favorable à l'insecte uniquement et qui apparaît être de deux ordres: 1) amélioration du régime alimentaire, 2) amélioration du micro-environnement (atténuation des variations hygrothermiques).

L'anatomie de la galle à maturité est le résultat d'une série d'événements dont on peut attribuer la responsabilité tantôt à l'insecte (destruction du tissu vasculaire, formation du parenchyme cécidien) tantôt à la plante (prolifération de tissu vasculaire et formation du tissu péridermique de protection). Les galles de *Pegomya* spp. que nous avons étudiées sont anatomiquement semblables, alors que ce n'est généralement pas le cas, même chez des insectes étroitement apparentés (Shorthouse, 1982). L'analyse histochimique des tissus cécidien devrait apporter d'autres informations sur les modes de nutrition des larves habitant ces galles et leur adaptation à des espèces-hôtes différentes.

Nous avons montré que la survie et la floraison des tiges infestées de *E. cyparissias* et de *E. x pseudovirgata* sont fortement compromises et que la phytomasse aérienne totale des plantes infestées est plus faible que celles des plantes saines, malgré certaines réactions de compensation. En revanche, l'infestation ne semble pas avoir un effet prépondérant sur les taux radicaux de sucres et d'azote total.

Au cours de ce travail, nous avons à plusieurs reprises insisté sur les difficultés à évaluer dans un environnement naturel l'impact global d'un herbivore sur sa plante-hôte et à prédire son efficacité comme agent de lutte biologique. C'est bien là le handicap principal de la lutte biologique contre les plantes nuisibles.

L'adaptation d'ennemis naturels - même quand ils sont préalablement soigneusement sélectionnés en fonction de la plante-hôte et du principe de similarité éco-climatique - à un nouvel environnement est souvent confrontée à un ensemble de difficultés qui ne se résolvent qu'après un nombre respectable de générations. L'expérience canadienne montre que 2 à 13 générations

successives sont nécessaires pour qu'une population parvienne, par sélection naturelle, à coloniser l'aire visée par les libérations (Harris, 1984b).

Face à la montée des coûts de la lutte chimique, à son inefficacité à long terme et aux problèmes liés à la résistance, face surtout à la montée des problèmes liés à l'environnement et à la pollution, la lutte biologique classique a prouvé qu'elle pouvait être dans de nombreux cas une solution efficace, stable, propre et relativement peu coûteuse dans le cas des plantes nuisibles d'origine étrangère. Sans parler des succès largement connus remportés contre *Opuntia* spp. ou *Hypericum perforatum* L., ou plus récemment contre la fougère aquatique *Salvinia molesta* Mitchell (Room & al., 1984), le taux de succès obtenu en lutte biologique classique contre les mauvaises herbes atteint en effet 30 % (Julien, 1984).

La lutte contre une mauvaise herbe qui fait irruption dans une aire biogéographique exige une exploration systématique de tous les organismes exotiques ou indigènes susceptibles d'exercer une influence favorable sur l'évolution dynamique de ses populations. La lutte biologique utilise la conjugaison d'organismes sûrs et d'autres éléments (compétition par les autres végétaux, stress climatique) propres en synergie à empêcher ou réduire les densités de nuisibles de façon significative. La recommandation de l'utilisation de *P. euphorbiae* et *P. curtisii* dans la lutte biologique contre l'euphorbe feuillue et l'euphorbe faux-cyprès en Amérique du Nord s'inscrit dans cette stratégie.

RESUME

1. La lutte biologique contre les plantes nuisibles consiste dans l'utilisation d'organismes vivants dans le but d'arrêter la progression de la mauvaise herbe ou de diminuer son abondance à un niveau économiquement et écologiquement acceptable.

2. *Euphorbia x pseudovirgata* et *E. cyparissias* sont des plantes herbacées vivaces d'origine eurasiatique. *E. x pseudovirgata* est une mauvaise herbe très importante dans les prairies d'Amérique du Nord et sa taxonomie est confuse. *E. cyparissias* est pour l'instant une plante nuisible d'importance secondaire.

3. Ce travail a mis en évidence l'existence de cinq espèces appartenant au genre *Pegomya* (Diptera; Anthomyiidae) inféodées à *Euphorbia* en Europe occidentale et centrale et susceptibles d'être utilisées comme agent de la lutte biologique contre les euphorbes naturalisées en Amérique du Nord.

4. Les conditions du maintien de la diapause et de son élimination, la vitesse de développement nymphal, l'éclosion et la survie des adultes, la fécondité, le développement larvaire sont décrits pour *P. euphorbiae*. De nombreuses informations sur la biologie des autres espèces sont également fournies.

5. Une étude biométrique comparative des oeufs, des stades larvaires et des pupes de *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae* et de la morphologie de l'armature buccale a été faite. La majorité des paramètres mesurés sont significativement différents entre les trois espèces. La plante-hôte et les conditions de l'élevage ont une influence sur la taille des stades de développement.

6. A l'exclusion de quelques critères morphologiques des adultes parfois peu marqués, seuls des écarts faibles de la température-seuil liée au développement nymphal et des préférences significatives pour l'hôte permettent de distinguer les espèces étudiées.

7. Il y a corrélation entre la préférence à l'oviposition et le développement larvaire chez *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae*. *P. curticornis* et *P. euphorbiae* ex *E. virgata* sont les espèces les mieux adaptées à *E. x pseudovirgata*.

8. *P. euphorbiae*, *P. curticornis* et *P. lucidae* sont des espèces oligophages. Leur éventail d'hôtes potentiels est limité à un petit nombre d'espèces appartenant au genre *Euphorbia*.

9. Ce travail a mis en évidence une biologie larvaire très particulière, à la fois mineuse et cécidogène. La larve est mobile pendant 4 à 5 semaines et creuse une galerie à l'intérieur de la moëlle en se nourrissant exclusivement de cellules parenchymateuses médullaires et de cellules de cal.

10. En s'attaquant aux tissus conducteurs de la partie souterraine de la tige, la larve provoque la

formation d'une galle. La galle est primitive et le tissu cécidien consiste en un parenchyme nutritif peu différencié. Le cambium libéro-ligneux est désorganisé et dans les galles matures, le système vasculaire apparaît sous la forme de nodules de dégradation et parfois de plages de faisceaux vasculaires denses souvent contigus à la cavité larvaire. La cavité nymphale est entourée d'un périoderme de protection.

11. L'action des larves néonates sur le méristème apical interrompt la croissance de la tige infestée et prévient la floraison. L'action des larves L3 sur le tissu conducteur provoque fréquemment la mort de la tige infestée.

12. La suppression de la dominance apicale chez *E. x pseudovirgata* provoque la levée de l'inhibition des bourgeons racinaires et la croissance de nouvelles pousses, qui participent d'une manière importante à la phytomasse aérienne totale. Le poids sec total de la phytomasse aérienne des plantes infestées est en moyenne 30% inférieure à celui des plantes saines. Le poids sec des tiges infestées est 2 à 3 x plus faible que celui des tiges saines.

13. Il n'y a pas de croissance de nouvelles pousses chez *E. cyparissias*. Le poids sec total de la phytomasse aérienne des plantes infestées est 2 à 3 x plus faible que celui des plantes saines.

14. La concentration des sucres solubles totaux radiculaires chez *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias* diminue pendant la croissance des plantes et se stabilise au début de l'été. Les concentrations des sucres radiculaires de plantes attaquées chez *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias* sont globalement inférieures à celles des plantes saines pendant la période de croissance des tiges. Les concentrations des sucres radiculaires des plantes infestées et saines tendent ensuite à s'égaliser.

15. Les taux d'azote total radiculaire des plantes saines diminuent légèrement pendant la phase de croissance des plantes. Les taux d'azote total des plantes infestées de *E. x pseudovirgata* sont inchangés.

16. Le taux d'azote total des feuilles de tiges en développement est beaucoup plus élevé que celui des feuilles de tiges matures. Le taux d'azote total des feuilles de tiges infestées à maturité chez les deux plantes semble supérieur à celui des feuilles de tiges saines.

17. La teneur en chlorophylle a+b des feuilles caulinaires de tiges saines est maximale lorsque l'élongation des tiges est terminée. La teneur en chlorophylle a+b des feuilles caulinaires de tiges infestées chez *E. x pseudovirgata* et *E. cyparissias* est inférieure à celle des feuilles de tiges saines au moment où l'élongation des pousses se termine.

18. La capacité potentielle d'établissement de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* dans les aires de libération apparaît limitée en raison d'un taux intrinsèque d'accroissement naturel faible. En revanche, en cas d'établissement réussi, l'impact de ces espèces sur les populations-hôtes apparaît

très probable à moyen terme, en raison de la réduction de la production de graines, de la diminution de la phytomasse aérienne et de la densité des tiges. L'impact sur les tiges infestées est plus important et la réaction compensatoire de la plante plus faible dans des conditions sèches.

19. L'introduction de *P. euphorbiae* et *P. curticornis* en Amérique du Nord pour la lutte biologique contre les euphorbes naturalisées est recommandée. *P. curticornis* et *P. euphorbiae* (ex *E. virgata*) seront utilisées contre *E. x pseudovirgata*. *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* sera introduit prioritairement contre *E. cyparissias*. La libération de ces deux espèces est recommandée dans des habitats ouverts, chauds et secs.

SUMMARY

1. Biological control of weeds is the use of natural enemies to reduce and stabilize weed populations at an economically and ecologically tolerable level.

2. *Euphorbia x pseudovirgata* and *E. cyparissias* are herbaceous perennials of Eurasian origin. *E. x pseudovirgata* has become a serious weed in pastures and non-cropland areas in North America. Its taxonomy is confused. *E. cyparissias* is so far a minor weed.

3. A complex of five species of *Pegomya* was found to be associated with *Euphorbia* spp in western and central Europe. Two species, *P. euphorbiae* and *P. curticornis*, have been selected for the biological control of *Euphorbia* spp. in North America.

4. The rate of diapause development, the temperature threshold and rate of pupal development, the emergence of the adults and their survival and fecundity, as well as larval development have been studied in detail for *P. euphorbiae*. Information on the biology of the other species are also provided.

5. The biometry of eggs, larvae and pupae of *P. euphorbiae*, *P. curticornis* and *P. lucidae* is compared. Most of the biometric data are significantly different between the three species. The host plant and rearing conditions influence the size of the immature stages.

6. With the exception of a very few morphological characters of the adults, the species of *Pegomya* can only be distinguished by their host preference and the temperature threshold for pupal development.

7. The oviposition preference and the rate of larval survival of *P. euphorbiae*, *P. curticornis* and *P. lucidae* are correlated. *P. curticornis* and *P. euphorbiae* ex *E. virgata* are the most suitable species for the biological control of *E. x pseudovirgata*.

8. *P. euphorbiae*, *P. curticornis* and *P. lucidae* are oligophagous species. Their potential host range is limited to a few species in the genus *Euphorbia*.

9. These three species are unusual as they belong to two feeding guilds: they are stem borers and gall inducers. For the first 4-5 weeks of their larval development they feed as borers and consume exclusively pith and callus cells.

10. The gall is induced when the larva feeds at the shoot base on the ring of vascular tissue. The gall induced is of the primitive type, there is no proliferation of specialized nutritive cells but instead thick layers of gall parenchyma. The vascular cambium is disorganized, and, in mature galls, concentric vascular bundles appear in the cortical and gall parenchyma. The pupal chamber is surrounded by a wound periderm.

11. Shoot growth is stopped almost immediately by the newly-hatched larvae feeding on the

meristematic tissues of the shoot apex. Flowering is prevented. Death of the shoot occurs when the third instar larvae chew the vascular bundles at the shoot base.

12. The suppression of the apical dominance of *E. x pseudovirgata* shoots releases the root bud inhibition and provokes the growth of new shoots. The aerial biomass of infested plants remains 30% inferior to that of healthy plants. Dry weight of infested shoots is 2-3 times lower than that of healthy shoots.

13. There is no regrowth of shoots by *E. cyparissias*. The aerial biomass of infested plants is 2-3 times lower than that of healthy plants.

14. The total soluble carbohydrates in the rootlets of *E. x pseudovirgata* and *E. cyparissias* decrease during the main shoot growth period and stabilize in early summer. The sugar content of the rootlets of infested plants of *E. x pseudovirgata* and *E. cyparissias* is on average lower than that of infested plants during the main shoot growth period. Later both tend to equalize.

15. The total nitrogen content of the rootlets of healthy plants slightly decreases during the main period of shoot growth. The total nitrogen content of the rootlets of healthy and infested *E. x pseudovirgata* is similar.

16. The total nitrogen content of the leaves of growing shoots is much higher than that of leaves on mature shoots. The total nitrogen content of the leaves of mature shoots of the two spurge species seems to be higher on attacked shoots.

17. The a and b chlorophyll content of the leaves of healthy shoots is the higher when shoot growth is finished. The a and b chlorophyll content of the leaves of infested shoots of the two spurge species is lower than that of healthy shoots.

18. The capacity of establishment of *P. euphorbiae* and *P. curticornis* in the release areas may be handicapped by their low intrinsic rate of increase. However, when established, the impact of *P. euphorbiae* and *P. curticornis* could be important due to the reduction of seed production, and the reduction of shoot density and aerial biomass. At dry habitats, the impact of *Pegomya* spp. on the shoots of *Euphorbia* spp. is stronger and the compensatory regrowth negligible.

19. The release of *P. euphorbiae* and *P. curticornis* in North America is recommended. *P. curticornis* and *P. euphorbiae* ex *E. virgata* should be released in *E. x pseudovirgata* stands. *P. euphorbiae* ex *E. cyparissias* should be used against *E. cyparissias*. The two species will be released in open dry habitats.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Biologische Unkrautbekämpfung beruht auf dem Einsatz lebender Organismen, um die Ausbreitung von Unkräutern zu begrenzen und ihre Häufigkeit auf ein Niveau unterhalb einer ökonomischen Schadensschwelle zu senken.

2. *Euphorbia x pseudovirgata* und *E. cyparissias* sind perennierende Pflanzen eurasiatischen Ursprungs. *E. x pseudovirgata* ist ein bedeutendes Unkraut der nordamerikanischen Prärien mit ungeklärter Taxonomie. *E. cyparissias* ist bis jetzt ein Unkraut von sekundärer Bedeutung.

3. Die Existenz von fünf in West- und Mitteleuropa mit *Euphorbia* spp. assoziierten Arten der Gattung *Pegomya* wurde nachgewiesen, und ihre Eignung zur biologischen Bekämpfung von in Nordamerika eingebürgerten *Euphorbia*-Arten festgestellt.

4. Die Bedingungen für die Beendigung der Diapause, die Entwicklungsgeschwindigkeit bis zum Schlüpfen der Fliegen und deren Lebensdauer, die Reproduktionsrate und die Larvalentwicklung von *P. euphorbiae* werden beschrieben. Es werden ebenfalls zahlreiche Informationen zur Biologie der anderen Arten gegeben.

5. Die Ergebnisse einer vergleichenden biometrischen Studie der Eier, der Larvenstadien und der Puparien von *P. euphorbiae*, *P. curticornis* und *P. lucidae* werden dargestellt, und die Morphologie der Schlundskelette beschrieben. Die Mehrheit der gemessenen Parameter ist bei den drei Arten signifikant unterschiedlich. Es wurde festgestellt, dass die Wirtspflanzenart und die Zuchtbedingungen einen Einfluss auf die Grösse der verschiedenen Entwicklungsstadien haben.

6. Mit Ausnahme einiger, oft undeutlich ausgebildeter morphologischer Merkmale bei den Adulten, erlauben nur schwache Unterschiede in der Schwellentemperatur für die Weiterentwicklung und signifikante Unterschiede in der Wirtspflanzenwahl eine Unterscheidung der drei Arten.

7. In Bezug auf die Wirtspflanzen gibt es eine Korrelation zwischen Eiablagepräferenz und Larvalentwicklung bei *P. euphorbiae*, *P. curticornis* und *P. lucidae*: *P. curticornis* und *P. euphorbiae* ex *E. virgata* sind die am besten an *E. x pseudovirgata* angepassten Arten.

8. *P. euphorbiae*, *P. curticornis* und *P. lucidae* sind oligophage Arten. Ihr potentieller Wirkkreis ist jedoch auf einige wenige Arten der Gattung *Euphorbia* beschränkt.

9. Die vorliegende Untersuchung führte zur Aufdeckung einer speziellen Art der Larvalbiologie: die Larven minieren und verursachen die Bildung von Gallen an der Sprossbasis. Während der ersten 4-5 Wochen sind die Larven mobil, minieren innerhalb des Sprosses und ernähren sich von Parenchym- und Kalluszellen.

10. Erst später, wenn die Leitgewebe an der Sprossbasis angegriffen werden, induziert die

Larve eine Galle. Die Galle ist einfach, es kommt nicht zur Ausbildung spezialisierter Nährzellen sondern zu dicken Schichten von Parenchymzellen. Das Kambium ist gestört und in voll entwickelten Gallen entstehen konzentrische Leitbündel im Rinden- und Gallengewebe. Die Puppenzelle ist von einem Kallusperiderm umgeben.

11. Der Frass der frischgeschlüpften Larve am apikalen Meristem unterbricht das Sprosswachstum und verhindert die Blütenbildung. Der Frass des dritten Larvenstadiums an den Leitbündeln führt oft zum Absterben des befallenen Sprosses.

12. Die Unterdrückung der Apikaldominanz führt bei *E. x pseudovirgata* zur Aufhebung der Hemmung von Wurzelknospen und der Bildung von Sprossen, die einen bedeutenden Anteil an der oberirdischen Biomasse haben können. Das Trockengewicht der oberirdischen Biomasse befallener Pflanzen ist im Durchschnitt 30% geringer als das von unbefallenen Pflanzen. Das Trockengewicht befallener Sprosse ist 2 bis 3 mal geringer als das unbefallener Sprosse.

13. Bei *E. cyparissias* kommt es nicht zur Bildung neuer Sprosse. Das Gesamttrockengewicht der oberirdischen Biomasse befallener Pflanzen ist 2-3 mal geringer als das unbefallener Pflanzen.

14. Der Gehalt von löslichen Kohlenwasserstoffen in den Wurzeln nimmt bei *E. x pseudovirgata* und *E. cyparissias* während des Sprosswachstums ab und stabilisiert sich zu Beginn des Sommers. Der Kohlenwasserstoffgehalt ist bei befallenen Pflanzen von *E. x pseudovirgata* und *E. cyparissias* während des Sprosswachstums im Durchschnitt geringer als bei unbefallenen Pflanzen. Danach nähern sich die Werte an.

15. Der Stickstoffgehalt der Wurzeln unbefallener Pflanzen fällt während des Sprosswachstums leicht ab. Die Wurzeln befallener und unbefallener Pflanzen von *E. x pseudovirgata* haben in etwa den gleichen Stickstoffgehalt.

16. Der Stickstoffgehalt von Blättern sich entwickelnder Sprosse ist wesentlich höher als jener in ausgewachsenen Sprossen. Der Stickstoffgehalt von Blättern ausgewachsener Sprosse ist bei beiden untersuchten *Euphorbia* Arten vergleichsweise höher, wenn sie befallen sind.

17. Der Gehalt an Chlorophyll a+b der Sprossblätter erreicht bei unbefallenen Sprossen nach Beendigung des Längenwachstums sein Maximum. Bei befallenen *E. x pseudovirgata* und *E. cyparissias* ist er geringer als bei unbefallenen Pflanzen.

18. Die erfolgreiche Ansiedlung von *P. euphorbiae* und *P. curticornis* wird wegen der geringen Vermehrungsrate als schwierig eingeschätzt. Dagegen wird im Fall der erfolgreichen Ansiedlung erwartet, dass sie mittelfristig einen wesentlichen Einfluss auf ihre Wirtspflanzenpopulationen haben werden, der auf die Herabsetzung der Samenproduktion und die Reduktion der oberirdischen Biomasse und der Sprossanzahl zurückzuführen wäre. Die Auswirkung auf die befallenen Sprosse und die Regenerationsfähigkeit befallener Pflanzen ist bei Trockenstress

grösser.

19. Die Einfuhr und Freilassung von *P. euphorbiae* und *P. curticornis* zur biologischen Bekämpfung von eingebürgerten *Euphorbia*-Arten in Nordamerika wird empfohlen; d.h. von *P. curticornis* und *P. euphorbiae* (ex *E. virgata*) gegen *E. x pseudovirgata* und von *P. euphorbiae* (ex *E. cyparissias*) gegen *E. cyparissias*. Beide Arten sollten in offenen, trocken-warmen Habitaten freigelassen werden.

REMERCIEMENTS

C'est pour nous un devoir très agréable d'exprimer ici notre gratitude aux personnes et Institutions qui nous prodigué aide, conseils et encouragements tout au long de ce travail.

M. le professeur W. Matthey de l'Institut de Zoologie a manifesté un très grand intérêt pour notre projet de lutte biologique et notre travail et a bien voulu accepter la fonction de directeur de thèse. Nous l'en remercions très chaleureusement.

M. le Dr. D. Schroeder, entomologiste responsable de la lutte biologique contre les mauvaises herbes au CAB International, Institute of Biological Control à Delémont, a été l'initiateur de ce travail et a assuré les liens entre le laboratoire à Delémont, le Centre de CABI en Angleterre, les Instituts équivalents et les commanditaires au Canada. Il a encouragé toutes les initiatives favorisant nos recherches et nous avons toujours trouvé en lui un interlocuteur attentif et bienveillant. Nous l'en remercions très sincèrement.

MM. W. Matthey, président du Jury
J.-P. Aeschlimann
P.-J. Charmillot
W. Gelger
D. Schroeder

nous ont fait l'honneur de juger cette thèse. Nous leur exprimons notre profonde reconnaissance.

M. le professeur J.D. Shorthouse du Département de Biologie de la Laurentian University à Sudbury, Ontario, Canada, nous a invité dans son laboratoire et nous a initié à la cécidologie. Il a montré un très vif intérêt pour nos recherches et nous a permis de vivre une expérience enrichissante. Nous l'en remercions très chaleureusement.

M. le professeur J.-M. Gobat, alors assistant au Laboratoire d'écologie végétale nous a apporté une aide précieuse dans l'élaboration et la réalisation des analyses chimiques. Qu'il en soit remercié très sincèrement.

Nous tenons à remercier particulièrement le Dr. V. Michelsen du Musée de Zoologie à Copenhague pour son travail taxonomique tout au long de cette étude.

La détermination des parasitoïdes a été effectuée par les Drs. M.G. Fitton, A.K. Walker, A.D. Austin, A.C. Pont et Z. Bouček au CAB International, Institute of Entomology, à Londres. Qu'ils en soient remerciés.

Nos remerciements vont particulièrement à M. le Dr. K.P. Carl, directeur de l'Institut à Delémont, ainsi qu'à Dr. N. Mills, Dr. H. Müller, Dr. C. Stinson, F. Affolter, A. Freese et K. Groppe pour leurs conseils et leurs commentaires judicieux.

Nous tenons à remercier pour leur aide pendant les collections et au laboratoire B. Faass, A. Freese, P. Iselin, W. Lobsiger, H. Möller, R. Schopf, et F. Willemin ainsi que M. Gyseler, secrétaire de l'Institut.

Que toutes les autres personnes que nous avons côtoyées pendant notre travail à Neuchâtel, à Sudbury et à Delémont sachent notre gratitude.

Une attention particulière à la famille de J.D. Shorthouse pour son accueil, J. Rickards ainsi qu'à D. Brosy, N. Brosy et R. Lovy.

La recherche sur le groupe *Pagomya* pour la lutte biologique contre les euphorbes, sans laquelle cette thèse n'aurait pu être réalisée, a été financée par le Alberta Environmental Center, Vegreville, Alberta, Canada sous les contrats 82-0830 et 86-0017.

Le travail histologique à Laurentian University, Sudbury, Ontario, a été financé par le NSERC, bourse Nr. A0230 et le Fonds pour La Recherche de Laurentian University.

BIBLIOGRAPHIE

- Aeschlimann, J.-P., Carl, K.P., 1987. Les tactiques curatives à l'aide d'ennemis naturels. In: Delucchi, V. (ed.), *Protection intégrée: quo vadis? Parasitis* 86, Geneva, 167-192.
- Alley, H.P., Messersmith, C.G., 1985. Chemical control of leafy spurge. In: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge. Monograph Series of the Weed Science Society of America*, No. 3: 65-78.
- Andrewartha, H.G., Birch, L.C., 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, 782 pages.
- Anonyme, 1987. Ranchers battle leafy spurge. *Agricultural Research* 35: 6-9.
- Arny, A.C., 1932. Variations in the organic reserves in underground parts of five perennial weeds from late April to November. Technical Bulletin No. 84, Agricultural Experimental Station, University of Minnesota, 28 pages.
- Bailey, L.H., 1968. Manual of cultivated plants most commonly grown in the continental United States and Canada. The MacMillan Company, New-York, 1116 pages.
- Baker, C.R.B., Miller, G.W., 1978. The effect of temperature on the post-diapause development of four geographical populations of the european cherry fruit fly (*Rhagoletis cerasi*). *Entomologia experimentalis & applicata* 23: 1-13.
- Bakshi, T.S., Coupland, R.T., 1959. An anatomical study of the subterranean organs of *Euphorbia esula* in relation to its control. *Canadian Journal of Botany* 37: 613-620.
- Bardner, R., Fletcher, K.E., 1974. Insects infestations and their effects on the growth and yield of field crops: a review. *Bulletin of Entomological Research* 64: 141-160.
- Baudys, E., 1954. Ein Beitrag zur Verbreitung der Zoocécidien im Gebiete des Reichensteiner Gebirges. *Průrodovědecký Sborník Ostravského Kraje* 15: 131.
- Beckwith, R.C., 1982. Effects of constant laboratory temperatures on douglas-fir tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology* 11: 1159-1163.
- Bell, A., 1983. Native plants facing extinctions. *Ecos* 37: 21-28.
- Best, K.F., Bowes, G.G., Thomas, A.G., Maw, M.G., 1980. The biology of Canadian weeds. 39 *Euphorbia esula* L. *Canadian Journal of Plant Science*: 651-663.
- Birch, L.C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17: 15-26.
- Blickenstaff, C.C., Jolley, P.M., 1982. Host plants of western bean cutworm. *Environmental Entomology* 11: 421-425.
- Bovey, P., Tadic, M., Pantellic, M., 1963. La mouche des pousses de trambosier (*Pegomya rubivora* Coq.) en Suisse et en Yougoslavie. *Revue de Pathologie Végétale* 42: 71-76.
- Buhr, H., 1964. Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Fisher, Jena, Vol. I, 761 pages.
- Bunning, E., 1965. Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung von Pflanzen. In: Ruhland, W. (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 15: 383-408.
- Burdon, J.J., Marshall, D.R., 1981. Biological control and the reproductive mode of weeds. *Journal of Applied Ecology* 18: 649-658.
- Bush, G.L., 1974. The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae). In: White, M.J.D. (ed.), *Genetic mechanisms of speciations in insects*. Sydney, 3-23.
- Bush, G.L., 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 339-

- Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P., Mackauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* 11: 431-438.
- Carl, K.P., Eichhorn, O., Greathead, D.J., Pschorn-Walcher, H., Schröder, D., 1976. A review of biological control in western and southern Europe. Technical Communication No 7, Commonwealth Institute of Biological Control, 182 pages.
- Carr, D.J., Pate, J.S., 1967. Ageing in the whole plant. *Symposium of the Society of Experimental Biology* 21: 559-599.
- Cates, R.G., 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia (Berlin)* 46: 22-31.
- Chapin, F.S., Siack, M., 1979. Effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited tundra graminoids. *Oecologia (Berlin)* 42: 67-79.
- Collier, R.H., Finch, S., 1983. Effects of intensity and duration of low temperatures in regulating diapause development of the cabbage root fly (*Della radicum*). *Entomologia experimentalis & applicata* 34: 193-200.
- Collier, R.H., Finch, C.S., 1985. Accumulated temperatures for predicting the time of emergence in the spring of the cabbage root fly, *Della radicum* (L.) (Diptera: Anthomyiidae). *Bulletin of Entomological Research* 75: 395-404.
- Cranshaw, W.S., Radcliffe, E.B., 1980. Effect of defoliation on yield of potatoes. *Journal of Economic Entomology* 73: 131-134.
- Crawley, M.J., 1983. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford & London, 437 pages.
- Crawley, M.J., 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 314: 711-731.
- Crawley, M.J., 1987. What makes a community invulnerable? In: Gray, A.J., Crawley, M.J., Edwards, P.J. (eds.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 429-453.
- Danks, H.V., 1987. *Insect dormancy: an ecological perspective*. Biological Survey of Canada. Monograph Series No. 1, 439 pages.
- Davidson, J., 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology* 13: 26-38.
- Davidson, J.L., Milthorpe, F.L., 1966. The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. *Annals of Botany* 30: 185-198.
- Derscheld, L.A., Wrage, L.J., Arnold, W.E., 1985. Cultural control of leafy spurge. In: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge*. Monograph Series of the Weed Science Society of America, No. 3: 57-64.
- Dirzo, R., 1985. The role of the grazing animal. In: White, J. (ed.), *Studies on Plant Demography*. Academic Press, 343-355.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28: 350-356.
- Dunn, P.H., 1979. The distribution of leafy spurge (*Euphorbia esula*) and other weedy *Euphorbia*

- spp. In the United States. *Weed Science* 27: 509-516
- Dunn, P.H., 1985. Origins of leafy spurge in North America. In: A.K. Watson (ed.), *Leafy spurge. Monograph Series of the Weed Science Society of America*, No. 3: 14-25.
- Dusek, J., Rezac, M., 1967. *Pegomya rubivora* Coquillett (Anthomyiidae, Diptera), ein neuer Schädling an Kultur-Himbeeren in der CSSR ? *Sbornik Vysoké školy zemědělské v. Brne* 15: 289-295
- Eckenrode, C.J., Chapman, R.K., 1971. Effect of various temperatures upon rate of development of the cabbage maggot under artificial conditions. *Annals of the Entomological Society of America* 64: 1079-1083.
- Ehrlich, P.R., 1970. Coevolution and the biology of communities. In: Chambers, K.L. (ed.), *Biochemical Coevolution*. Oregon, Corvallis, 1-11.
- Ehrlich, P.R., Raven, P.H., 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Embree, D.G., 1967. Effects of winter moth on growth and mortality of red oak in Nova Scotia. *Forest Science* 13: 295-9.
- Feeny, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry* 10:1-40.
- Finch, S., Coaker, T.H., 1969. A method for the continuous rearing of the cabbage root fly *Erioischia brassicae* (Bch.) and some observations on its biology. *Bulletin of Entomological Research* 58: 619-627.
- Fonda, R.W., Bliss, L.C., 1966. Annual carbohydrate cycle of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 93: 268-277.
- Fox, L.R., Morrow, P.A., 1981. Specialization: species property or local phenomenon? *Science* 211: 887-893.
- Fraenkel, G.S., 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129:1466-1470.
- Frankton, C., Mulligan, G.A., 1970. *Weeds of Canada*. Canada Department of Agriculture, Ottawa, 217 pages.
- Friedrich, J.W., Huffaker, R.C., 1980. Photosynthesis, leaf resistance, and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiology* 65:1103-1107.
- Futuyama, D.J., Wasserman, S.S., 1981. Food plant specialization and feeding efficiency in the tent caterpillars *Malacosoma disstria* and *M. americanum*. *Entomologia experimentalis & applicata* 30: 106-110.
- Futuyama, D.J., Cort, R.P., van Noordwijk, I., 1984. Adaptation to host plants in the fall cankerworm (*Aispiphila pometaria*) and its bearing on the evolution of host affiliation in phytophagous insects. *The American Naturalist* 123: 287-296.
- Gelsenheyner, L. 1902. Über einige neue und seltene Zooecidien aus dem Nahegeblete. *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie* 7: 306-312.
- Gilbert, L.E., Singer, M.C., 1975. Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 365-397.
- Goeden, R.D., 1983. Critique and revision of Harris's scoring system for selection of insect agents in biological control of weeds. *Protection Ecology* 5: 287-301.
- Goeden, R.D., Kok, L.T., 1986. Comments on a proposed "new" approach for the selecting agents for the biological control of weeds. *Canadian Entomologist* 118: 51-58.

- Griffiths, G.C.D., 1982. Anthomyiidae. In: G.C.D. Griffiths (ed.), *Flies of the Nearctic Region*. Vol. 8, Part 2, No. 1,2,3, 408 pages.
- Gulmon, S.L., Chu, C.C., 1981. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics and dry matter allocation in the chapparral shrub, *Diplacus aurantiacus*. *Oecologia* 49: 207-212.
- Hackman, W., 1976. De som larver i hattsvampar levande anthomylidernas biologi (Diptera). *Notulae Entomologicae* 58: 129-134.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New-York & London, 892 pages.
- Harris, P., 1972. Insects in the population dynamics of plants. Symposium of the Royal Entomological Society. London 6: 201-209.
- Harris, P., 1973. The selection of effective agents for the biological control of weeds. *Canadian Entomologist* 105: 1495-1503.
- Harris, P., 1974. A possible explanation of plant yield increases following insect damage. *Agroecosystems* 1: 219-225.
- Harris, P., 1983. Proposal to screen insects for the biological control of leafy spurge and cypress spurge in Canada. Agriculture Canada, Research Station, Regina, Sask., Report (unpublished), 48 pages.
- Harris, P., 1984 a. *Euphorbia esula-virgata* complex, leafy spurge and *E. cyparissias* L., cypress spurge (Euphorbiaceae). In: Kelleher, J.S. & Hulme, M.A. (eds.), *Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1969-1980*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, UK, 159-169.
- Harris, P., 1984 b. Current approaches to biological control of weeds. In: Kelleher, J.S. & Hulme, M.A. (eds.), *Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1969-1980*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, UK, 95-103.
- Harris, P., 1986. Biological control of weeds. *Fortschritte der Zoologie*, Band 32. Franz (ed.): *Biological Plant and Health Protection*. G. Fisher, Stuttgart & New-York, 123-138.
- Harris, P., 1987. Progress report on the biocontrol of spurge. September 1987. Agriculture Canada, Research Station, Regina, Sask., Report (unpublished), 13 pages.
- Harris, P., 1988. Environmental impact of weed-control insects. *BioScience* 38: 542-548.
- Harris, P., Zwoelfer, H., 1968. Screening of phytophagous insects for biological control of weeds. *Canadian Entomologist* 100: 295-303.
- Harris, P., Dunn, P.H., Schroeder, D., Vonmoos, R., 1985. Biological control of leafy spurge in North America. In: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge*. Monograph Series of the Weed Science Society of America, No. 3: 79-82.
- Harvey, S.J., Nowlinski, R.M., Mahlberg, P.G., Story, J.M., 1988. Taxonomic evaluation of leaf and latex variability of leafy spurge (*Euphorbia* spp.) for Montana and European accessions. *Weed Science* 36: 726-733.
- Hendrix, S.D., 1979. Compensatory reproduction in a biennial herb following insect defoliation. *Oecologia* (Berlin) 42: 107-118.
- Hennig, W., 1973. Anthomyiidae. In: Lindner, E. (ed.), *Die Fliegen der Palearctischen Region*. Vol 63a, 473-680.
- Hering, E.M., 1968. *Letters on Leaf Miners*. The Hague, p. 312.

- Hess, H.E., Landolt, E., Hirzel, R., 1977. Flora der Schweiz. Tome II. Deuxième édition, Birkhäuser Verlag, Basel, 956 pages.
- Hodgkinson, K.C., 1974. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lucerne leaves of different ages. *Australian Journal of Plant Physiology* 1: 561-578.
- Hokkanen, H., Pimentel, D., 1984. New approach for selecting biological control agents. *Canadian Entomologist* 116: 1109-1121.
- Holdren, C.E., Ehrlich, P.R., 1982. Ecological determinants of food plant choice in the checkerspot butterfly *Euphydryas aeditha* in Colorado. *Oecologia (Berlin)* 52: 417-423.
- Hough-Goldslein, J.A., 1985. Oviposition site selection by seedcorn maggot flies (Diptera: Anthomyiidae) unaffected by prior experience or larval host. *Environmental Entomology* 14: 289-292.
- Huffaker, C.B., Dahlsien, D.L., Janzen, D.H., Kennedy, G.G., 1984. Insect Influences in the regulation of plant populations and communities. In: Huffaker, C.B. & Rabb, R.L. (eds), *Ecological Entomology*. John Wiley & Sons, New-York, 659-691.
- Jameson, D.A., 1963. Responses of individual plants to harvesting. *The Botanical Review* 29: 532-594.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of trees species in tropical rain forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jensen, W.A., 1962. *Bolanical Histochemistry*. Freeman, San Francisco, 408 pages.
- Johnson, E.F., Trotter, R., Laing, J.E., 1979. Degree-day relationships to the development of *Lithocolletis biancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its parasite *Apanteles ornigis* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Entomologist* 111: 1177-1184.
- Jones, M.G., 1971. Observations on changes in the female reproductive system of the wheat bulb fly *Leptohylemyia coarctata* (Fall.). *Bulletin of Entomological Research* 61: 55-68.
- Jones, M.G., 1972. Continuous breeding of Wheat bulb fly, *Leptohylemyia coarctata* (Fall.). *Plant Pathology* 21: 124-128.
- Julien, M.H., (ed.), 1984. Biological control of weeds. A world catalogue of agents and their target weeds. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, UK, 144 pages.
- Julien, M.H., (ed.), 1987. Biological control of weeds. A world catalogue of agents and their target weeds. Second edition, C.A.B. International, Wallingford, UK, 150 pages.
- Kahl, G., 1982. Molecular biology of wound healing: The conditioning phenomenon, 211-267. In: Kahl, G. & Schell, J.S. (eds). *Molecular biology of plant tumors*. Academic Press, New York, 617 pages.
- Kieffer, J.J., 1893. Über einige in Lothringen gesammelte Cecidien. *Entomologische Nachrichten* 19: 21-24.
- Klein, J.A., Beck, S.D., 1980. Nutritional and developmental factors in larval growth and retrogression of *Trogoderma glabrum*. *Journal of Insect Physiology* 26: 591-599.
- Kloet, G.S., Hincks, W.D., 1976. A check list of British insects. Second edition (completely revised). Part 5: Diptera and Siphonaptera. *Handbook identification of British Insects* 11(5): ix+139 pages.
- Kolodny-Hirsch, D.M., Harrison, F.P., 1980. Foliar loss assessments and economic decision-making for the tobacco budworm on Maryland Tobacco. *Journal of Economic Entomology* 73: 465-

- Kreeb, K.H., 1977. Methoden der Pflanzenökologie. Gustav Fisher Verlag, Jena, 235 pp.
- Krischik, V.A., Denno, R.F., 1983. Individual, population, and geographic patterns in plant defense. In: Denno, R.F., McClure, M.S., (eds), Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, New-York & London, 463-515.
- Lalonde, R.G., Shorthouse, J.D., 1984. Developmental morphology of the gall of *Urophora cardui* (Diptera, Tephritidae) in the stems of Canada thistle (*Cirsium arvense*). Canadian Journal of Botany 62: 1372-1384.
- Laster, M.L., Palr, S.D., Martin, D.F., 1982. Acceptance and development of *Heliothis subflexa* and *H. virescens* (Lepidoptera: Noctuidae), and their hybrid and backcross progeny on several plant species. Environmental Entomology 11: 979-980.
- Levin, D.A., 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 7: 121-159.
- Lindscott, D.L.; McCarty, M.K., 1962. Effect of mowing and 2,4-D on carbohydrate content and amount of Ironweed roots. Weed 10: 298-303.
- Lipetz, J., 1970. Wound healing in higher plants. International Review of Cytology 27: 1-28.
- Lynch, R.E., 1980. European Corn borer: Yield losses in relation to hybrid and stage of corn development. Journal of economic Entomology 73: 159-164.
- Mani, M.S., 1964. Ecology of Plants Galls. Junk, The Hague, 434 pages.
- Mattson, W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics 11:119-161.
- Mattson, W.J., Andy, N.D., 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. Science 190:515-522.
- May, L.H., 1960. The utilisation of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. Herbage abstracts 4: 239-245.
- May, L.H., Davidson, J.L., 1958. The role of carbohydrate reserves in regeneration of plants. I. Carbohydrate changes in subterranean clover following defoliation. Australian Journal of Agriculture Research 9: 767-777.
- McIntyre, G.I., 1972. Development studies on *Euphorbia esula*. The influence of the nitrogen supply on the correlative inhibition of root bud activity. Canadian Journal of Botany 50: 949-956.
- McIntyre, G.I., 1973. Environmental control of apical dominance in *Phaseolus vulgaris*. Canadian Journal of Botany 51: 293-299.
- McIntyre, G.I. 1979. Developmental studies on *Euphorbia esula*. Evidence of competition for water as a factor in the mechanism of root bud inhibition. Canadian Journal of Botany 57: 2572-2581.
- McIntyre, G.I., Raju, M.V.S., 1966. Developmental studies on *Euphorbia esula* L. Some effects of the nitrogen supply on the growth and development of the seedling. Canadian Journal of Botany 45: 975-984.
- McNaughton, S.J., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40: 329-336.
- McNeill, S., Southwood, T.R.E., 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant

- relationships. In: Hardborne, J.B. (ed.), *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, London, 77-98.
- Messersmith, C.G., Lym, R.G., 1983. Distribution and economic impacts of leafy spurge in North Dakota. *North Dakota Farm Research* 40: 8-13.
- Messersmith, C.G., Lym, R.G., Galitz, D.S., 1985. Biology of leafy spurge. in: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge*. Monograph Series of the Weed Science Society of America. No. 3, 42-56.
- Metzger, R., Trier, K-H., 1973. Untersuchungen über Attraktiv- und Repellenteffekte verschiedener Substanzen auf die Rübenfliege *Pegomya betae* Curtis. *Archiv für Phytopathologie und Pflanzenschutz* 9: 325-333.
- Meyer, J. 1969. Problèmes actuels de Cécidologie. *Bulletin de la Société Botanique de France* 116: 445-81.
- Meyer, J., Maresquelle, H.J., 1983. *Anatomie des Galles*. Borntraeger, Berlin, 662 pages.
- Michelsen, V., 1988. Taxonomy of the species of *Pegomya* (Diptera: Anthomyiidae) developing in the shoots of spurses (*Euphorbia* spp.). *Entomologica Scandinavica* 18: 425-435.
- Missonnier, J., 1963. Etude écologique du développement nymphal de deux diptères muscides phytophages: *Pegomya betae* Curtis et *Chortophila brassicae* Bouché. *Annales des Epiphyties* 14: 293-310.
- Missonnier, J., Stengel, M., 1966. Etudes des facteurs de fécondité des adultes de *Chortophila brassicae* B., *Hylemya antiqua* Melg. et *Pegomya betae* Curt.. *Annales des Epiphyties* 17: 5-41.
- Mooney, H.A., 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:315-346.
- Mooney, H.A., Gulmon, S.L., 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32:198-206.
- Moore, R.J., 1958. Cytotaxonomy of *Euphorbia esula* in Canada and its hybrid with *Euphorbia cyparissias*. *Canadian Journal of Botany* 36: 547-559.
- Moore, R.J., Lindsay, D.R., 1953. Fertility and polyploidy of *Euphorbia cyparissias* In Canada. *Canadian Journal of Botany* 31: 152-163.
- Moran, V.C., 1985. The Silwood International project on the biological control of weeds. In: Delloss, E.S. (ed.), *Proceedings of the Six International Symposium on Biological Control of Weeds*, Vancouver, 1984, 65-68.
- Morris, R.F., Fulton, W.C., 1970. Models for the development and survival of *Hyphantria cunea* in relation to temperature and humidity. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* No.70, 60 pages.
- Mortensen, K., 1984. Occurrence of fungi on leafy spurge in the prairies provinces from 1981-1983. *Canadian Plant Disease Survey* 64: 43-48.
- Naumann, C.M., Schroeder, D.S., 1980. Ein weiteres Zwillingarten-Paar Mitteleuropäischer Sesliden: *Chamaesphesia tenthrediniformis* (Denis & Schiffermüller, 1755) und *Chamaesphesia empififormis* (Esper, 1783) (Lepidoptera, Sesiidae). *Zeitschrift des Arbeitsgemeinschaft Österreichische Entomologen* 32: 29-46.
- Noble, D.L., Dunn, P.H., Andres, L.A., 1979. The leafy spurge probleme. *Proceedings of the Leafy Spurge Symposium*. North Dakota Coop. Ext. Serv., Fargo, 8-15.
- Osman, A.M., Milthorpe, F.L., 1971. Photosynthesis of wheat leaves in relation to age, illuminance

- and nutrient supply. *Photosynthetica* 5:61-70.
- Otzen, D., Koridon, A.H., 1970. Seasonal fluctuations of organic food reserves in underground parts of *Cirsium arvense* (L.) Scop. and *Tussilago farfara* L. *Acta Botanica Neerlandica* 19: 495-502.
- Paige, K.N., Whitham, T.G., 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129: 405-415.
- Parsons, W.T., 1976. Noxious weeds of Victoria. Inkata Press, Melbourne, 300 pages.
- Pax, F., Hoffmann, K., 1931. Euphorbiaceae. In: Prantl, E. (ed.), *Die natürliche Pflanzenfamilien* (Zweite Ausgabe). Vol.19c: 11-233.
- Pedigo, L.P., Hutchins, S.H., Higley, L.G., 1986. Economic injury levels in theory and practice. *Annual Review of Entomology* 31: 341-368.
- Pemberton, R.W., 1985. Native plant considerations in the biological control of leafy spurge. In: Delfosse, E.S. (ed.), *Proceedings of the Six International Symposium on the Biological Control of Weeds*. Agriculture Canada, Vancouver, 1984, 365-390.
- Pierre, A., 1905. Nouvelles cécidologiques du centre de la France. *Marcellia* 4: 157-158.
- Price, P.W., Fernandes, G.W., Waring, G.L., 1987. Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology* 18: 15-24.
- Radcliffe-Smith, A., 1985. Taxonomy of North American leafy spurge. In: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge*. Monograph Series of the Weed Science Society of America. No. 3, 14-25.
- Raju, M.V.S., 1985. Morphology and anatomy of leafy spurge. The leafy spurge problem. In: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge*. Monograph Series of the Weed Science Society of America. No. 3, 26-41.
- Rausher, M.D., 1979a. Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology* 60: 503-511.
- Rausher, M.D., 1979b. Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34: 342-355.
- Rausher, M.D. 1981. Host selection by *Battus philenor* butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. *Ecological Monographs* 51: 1-20.
- Rausher, M.D., 1983. Ecology of host selection behaviour. In: Denno, R.F. & McClure, M.S., (eds), *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New-York, 223-257.
- Rausher, M.D., Feeny, P., 1980. Herbivory, plant density and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology* 61: 905-917.
- Rhoades, D.F., Cates, R.G., 1976. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry* 10:168-213.
- Roback, S.S., 1951. A classification of the muscoid calyptrate diptera. *Annals of the Entomological Society of America* 44: 327-361.
- Robinson, A.S., Zurlini, G., 1979. The response of two strains of *Hylemya antilqua* (Diptera: Anthomyiidae) to a constant and an alternating temperature regime. *Canadian Entomologist* 111: 1207-1217.
- Rohlfritsch, O., Shorthouse, J.D. 1982. Insects galls. In: *Molecular Biology of Plant Tumors*. Academic Press, 131-152.

- Room, P.M., Forno, I.W., Taylor, M.J.F., 1984. Establishment in Australia of two insects for the biological control of the floating weed *Salvinia molesta*. Bulletin of Entomological Research 74: 505-516.
- Röttger, U., 1979. Rearing the sugar beet miner *Pegomya betae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 25: 109-112.
- Russell, R.S., 1948. The effect of arctic and high mountain climates on the carbohydrate content of *Oxylia digyna*. Journal of Ecology 36: 91-95.
- Ryle, G.J.A., Powell, C.E., 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. Annals of Botany 39: 297-310.
- Saner, M., Huber, M., Jeanneret, P., 1988. Work in Europe on potential control agents of Dalmatian toadflax. C.A.B. International Institute of Biological Control, European Station, Report (unpublished), 35 pages.
- Schalk, J.M., Stoner, A.K., 1979. Tomato production in Maryland: effect of different densities of larvae and adults of the Colorado potato beetle. Journal of Economic Entomology 72: 826-829.
- Schoonhoven, L.M., 1968. Chemosensory bases of host plant selection. Annual Review of Entomology 13: 115-136.
- Schroeder, D., 1983. Biological control of Weeds. In: Fletcher, W.W. (ed.), Recent Advances in Weed Research. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, UK, 41-78.
- Scriber, J., Feeny, P., 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. Ecology 60: 829-850.
- Sestak, Z., 1966. Limitations for finding a linear relationship between chlorophyll content and photosynthetic activity. Biologia Plantarum (Praha) 8:336-346.
- Sestak, Z., Calsky, J., 1967. Sur les relations entre le contenu en chlorophylle et l'activité photosynthétique pendant la croissance et le vieillissement des feuilles. In: Sironval, C. (ed.), Le chloroplaste. Croissance et vieillissement. Masson, Paris, 213-262.
- Sheard, R.W., 1973. Organic reserves and plant regrowth. In: Butler & Bailey (eds.), Chemistry and Biochemistry of Herbage. Vol II, Academic Press, London & New-York, 353-377.
- Shorthouse, J.D., 1982. Resource exploitation of gall wasps of the genus *Diplolepis*. In: Proceedings of the Fifth International Symposium on Insect-Plant Relationship, Wageningen. Pudoc, Wageningen, 193-198.
- Shorthouse, J.D., Lalonde, R.G., 1984. Structural damage by *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) within the flowerheads of nodding thistle. Canadian Entomologist 116: 1335-1343.
- Simon, E.W., 1967. Types of leaf senescence. Symposium of the Society of Experimental Biology 21: 483-506.
- Smillie, R.M., Krotkov, G., 1961. Changes in the dry weight, protein, nucleic acid, and chlorophyll contents of growing pea leaves. Canadian Journal of Botany 39: 891-900.
- Smith, A.R., Tutin, T.G., 1968. Euphorbia L. In: Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., (eds.), Flora Europaea. Cambridge University Press, Vol.2, 213-226.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Second Edition. W.H. Freeman and Company, New York, 859 pp.

- Solomon, B.P., 1983. Compensatory production in *Solanum carolinense* following attack by a host specific herbivore. *Journal of Ecology* 71: 681-690.
- Soni, S.K., 1976. Effect of temperature and photoperiod on diapause induction in *Eriosechia brassicae* (Bch.) (Diptera, Anthomyiidae) under controlled conditions. *Bulletin of Entomological Research* 66: 125-131.
- Southwood, T.R.E., May, R.M., Hassel, M.P., Conway, G.R., 1974. Ecological strategies and population parameters. *The American Naturalist* 108: 791-804.
- Stahevitch, A.E., Crompton, C.W., Wojtas, W.A., 1988. Cytogenetic studies of leafy spurge, *Euphorbia esula*, and its allies (Euphorbiaceae). *Canadian Journal of Botany* 66: 2247-2257.
- Stearman, W.A., 1983 (ed.). Weeds of Alberta. Alberta Environmental Center & Alberta Agriculture, 209 pages.
- Strong, D.R., Lawton, J.H., Southwood, T.R.E., 1984. Insects on plants. Community Patterns and Mechanisms. Blackwell Scientific Publications, Oxford & London, 313 pages.
- Swain, T., 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 479-501.
- Syme, P.D., 1972. The influence of constant temperatures on the non-diapause development of *Hyssopus thymus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Canadian Entomologist* 104: 113-120.
- Tabashnik, B.E., Wheelock, H., Rainbolt, J.D., Watt, W.B., 1981. Individual variation in oviposition preference in the butterfly, *Colias eurytheme*. *Oecologia* (Berlin) 50: 225-230.
- Thomas, H., Stoddart, J.L. 1975. Separation of chlorophyll degradation from other senescence processes in leaves of a mutant genotype of meadow fescue (*Festuca pratensis* L.). *Plant Physiology* 56: 438-441.
- Thorsteinson, A.J., 1960. Host selection in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 5: 193-218.
- Thrower, S.L., 1967. The pattern of translocation during leaf aging. *Symposium of the Society of Experimental Biology* 21: 483-506.
- Turner, C.E., 1985. Conflicting interests and biological control of weeds. In: Deltosse, E.S. (ed.), *Proceedings of the Six International Symposium on the Biological Control of Weeds*. Agriculture Canada, Vancouver, 1984, 203-225.
- Valset, K., 1968. Observations on the development of the raspberry cane maggot, *Pegomya rubivora* (Coq.) and growth symptoms in affected plants. *Forskning og Forsok i Landbruget* 19: 67-80.
- Van Steenwyk, R.A., Toscano, N.C., 1981. Relationship between lepidopterous larval density and damage in celery and celery plant growth analysis. *Journal of Economic Entomology* 74: 287-290.
- Verkaar, H.J., 1988. Are defoliators beneficial for their host plants in terrestrial ecosystem-a review? *Acta Botanica Neerlandica* 37: 137-152.
- Vincent, C., Stewart, R.K., 1980. Niveau de dommage économique de la mouche du chou, *Hylemya (Delia) brassicae* (Wiedmann) (Diptera: Anthomyiidae), attaquant le chou. *Phytoprotection* 61: 107-113.
- Walter, H., Lieth, H., 1967. Klimadiagramm-Weltatlas. Gustav Fischer Verlag, Jena.

- Wapshere, A.J., 1974. A strategy for evaluating the safety organisms for biological control of weeds. *Annals of Applied Biology* 77: 201-211.
- Wapshere, A.J., 1975. A protocol for programmes for biological control of weeds. *Pans* 21: 295-303.
- Watson, A.K., 1985. The leafy spurge problem. In: Watson, A.K. (ed.), *Leafy spurge*. Monograph Series of the Weed Science Society of America. No. 3, 1-6.
- Whittaker, J.B., 1982. The effect of grazing by the chrysometid, *Gastrophysa viridula*, on growth and survival of *Rumex crispus* on a shingle bank. *Journal of Ecology* 70: 291-296.
- Wiklund, C., 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machao* L. *Oecologia* (Berlin) 18: 185-197.
- Wolfson, J.L., 1982. Developmental responses of *Pieris rapae* and *Spodoptera eridiana* to environmentally induced variation in *Brassica nigra*. *Entomological Society of America* 11: 207-213.
- Woolhouse, H.W., 1967. The nature of senescence in plants. *Symposium of the Society of Experimental Biology* 21: 179-213.
- Zenner-Polanla, I., Helgesen, R.G., 1973. Effect of temperature on instar number and head-capsule width of *Platynota sluitana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology* 2: 823-827.
- Zimmermann, M., Cibula, D.A., Schulte, B., 1984. Oviposition behaviour of *Hylemya* (*Delia*) sp. (Diptera: Anthomyiidae): suboptimal host plant choice? *Environmental Entomology* 13: 696-700.

Annexe I

Taille des pousses de *E. x pseudovirgata* dans le jardin de l'Institut

semaine	moyenne (cm)	écart-type	n
0	16.1	7.7	15
3	31.9	15.0	15
6	36.7	18.1	15
9	41.8	21.1	15
12	44.7	21.4	15

Taille des pousses saines de *E. x pseudovirgata* en pots

semaine	moyenne (cm)	écart-type	n
0	8.4	5.1	8
3	15.9	6.1	8
6	22.0	8.4	20
9	26.5	8.6	6
12	27.6	10.0	40

Taille des pousses infestées de *E. x pseudovirgata* en pots

semaine	moyenne (cm)	écart-type	n
0	9.7	3.8	8
3	10.8	4.1	8
6	10.1	6.0	12
9	11.1	2.4	8
12	11.0	6.5	16

Taille des pousses de *E. cyparissias* dans le jardin de l'Institut

semaine	moyenne (cm)	écart-type	n
0	7.2	1.9	24
3	17.4	4.1	24
6	19.4	5.1	24
9	19.8	4.9	24

Taille des pousses saines de *E. cyparissias* en pots

semaine	moyenne (cm)	écart-type	n
0	3.6	1.9	9
3	6.8	3.0	9
6	12.1	4.0	17
9	11.5	0.9	6
12	12.6	5.5	14

Taille des pousses infestées de *E. cyparissias* en pots

semaine	moyenne (cm)	écart-type	n
0	3.7	1.6	13
3	4.2	1.6	13
6	5.6	2.4	20
9	4.3	0.9	13
12	4.5	2.1	21

Annexe II

Poids sec de la phytomasse aérienne des plantes saines de *E. x pseudovirgata* en pots

semaine	n	pousses non infestées		nouvelles pousses		total	
		moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type
0	3	71	47	-	-	71	47
3	3	301	188	6	9	307	197
6	3	983	411	-	-	983	411
9	3	792	244	33	30	825	245
12	3	992	303	65	112	1057	414

Poids sec de la phytomasse aérienne des plantes infestées de *E. x pseudovirgata* en pots

semaine	n	pousses non infestées		pousses infestées		nouvelles pousses		total	
		moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type
3	3	-	-	291	133	4	6	295	136
6	3	171	296	464	127	17	3	652	404
9	3	233	206	197	116	314	273	743	188
12	3	-	-	432	106	243	60	676	128

Longueur totale des tiges des plantes saines de *E. x pseudovirgata* en pots

semaine	n	pousses non infestées		nouvelles pousses	
		moy. (cm)	écart-type	moy. (cm)	écart-type
0	3	4.7	2.9	-	-
3	3	15.0	7.1	2.5	3.5
6	3	26.4	7.7	-	-
9	3	28.0	10.8	4.5	4.0
12	3	30.2	6.4	5.2	8.9

Longueur totale des tiges des plantes infestées de *E. x pseudovirgata* en pots

semaine	n	pousses non infestées		pousses infestées		nouvelles pousses	
		moy. (cm)	écart-type	moy. (cm)	écart-type	moy. (cm)	écart-type
3	3	-	-	13.4	1.3	0.7	1.2
6	3	4.2	7.2	12.4	2.9	4.7	8.0
9	3	15.8	14.7	11.9	1.2	7.3	6.3
12	3	-	-	6.3	1.1	16.5	6.5

Poids sec de la phytomasse aérienne des plantes saines de *E. cyparissias* en pots

semaine	n	pousses non infestées		pousses axillaires		total	
		moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type
0	3	38	15	-	-	38	15
3	5	201	79	-	-	201	79
6	5	595	479	71	99	666	449
9	3	463	298	150	37	613	331
12	5	236	74	90	86	326	62

Poids sec de la phytomasse aérienne des plantes infestées de *E. cyparissias* en pots

semaine	n	pousses non infestées		pousses infestées		nouvelles pousses		pousses axillaires	
		moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type	moy. (mg)	écart-type
3	6	12	20	196	105	-	-	-	-
6	7	-	-	201	106	13	36	-	-
9	5	-	-	216	123	-	-	73	84
12	5	-	-	143	103	-	-	32	49

total	
semaines	moy. (mg) écart-type
3	208 93
6	214 86
9	290 163
12	175 106

Longueur totale des tiges des plantes saines de *E. cyparissias* en pots

semaine	n	moy. (cm)	écart-type
0	3	3.1	0.7
3	5	7.4	1.8
6	5	13.5	5.2
9	3	11.0	0.5
12	5	12.2	3.3

Longueur totale des tiges des plantes infestées de *E. cyparissias* en pots

semaine	n	pousses non infestées		pousses infestées		nouvelles pousses	
		moy. (cm)	écart-type	moy. (cm)	écart-type	moy. (cm)	écart-type
3	6	0.7	1.6	3.7	0.5	-	-
6	7	-	-	4.5	1.2	1.1	3.0
9	5	-	-	4.1	0.6	-	-
12	5	-	-	4.3	1.9	-	-

Annexe III

Sucres solubles totaux

Radicelles de *E. x pseudovirgata*, plantes saines

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
0	340.7	7.6	3
3	219.8	7.6	2
6	262.8	35.9	3
9	276.6	43.8	3
12	258.1	23.0	3

Radicelles de *E. x pseudovirgata*, plantes infestées

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
3	226.7	55.2	3
6	192.9	32.6	3
9	198.2	121.8	3
12	242.1	46.6	3

Feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata*, pousses saines

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
0	168.2	19.8	2
3	188.5	2.5	2
6	170.3	33.5	2
9	179.9	17.8	2
12	212.4	11.3	2

Feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata*, pousses infestées

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
3	158.7	5.2	2
6	194.7	57.1	2
9	202.4	7.3	2
12	214.2	70.8	2

Radicelles de *E. cyparissias*, plantes saines

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
3	277.5		1
6	208.7	47.9	3
9	216.6	8.8	3
12	182.5	48.4	3

Radicelles de *E. cyparissias*, plantes infestées

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
3	152.1		1
6	78.7	3.6	2
9	157.8	71.4	2
12	130.7	69.6	3

Feuilles caulinaires de *E. cyparissias*, pousses saines

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
0	147.2	35.0	2
3	247.6	42.1	2
6	149.8	10.4	2
9	192.6	33.9	2
12	262.4		1

Feuilles caulinaires de *E. cyparissias*, pousses infestées

semaine	moy. (mg/g poids sec)	écart-type	n
3	149.0	28.0	2
6	206.2	28.5	2
9	172.9		1
12	189.2		1

Annexe IV

Taux de l'azote total

Radicelles de *E. x pseudovirgata*, plantes saines

semaine	moyenne	écart-type	n
0	1.58	0.16	3
3	2.01	0.94	2
6	1.38	0.31	3
9	1.30	0.39	3
12	1.03	0.15	3

Radicelles de *E. pseudovirgata*, plantes infestées

semaine	moyenne	écart-type	n
3	2.08	0.55	3
6	1.43	0.27	3
9	1.41	0.68	3
12	1.12	0.20	3

Feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata*, pousses saines

semaine	moyenne	écart-type	n
0	5.67		1
3	4.88		1
6	2.52		1
9	2.26		1
12	1.50		1

Feuilles caulinaires de *E. x pseudovirgata*, pousses infestées

semaine	moyenne	écart-type	n
3	3.89		1
6	2.94		1
9	3.17		1
12	1.90		1

Radicelles de *E. cyparissias*, plantes saines

semaine	moyenne	écart-type	n
0	2.10	0.16	3
3	-	-	-
6	1.79	0.34	2
9	1.68		1
12	1.94	0.03	2

Radicelles de *E. cyparissias*, plantes infestées

semaine	moyenne	écart-type	n
3	-	-	-
6	4.87		1
9	6.64		1
12	1.78	0.19	2

Feuilles caulinaires de *E. cyparissias*, pousses saines

semaine	moyenne	écart-type	n
0	4.97		1
3	4.45		1
6	2.75		1

Feuilles caulinaires de *E. cyparissias*, pousses infestées

semaine	moyenne	écart-type	n
3	4.68		1
6	3.25		1

Annexe V

Teneur en chlorophylle a

E. x pseudovirgata, feuilles caulinaires de tiges saines

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
0	1.22	0.24	3
6	1.74	0.18	3
12	0.93	0.07	3

E. x pseudovirgata, feuilles caulinaires de tiges infestées

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	1.23	0.36	3
12	0.82	0.26	3

E. cyparissias, feuilles caulinaires de tiges saines

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
0	1.34	0.37	3
6	1.85	0.44	3

E. cyparissias, feuilles caulinaires de tiges infestées

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	1.22	0.03	3

Teneur en chlorophylle b

E. x pseudovirgata, feuilles caulinaires de tiges saines

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
0	0.42	0.05	3
6	0.49	0.04	3
12	0.41	0.05	3

E. x pseudovirgata, feuilles caulinaires de tiges infestées

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	0.32	0.08	3
12	0.48	0.06	3

E. cyparissias, feuilles caulinaires de tiges saines

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
0	0.44	0.13	3
6	0.59	0.22	3

E. cyparissias, feuilles caulinaires de tiges infestées

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	0.30	0.02	3

Teneur en chlorophylles a+b

E. x pseudovirgata, feuilles caulinaires de tiges saines

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
0	1.64	0.30	3
6	2.22	0.22	3
12	1.34	0.09	3

E. x pseudovirgata, feuilles caulinaires de tiges infestées

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	1.55	0.44	3
12	1.23	0.25	3

E. cyparissias, feuilles caulinaires de tiges saines

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	1.78	0.50	3
12	2.44	0.65	3

E. cyparissias, feuilles caulinaires de tiges infestées

semaine	moy. (mg/g poids frais)	écart-type	n
6	1.52	0.02	3